

Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	Bruxelles Brussel	31-X-1978
51	B I O L O G I E	7

LES METATARSIENS ET LES PHALANGES
DU PIED DES NEANDERTALIENS DE SPY

PAR

Erik TRINKAUS

(Avec 6 planches hors texte)

Il y a longtemps que l'importance du pied humain dans l'évolution de l'homme est bien connue et que les paléontologistes ont essayé de reconnaître au travers des fossiles les origines du pied humain. Sa structure étant fortement liée à la station bipède et, par conséquent, avec le système de locomotion propre aux hominiens, on voudrait bien connaître l'ancienneté du pied de l'*Homo sapiens* moderne et le cours de son évolution. Malheureusement, à cause de leur petitesse et de leur fragilité, les os du pied ne se trouvent que rarement à l'état fossile et ils sont souvent fragmentaires. Mais quand on les trouve, il est important qu'ils soient décrits et bien étudiés.

C'est au cours des fouilles dans la grotte de la Betche-aux-Roches, près du village de Spy (province de Namur), que M. LOHEST et M. DE PUYDT ont trouvé en juillet 1886 parmi des restes de faune et d'industrie lithique, des ossements d'au moins trois Néandertaliens (J. FRAIPONT et LOHEST, 1886, 1887, DE PUYDT et LOHEST, 1887; COLLIGNON, 1887). Cette découverte était très importante, non seulement pour la reconnaissance des Néandertaliens comme une entité distincte de l'homme moderne (voir J. FRAIPONT, 1895), mais pour la quantité de renseignements sur l'anatomie des Néandertaliens que les squelettes de Spy nous ont donnée.

En plus des crânes, des os du tronc et des os des membres de deux adultes, Spy 1 et Spy 2, qui ont été bien décrits pour la plupart (J. FRAIPONT et LOHEST, 1886, 1887; J. FRAIPONT, 1888; C. FRAIPONT, 1912, 1925, 1927; MUSGRAVE, 1970), il y avait quelques os des pieds. Un astr-

gale et un calcanéum, tous deux du pied gauche de Spy 2, ont été le sujet des travaux de H. LÉBOUCQ (1902), C. FRAIPONT (1912, 1913, 1919, 1920) et D. J. MORTON (1926).

Quelques nouvelles études métriques (DAY et WOOD, 1968; OXNARD, 1972; LISOWSKI, ALBRECHT et OXNARD, 1974; TRINKAUS, 1974, 1975) les rangent avec les autres os tarsiens néandertaliens qui, du point de vue fonctionnel, ne peuvent pratiquement pas être distingués de ceux de l'*Homo sapiens* moderne. Mais il y a quelques métatarsiens, les trois premiers, un deuxième et un troisième, et deux phalanges du gros orteil, qui se trouvent dans les collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique et qui proviennent du même niveau de la grotte que les Néandertaliens. Seuls le deuxième et le troisième métatarsiens ont été mentionnés par J. FRAIPONT et M. LOHEST (1886, 1887) et aucun de ces os du pied n'a été étudié. En 1973, j'ai eu l'occasion, grâce à M. le Prof. François TWIESSLMANN, d'étudier les os postcrâniens néandertaliens de Spy à Bruxelles. Il m'a semblé que la description de ces métatarsiens et de ces phalanges et leur comparaison avec les métatarsiens et les phalanges des autres Néandertaliens et de l'homme moderne pouvaient nous fournir des renseignements importants sur l'évolution du pied humain.

PROVENANCE DES NEANDERTALIENS DE SPY

Les Néandertaliens de Spy ont été découverts sur la terrasse devant la grotte de la Betche-aux-Roches dans un niveau intermédiaire, couche F, au-dessus d'un niveau inférieur, couche G, et à la base du niveau moyen, couche D (J. FRAIPONT et LOHEST, 1886, 1887; RUTOT, 1910; ZEUNER, 1940). Peut-être dans des sépultures moustériennes (DE PUYDT et LOHEST, 1887; BOUYSSONIE, 1954), les squelettes étaient dans un niveau mince de charbon de bois qui avait été altéré par le calcaire de la couche G. Dans la couche qui contenait les hominiens, il y avait une faune riche qui indique un climat froid (J. FRAIPONT et LOHEST, 1886; RUTOT, 1910) et une industrie lithique du Moustérien Charentien du type Quina assez abondante (DE PUYDT et LOHEST, 1887; RUTOT, 1910; DE LOÉ et RAHIR, 1911; BREUIL, 1912; BORDES, 1959). Toutes ces observations suggèrent que les Néandertaliens de Spy datent d'un stade froid du Würm ancien, peut-être le Würm I (RUTOT, 1910; ZEUNER, 1940).

MATERIEL ET METHODE D'ETUDE

Cette étude fait partie de recherches sur les os postcrâniens des Néandertaliens d'Europe et du Proche-Orient (TRINKAUS, 1974, 1975, 1976). Toutes les observations et les mesures, sauf celles de Kiik-Koba 1 et Subalyuk 1, ont été faites sur les fossiles originaux. Celles de Kiik-Koba 1 viennent des moulages du British Museum (Natural History) à Londres, et

celles de Subalyuk 1 viennent de L. BARTUCZ (1940). En vue d'établir des comparaisons, un échantillon de squelettes du pied des Amérindiens de Libben, Ohio (collections de Kent State University) a été mesuré. Pour déterminer le caractère significatif des différences entre les Néandertaliens et l'*Homo sapiens* moderne, les échantillons ont été comparés par le test t de Student. L'astérisque (*) indique une différence significative au niveau de 5 %. Les mesures et les indices sont définis dans l'appendice.

LES METATARSIENS ET LES PHALANGES NEANDERTALIENS DE SPY

Les os du pied de Spy se composent de l'astragale et du calcanéum de Spy 2 (n° 18 et n° 17) (J. FRAIPONT et LOHEST, 1887), des trois premiers métatarsiens, un droit (n° 25C) et deux gauches (n° 25B et n° 25D), le deuxième métatarsien gauche (n° 23A), le troisième métatarsien droit (n° 25B) et deux phalanges du gros orteil, une droite (n° 25F) et une gauche (n° 25G). Puisque les os du tarse de Spy 2 ont été bien décrits, surtout l'astragale (LEBOUCQ, 1902; C. FRAIPONT, 1912), je n'ai pas l'intention d'en parler ici. Je m'occupe seulement des métatarsiens et des phalanges.

N° 25B — premier métatarsien gauche (planches I, II et III). — C'est un os presque entier qui a été endommagé à la base et à la tête. La partie dorsale de la base est complète; mais le tiers plantaire a été cassé, un peu abîmé et recollé pas tout à fait en place. Sur la tête, seul le côté externe de l'articulation est endommagé. La diaphyse est entière. La longueur maximale de l'os vaut 57,0 mm.

N° 25C — premier métatarsien droit (planches I, II et III). — Cet os, presque complet comme le n° 25B, est plus abîmé. La diaphyse est entière, mais tous les côtés de la base sont cassés sauf une petite partie dorsale et les tubercules musculaires au bout plantaire. Les surfaces dorsales, externe et interne, de la tête sont fortement abîmées et il manque un morceau d'os au côté proximal de la surface articulaire plantaire. La longueur maximale de l'os est de 53,0 mm.

N° 25D — premier métatarsien gauche (planches I, II et III). — Ce métatarsien est tout à fait entier sans dégât et sans distorsion. La longueur maximale de l'os vaut 51,4 mm.

N° 23A — deuxième métatarsien gauche (planche IV). — Le métatarsien présente la base et la diaphyse presque entières, mais il manque toute la tête. La base est légèrement endommagée sur les côtés plantaire et dorsal externe. Bien que la tête soit absente, la diaphyse est intacte. L'os est cassé à partir des tubercules pour les ligaments métatarsophalangiens sur la surface dorsale et à partir de l'articulation distale sur la surface plantaire. La longueur maximale de l'os vaut 66,1 mm.

N° 23B — troisième métatarsien droit (planche V). — Une moitié de cet os seulement est conservée. La moitié distale de la diaphyse et la tête sont absentes. Ce qui reste de la diaphyse n'est pas endommagé et la

base est entière en dehors d'une légère détérioration sur la surface dorsale. La longueur maximale de l'os est de 41,6 mm.

N° 25F — phalange I droite (planche VI). — C'est une phalange qui est presque entière, étant seulement légèrement abîmée sur le bord dorsal interne de la base, ce qui ne change aucune mesure. La longueur maximum de l'os vaut 37,2 mm.

N° 25G — phalange I gauche (planche VI). — La phalange est, comme les autres, presque complète. Il n'y a que peu de dégradation sur le bord dorsal de la base qui obscurcit l'insertion du *M. extensor hallucis brevis* et la hauteur maximale de la base. La longueur maximale de l'os vaut 30,5 mm.

Malheureusement, il n'est pas possible d'associer avec certitude les métatarsiens et les phalanges avec les squelettes de Spy 1 et de Spy 2. Il n'y a aucun doute que l'astragale (n° 18) et le calcanéum (n° 17) appartiennent à Spy 2. Ils sont du même pied, et l'astragale s'articule avec le tibia gauche (n° 9) de Spy 2. Mais il n'y a pas d'articulation entre les os du tarse de Spy et les métatarsiens, et on ne peut pas utiliser les grandeurs relatives des os pour les associer les uns aux autres. Originellement, J. FRAIPONT et M. LOHEŠT (1886, 1887) ont mis le deuxième et le troisième métatarsiens avec Spy 2, mais leur triage des os postcrâniens présentait des contradictions (voir HRDLIČKA, 1930). Plus tard, F. TWIESELMANN (1953, 1971) a rangé une phalange I gauche (n° 25G ??) avec Spy 1 et un premier métatarsien gauche (n° 25B ou n° 25D), le deuxième métatarsien gauche (n° 23A) et une phalange I droite (n° 25F ?) avec Spy 2. Malgré les efforts de J. FRAIPONT et M. LOHEŠT et de F. TWIESELMANN pour trier les os du pied par individu, on ne peut affirmer que leur détermination est correcte.

A cause des différences de grandeur et de morphologie, il n'y a aucun doute qu'il y avait au moins trois adultes représentés par les premiers métatarsiens et les phalanges de Spy. Les trois premiers métatarsiens sont trop différents pour ne pas provenir de deux individus (voir planches I et II). Il est possible que certaines phalanges aillent avec les premiers métatarsiens, soit du même orteil, soit du même individu. De cette façon, on pourrait ranger un premier métatarsien gauche (n° 25D) avec la phalange I droite (n° 25F). L'autre premier métatarsien gauche (n° 25B), le premier métatarsien droit (n° 25C) et la phalange I gauche (n° 25G) semblent être tout à fait isolés. Ces associations sont entièrement faites sur la base des comparaisons de grandeur parce que, à cause de l'épaisseur des cartilages de l'articulation métatarsophalangienne du gros orteil qui manque, naturellement, chez les fossiles, il n'est pas possible de faire des comparaisons de morphologie des surfaces articulaires.

La même situation se retrouve avec les deux autres métatarsiens. Le deuxième métatarsien gauche (n° 23A) semble, à cause des différences de grandeur et de morphologie, appartenir à un individu autre que le troi-

sième métatarsien droit (n° 23B). Il est possible que le deuxième métatarsien aille avec un premier métatarsien gauche (n° 25D), et que le troisième métatarsien aille avec le premier métatarsien droit (n° 25C). Ce ne sont que des possibilités et ces associations sont toujours indémonstrables.

Tout ceci indique qu'il y avait à Spy non seulement trois Néandertaliens, deux adultes (Spy 1 et Spy 2) et un enfant (Spy 3) (TWIESELNANN, 1953, 1971), mais au moins trois Néandertaliens adultes et peut-être quatre ou cinq. Quel que soit le nombre exact des individus, les os du pied prouvent avec certitude qu'il n'est plus nécessaire d'associer systématiquement les os postcrâniens avec les crânes de Spy 1 et Spy 2.

ANALYSE FONCTIONNELLE DES METATARSIENS ET DES PHALANGES DE SPY

Pendant la station debout immobile, le pied humain fonctionne comme une plate-forme qui maintient le corps en équilibre. Mais quand on est en station debout, bien qu'il y ait toujours un léger mouvement (SMITH, 1953), le pied ne supporte que le poids du corps. C'est pendant la marche, quand le pied fonctionne comme un levier pour assurer la propulsion du corps, que les forces qui s'exercent sur le pied sont portées au maximum, plusieurs fois le poids du corps (FRANKEL et BURNSTEIN, 1970). Puisque c'est aux forces maximales que les os sont adaptés (CURREY, 1970; FRANKEL et BURNSTEIN, 1970; ASCENZI et BELL, 1972), c'est la position du pied en marche, quand les métatarsiens et les phalanges du gros orteil sont le plus chargés, qu'il faut considérer pour interpréter la morphologie des métatarsiens et des phalanges de Spy. Cette position se situe à la fin de la phase pendant laquelle le pied soutient le corps (« stance phase »), quand le talon est levé : la force s'exerce d'abord sur l'éminence métatarsienne (la position de « heel-off » de M. A. MACCONNAIL et J. V. BASMAJIAN (1969)) (voir figure 1) et ensuite sur le gros orteil (la position de « toe-off » de M. A. MACCONNAIL et J. V. BASMAJIAN (1969)).

Parmi les Primates, seul le pied humain présente des voûtes plantaires, deux antéro-postérieures, interne et externe, et une transversale qui est due à la présence des autres. Bien que les voûtes plantaires, surtout les voûtes assez hautes, donnent une solidité mécanique au pied humain (LAPIDUS, 1943), des voûtes plantaires assez basses ne sont nécessairement ni rares ni pathologiques (WELLS, 1931; STEWART, 1970). Quelles que soient les raisons de la constitution des voûtes plantaires uniquement chez l'homme, il n'y a pas de doute qu'elles fournissent une structure solide pour la propulsion et le support du corps et qu'elles sont une indication de la station bipède chez l'homme.

Pendant la propulsion, les forces qui s'exercent sur le pied, le poids du corps et la force de réaction du *M. quadriceps femoris* à travers

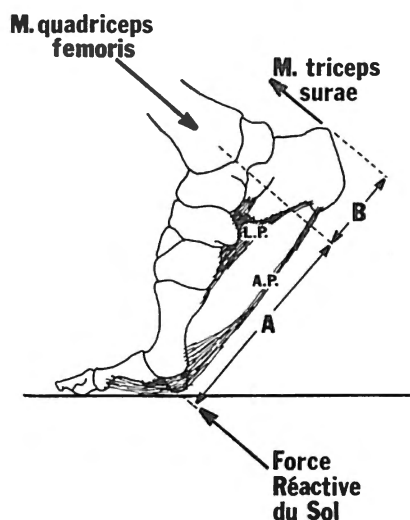


Fig. 1. — Vue interne du pied humain en position de propulsion (« heel-off ») pendant que le pied soutient le corps. Les vecteurs indiquent des approximations des forces principales musculaires et de réaction qui agissent sur la partie interne du pied dans le plan sagittal. *M. quadriceps femoris* : direction de la force de réaction du *M. quadriceps femoris* à travers le genou qui passe le long de la diaphyse du tibia; *M. triceps surae* : force du *M. triceps surae* dans le sens de la diaphyse du tibia; A : longueur du levier de la force de réaction du *M. quadriceps femoris*; B : longueur du levier du *M. triceps surae* pour la flexion plantaire du pied autour de l'axe transversal de la cheville; Force Réactive du Sol : force sur le point de contact du pied en réaction de la force du poids du corps et des forces de réaction de *M. quadriceps femoris* et de *M. triceps surae*; A. P. : aponévrose plantaire qui aide en soutenant la voûte plantaire anteropostérieure; L. P. : ligaments plantaires, courts et longs, qui aident en soutenant les voûtes plantaires.

le tibia, les forces de *M. triceps surae* et des autres muscles de flexion plantaire (surtout *M. tibialis posterior* et *M. peroneus longus*), et la force de réaction du sol (voir figure 1), tendent à cintrer le pied et à rendre concave la surface dorsale (PREUSCHOF, 1970). La solidité des voûtes plantaires réside dans leur capacité de résister efficacement à ces forces. Les os, qui ont leur résistance maximale en compression (ASCENZI et BONUCCI, 1967, 1968; POPE et OUTWATER, 1974), sont sur la surface dorsale en compression, presque tous en haut de l'axe neutre de cintrage. Toutefois, les ligaments et les muscles, qui ont leur résistance maximale en traction (VIIDIK, 1966), sont, pour la plupart, sur la surface plantaire en traction. Donc la solidité des os et la résistance à la tension des ligaments et des muscles plantaires, surtout quand il y a des voûtes plantaires, sont liées à l'intégrité du pied comme support et levier.

A la suite des travaux de D. GORJANOVIC-KRAMBERGER (1906), M. BOULE (1911-13), C. FRAIPONT (1912), G. A. BONČ-OSMOLOVSKIJ (1954) et autres, le pied néandertalien a été décrit comme dépourvu de

TABLEAU I
Dimensions des premiers métatarsiens

	Longueur (mm)	Hauteur de la diaphyse (mm)	Largeur de la diaphyse (mm)	Indice de robusticité	Hauteur maximale proximale (mm)	Largeur maximale proximale (mm)	Hauteur de l'articulation proximale (mm)	Largeur de l'articulation proximale (mm)	Indice de l'articulation proximale	Indice de rugosité	Hauteur de l'articulation distale (mm)	Largeur maximale distale (mm)	Largeur de l'articulation distale (mm)	Indice de l'articulation distale	Angle de torsion (degrés)
Spy 25B g	53,3	13,5	13,7	51	26,2	19,8	23,5	13,7	70	62	20,6	21,0	18,8	74	22°
Spy 25C dr	52,0	12,4	12,5	48	25,6	—	24,7	—	—	—	—	—	—	—	11°
Spy 25D g	53,0	11,6	14,5	49	27,0	20,6	25,5	15,5	77	71	19,0	23,0	20,1	74	4°
Autres Néandertaliens															
La Ferrassie 1 g	65,4	13,6	17,2	47	34,3	26,3	31,8	14,9	71	53	24,5	28,6	—	—	25°
La Ferrassie 2 dr	53,0	11,5	14,2	48	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	(55,0)	10,3	13,3	(43)	28,7	19,2	24,5	12,2	67	54	19,3	—	—	—	—
Kiik-Koba 1 dr	59,3	13,6	16,4	51	35,6	23,6	34,2	16,6	86	68	23,0	25,6	21,6	75	2°
	59,5	14,8	17,0	53	36,2	22,1	30,8	17,2	81	66	23,6	25,1	22,3	77	5°
Krapina 245 dr	57,7	13,7	16,2	52	31,5	—	29,6	16,0	79	—	22,3	23,8	22,6	78	27°
Tabün C1 dr	49,9	—	—	—	22,0	20,5	21,2	16,2	75	76	17,3	20,2	18,0	71	25°
	51,1	9,5	13,4	45	—	—	—	—	—	—	18,5	(20,0)	18,8	73	33°
Moyenne des Néandertaliens	57,4 ± 5,6 n = 5 t = 0,41	—	—	48,3 ± 3,5 n = 5 t = 1,46	—	—	—	—	75,1 ± 6,5 n = 5 t = 0,32	62,5 ± 11,0 n = 4 t = 1,52	—	—	—	—	21,1° ± 11,9° n = 4 t = 0,34
Moyenne des Néandertaliens avec ceux de Spy	55,7 ± 4,9 n = 8 t = 0,74	—	—	48,6 ± 2,9 n = 8 t = 1,73*	—	—	—	—	74,6 ± 5,7 n = 7 t = 0,28	63,8 ± 9,2 n = 6 t = 1,64	—	—	—	74,8 ± 2,3 n = 5 t = 2,01*	17,4° ± 10,9° n = 7 t = 0,12
<i>Homo sapiens</i> moderne : Amérindiens de Libben (n = 40)	60,0 ± 3,1	—	—	42,2 ± 2,3	—	—	—	—	72,8 ± 3,1	80,6 ± 4,5	—	—	—	66,2 ± 3,6	15,4° ± 12,0°

TABLEAU IV
Dimensions des phalanges du gros orteil

	Longueur (mm)	Hauteur de la diaphyse (mm)	Largeur de la diaphyse (mm)	Indice de robusticité	Hauteur maximale proximale (mm)	Largeur maximale proximale (mm)	Hauteur de l'articulation proximale (mm)	Largeur de l'articulation proximale (mm)	Indice de l'articulation proximale (mm)	Indice de rugosité	Hauteur de l'articulation distale (mm)	Largeur maximale distale (mm)	Largeur de l'articulation distale (mm)	Indice de l'articulation distale	Angle de torsion (degrés)
Spy 25F dr	31,5	11,2	14,0	80	19,4	21,9	16,7	19,3	114	76	13,2	19,6	18,2	100	6°
Spy 25G g	24,5	9,8	12,6	91	—	19,3	12,9	17,0	122	—	9,6	16,5	16,4	106	10°
Autres Néandertaliens :															
La Ferrassie 2 dr	(21,8)	—	11,9	—	—	18,7	—	16,3	—	—	9,5	17,4	15,9	(117)	—
	23,2	9,4	11,8	91	16,2	19,2	13,4	17,5	133	75	8,6	16,7	16,0	106	10°
Kiik-Koba 1 dr	27,5	10,1	15,9	95	18,3	23,1	14,5	19,0	122	65	10,5	20,4	19,5	109	0°
	28,0	10,5	15,3	92	18,0	23,6	13,6	18,8	116	60	9,3	19,5	18,7	100	4°
Krapina 250.1 g	26,6	9,5	13,1	85	16,6	19,6	14,2	19,1	125	83	8,0	—	—	—	—
Krapina 250.2 dr	24,2	8,5	10,3	78	14,6	17,8	12,0	17,0	120	78	8,7	14,7	13,6	92	3°
Krapina 250.3 dr	27,8	9,7	12,5	80	—	—	—	—	—	—	8,5	—	—	—	8°
Krapina 250.4 g	27,5	8,9	12,1	76	—	—	—	—	—	—	10,0	17,6	15,9	94	—
Shanidar 3 dr	—	—	—	—	18,1	22,1	15,5	20,2	—	78	—	—	—	—	—
Tabūn C1 dr	—	—	—	—	15,0	16,2	13,8	15,7	—	89	—	—	—	—	—
Moyenne des Néandertaliens	26,2 ± 2,0 n = 6 t = 0,72	—	—	83,9 ± 7,2 n = 6 t = 0,55	—	—	—	—	124,3 ± 6,4 n = 4 t = 1,10	77,6 ± 8,9 n = 6 t = 0,38	—	—	—	100,3 ± 8,8 n = 4 t = 0,28	4,7° ± 5,4° n = 4 t = 0,63
Moyenne des Néandertaliens avec ceux de Spy	26,6 ± 2,8 n = 8 t = 0,49	—	—	84,3 ± 6,8 n = 8 t = 0,61	—	—	—	—	122,2 ± 6,4 n = 6 t = 0,90	77,4 ± 8,1 n = 7 t = 0,43	—	—	—	101,3 ± 7,5 n = 6 t = 0,80	5,5° ± 5,4° n = 6 t = 39
<i>Homo sapiens</i> moderne : Amérindiens de Libben (n = 40)	28,3 ± 2,1	—	—	78,6 ± 6,4	—	—	—	—	112,8 ± 8,3	81,6 ± 5,6	—	—	—	93,4 ± 6,5	2,7° ± 4,8°

TABLEAU III

Dimensions des troisièmes métatarsiens

	Longueur (mm)	Hauteur de la diaphyse (mm)	Largeur de la diaphyse (mm)	Indice de robusticité	Hauteur maximale proximale (mm)	Largeur maximale proximale (mm)	Hauteur de l'articulation proximale (mm)	Largeur de l'articulation proximale (mm)	Indice de rugosité
Spy 23B dr	—	9,0	9,3	—	(21,8)	17,1	20,3	17,0	(76)
Autres Néandertaliens :									
La Ferrassie 1 g	—	9,7	9,2	—	21,7	16,9	(20,1)	15,8	(87)
La Ferrassie 2 g	(66,7)	7,8	7,9	(24)	(19,5)	16,8	(17,5)	15,2	(81)
Kiik-Koba 1 dr	73,0	11,7	7,4	26	23,4	18,4	20,2	18,3	86
g	72,9	13,0	9,5	31	25,1	17,7	21,9	17,7	87
Krapina 247.1 dr	71,3	8,7	7,5	23	—	14,4	—	—	—
Krapina 247.3 g	—	8,7	7,5	—	21,4	15,7	21,6	14,7	89
Tabūn C1 dr	—	7,0	7,2	—	18,9	13,5	17,9	13,5	95
Moyenne des Néandertaliens	—	—	—	—	—	—	—	—	87,7 ± 5,0 n = 5 t = 0,95
Moyenne des Néandertaliens avec celui de Spy	—	—	—	—	—	—	—	—	85,6 ± 7,3 n = 6 t = 1,00
<i>Homo sapiens</i> moderne : Amérindiens de Libben (n = 40)	70,0 ± 4,5	—	—	22,6 ± 1,8	—	—	—	—	94,3 ± 4,8

TABLEAU II

Dimensions des deuxièmes métatarsiens

	Longueur (mm)	Hauteur de la diaphyse (mm)	Largeur de la diaphyse (mm)	Indice de robusticité	Hauteur maximale proximale (mm)	Largeur maximale proximale (mm)	Hauteur de l'articulation proximale (mm)	Largeur de l'articulation proximale (mm)	Indice de rugosité
Spy 23 A g	—	10,0	8,9	—	22,8	19,1	19,4	14,6	65
Autres Néandertaliens :									
La Ferrassie 1 dr	80,0	(8,0)	8,2	(20)	22,9	17,2	—	14,0	—
	—	10,3	9,0	—	24,4	18,0	(21,9)	14,1	(71)
La Ferrassie 2 g	—	—	—	—	(18,8)	18,6	(16,5)	15,5	(73)
Kiik-Koba 1 dr	75,9	10,7	9,1	26	24,4	18,6	20,1	17,2	76
	75,6	10,8	9,2	26	25,3	17,7	20,4	16,8	77
Subalyuk 1 dr	70,0	8,2	7,8	23	21,4	15,0	—	—	—
Tabūn C1 dr	71,4	7,9	5,9	19	19,0	12,7	18,5	11,4	87
Moyenne des Néandertaliens	—	—	—	$22,0 \pm 3,2$ n = 4 t = 0,11	—	—	—	—	$76,9 \pm 7,1$ n = 4 t = 0,77
Moyenne des Néandertaliens avec celui de Spy	—	—	—	—	—	—	—	—	$74,6 \pm 8,2$ n = 5 t = 0,93
<i>Homo sapiens</i> moderne : Amérindiens de Libben (n = 40)	—	—	—	$22,4 \pm 1,5$	—	—	—	—	$84,2 \pm 6,3$

certaines caractères humains (principalement les voûtes plantaires bien formées et le gros orteil en position d'adduction). Plus récemment des analyses de restes de pieds néandertaliens (STRAUS et CAVE, 1957; ENDO et KIMURA, 1970; HEIM, 1972, 1974; TRINKAUS, 1974, 1975) indiquent que, du point de vue fonctionnel, il n'est pas possible de séparer le pied néandertalien de celui de l'*Homo sapiens* moderne. Presque toutes les différences sont liées à la robustesse. C'est parmi ces restes néandertaliens qu'on présume que les métatarsiens et les phalanges de Spy se rangeraient morphologiquement.

Puisque la voûte plantaire interne est toujours plus haute que la voûte externe, ce qui donne au pied une voûte transversale, les bases des métatarsiens se sont orientées obliquement par rapport au plan vertical. Cependant, les têtes des métatarsiens doivent rester dans le plan vertical, avec leur axe de rotation dans le sens transversal, pour la flexion efficace de l'articulation métatarso-phalangienne (VOLKOV, 1903-04; WEIDENREICH, 1921; PREUSCHOF, 1970), ce qui donne une torsion aux diaphyses des métatarsiens. La présence de cette torsion indique par conséquent l'existence des voûtes plantaires. Malheureusement, à cause de leur mauvais état, il n'est pas possible de mesurer les angles de torsion du deuxième et du troisième métatarsiens de Spy. Les angles de torsion des premiers métatarsiens, qui sont assez complets, se rangent tous parmi les angles des autres métatarsiens néandertaliens et ceux des hommes modernes (tableau I).

Le développement du pied comme levier de propulsion du corps se manifeste aussi dans la robustesse des métatarsiens, surtout du premier métatarsien. Les premiers métatarsiens qui sont toujours les plus robustes des métatarsiens humains (ARCHIBALD, LOVEJOY et HEIPLE, 1972), ont des indices de robusticité élevés. Chez les Néandertaliens, les indices de robusticité de tous les premiers métatarsiens sont plus élevés que la moyenne de l'échantillon moderne. De plus, l'échantillon de premiers métatarsiens néandertaliens, ceux de Spy inclus, est d'une manière significative plus robuste que l'échantillon moderne (tableau I). Les indices de robusticité des premiers métatarsiens de Spy sont très proches des moyennes néandertaliennes. De la même manière, les indices de robusticité des phalanges des gros orteils néandertaliens sont assez élevés par rapport à ceux des hommes modernes. Mais ils ne sont pas aussi augmentés que ceux des premiers métatarsiens (tableau IV). Parmi les phalanges de Spy, n° 25G a une très forte robustesse mais celle de n° 25F est entre les moyennes moderne et néandertalienne. Malgré des variations individuelles, les angles de torsion et les indices de robusticité indiquent que la voûte plantaire interne était bien développée chez les hommes de Spy comme chez les autres Néandertaliens.

Il n'est pas possible de déterminer les indices de robusticité pour le deuxième et le troisième métatarsien de Spy parce que les portions distales manquent. Si on compare leurs diamètres diaphysaires avec ceux des autres

métatarsiens néandertaliens (tableaux II et III), on trouve qu'ils sont à peu près les mêmes. Puisque les indices de robusticité des autres deuxièmes et troisièmes métatarsiens néandertaliens sont impossibles à distinguer de celui de l'échantillon moderne, les métatarsiens n° 23A et n° 23B de Spy ont eu probablement des indices semblables.

Les voûtes plantaires, bien formées par les os du pied, sont tenues en place par les ligaments et les muscles plantaires (voir figure 1). En position debout immobile, les ligaments sont assez forts pour maintenir les voûtes et résister au poids du corps (LAPIDUS, 1943; SMITH, 1954; HICKS, 1956; BASMAJIAN et STECKO, 1963; MANN et INMAN, 1964). Mais pendant la marche, quand les forces sont plus importantes (FRANKEL et BURNSTEIN, 1970), ce sont les muscles plantaires, surtout *M. tibialis posterior* et *M. peroneus longus* (HICKS, 1956; BASMAJIAN et STECKO, 1963), de concert avec les muscles plantaires courts (MANN et INMAN, 1964), les ligaments plantaires et l'aponévrose plantaire (HICKS, 1956) qui assurent le maintien des voûtes plantaires. Puisque les insertions des ligaments et des muscles sur les os forment des tubérosités qui s'agrandissent proportionnellement au tissu conjonctif (VIIDIK, 1966; LAROS, TIPTON et COOPER, 1971), il doit être possible d'obtenir une indication de la grandeur relative des muscles ou des ligaments par les dimensions relatives des tubérosités sur les bases des métatarsiens et des phalanges.

Sur la base du premier métatarsien, il y a les insertions des ligaments courts interosseux, mais surtout du tendon de *M. peroneus longus*. Un des muscles les plus importants pour le soulèvement de la voûte plantaire interne (HICKS, 1956), un fort *M. peroneus longus* indique une voûte plantaire bien formée. Comme l'indiquent les indices de rugosité assez bas des premiers métatarsiens néandertaliens (tableau I), la surface ligamentaire et musculaire est relativement agrandie par rapport à la surface articulaire tarsienne. On trouve cet agrandissement surtout sur les premiers métatarsiens de La Ferrassie 1, La Ferrassie 2 et Spy 25B. Au contraire, le premier métatarsien de Spy, n° 25D, a une surface ligamentaire relativement petite par rapport aux autres Néandertaliens d'Europe.

Le *M. peroneus longus* n'est pas, bien sûr, seul responsable de l'agrandissement des bases des premiers métatarsiens. Le tendon du *M. tibialis anterior* s'insère sur la surface interne, et en plus les ligaments interosseux tarsométatarsiens et intermétatarsiens s'insèrent tout autour de la base. Mais, comme on peut voir sur les fossiles (planches I, II et III), les tubérosités pour le *M. peroneus longus* sur le bord plantaire externe sont toujours bien marquées, suggérant qu'une grande partie de l'agrandissement est due au *M. peroneus longus*.

Les ligaments interosseux et les muscles de flexion plantaire s'insèrent sur les bases du deuxième et du troisième métatarsiens, comme sur celle du premier métatarsien. Des parties du tendon de *M. tibialis posterior* ont des insertions indirectes mais importantes sur les bases du deuxième, du troisième et du quatrième métatarsiens et sur les tubérosités plantaires

de l'os scaphoïde et de l'os cunéiforme latéral (MARTIN, 1964), bien que quelques muscles plantaires courts (p.e. *M. adductor hallucis*) aient leur origine dans la même région. Il n'est pas possible, puisqu'elles manquent, de connaître les grandeurs des tubérosités tarsiennes de Spy, mais les indices de rugosité du deuxième et du troisième métatarsiens suggèrent de forts tissus conjonctifs (tableaux II et III). Parmi tous les métatarsiens néandertaliens sauf ceux de Tabūn C1, les indices sont au-dessous des moyennes modernes, et ceux de Spy sont les plus bas.

Une tendance semblable mais moins marquée se manifeste avec les phalanges du gros orteil. La base de la phalange du gros orteil, surtout sur la surface plantaire (voir planche VI), reçoit les fibres de l'aponévrose plantaire (figure 1) et les tendons de *M. flexor hallucis brevis*, *M. adductor hallucis* et *M. abductor hallucis*. Les tendons et les ligaments s'unissent tous dans les bandes de fibres qui passent à travers la tête du premier métatarsien et contiennent les os sésamoïdes du gros orteil. La dorsiflexion du gros orteil à l'articulation métatarsophalangienne enroule l'aponévrose plantaire autour de la tête du premier métatarsien, qui raccourcit l'aponévrose plantaire entre le talon et l'éminence métatarsienne (HICKS, 1954). Ce raccourcissement des ligaments plantaires, surtout quand le talon est levé (« heel-off »), lève la voûte plantaire et la renforce pour la force de propulsion (LAPIDUS, 1943). Tout cela indique que ces insertions sur la base du gros orteil sont très importantes pour le maintien des voûtes du pied. Comme chez les métatarsiens, les indices de rugosité des phalanges I néandertaliennes sont en moyenne plus bas que ceux de l'échantillon moderne (tableau IV). La phalange de Spy, n° 25F, qui est assez complète, a un indice proche mais plus bas que la moyenne néandertalienne, ce qui indique des insertions fortes.

La présence des voûtes plantaires est bien établie chez les Néandertaliens de Spy par les angles de torsion des premiers métatarsiens, les indices de robusticité et les indices de rugosité. Ces mesures ne nous permettent pas de déterminer les hauteurs relatives des voûtes, ce qu'il est presque impossible de faire même avec des squelettes tarsométatarsiens complets, mais elles indiquent que les voûtes étaient probablement plus fortes que celles qu'on trouve d'habitude chez les *Homo sapiens* modernes. En accord avec l'existence des voûtes plantaires, on devrait avoir l'adduction du gros orteil près du deuxième orteil, en ligne avec les forces de réaction antéro-postérieures. C'est un trait du pied humain dont la présence chez les Néandertaliens a été longtemps mise en doute.

Toutes les articulations des os du tarse avec les premiers métatarsiens néandertaliens sont concaves dans le sens transversal (voir planche III). Cette morphologie a suggéré à plusieurs auteurs (TESTUT, 1890; BOULE, 1911-13; JONES, 1929) qu'il y avait un axe de rotation vertical qui a permis l'abduction du gros orteil avec facilité. Mais bien que cette morphologie permette l'abduction du gros orteil chez les grands singes, elle est la forme d'articulation habituelle chez les hommes modernes, et c'est l'articulation

TABLEAU V

Présence de la facette articulaire entre le premier et le deuxième métatarsiens

	Droit	Gauche	Individu
Spy 25B		+	+
Spy 25D		—	—
Spy 23A		—	—
Autres Néandertaliens :			
Amud 1		+	+
La Ferrassie 1		+	+
La Ferrassie 2		+	+
Kiik-Koba 1	—	—	—
Krapina 245	—		—
Tabūn C1	—		—
Néandertaliens avec ceux de Spy	0,0 % n = 3	57,1 % n = 7	44,4 % n = 9
<i>Homo sapiens</i> moderne : Amérindiens de Libben	8,0 % n = 100	10,0 % n = 100	9,0 % n = 100
Indiens (SINGH, 1960)	—	—	21,0 % n = 100
Européens (?) (GRUBER, 1871)	—	—	25,0 % n = 200 n = 360
Européens (?) (PFITZNER, 1896)	—	—	32,5 %

tout à fait plate qui est l'exception (LEBOUCQ, 1882; FORSTER, 1922; SCHULTZ, 1950). Dans un échantillon de cent premiers métatarsiens des Amérindiens de Libben, il n'a pas été possible de trouver une seule articulation tarsienne qui soit tout à fait plate. La position d'adduction habituelle des gros orteils néandertaliens est établie davantage par la présence d'une facette articulaire entre les bases des premier et deuxième métatarsiens, au lieu d'une surface seulement ligamentaire, dans 44,4 % des Néandertaliens (tableau V). On la trouve sur le premier métatarsien n° 25B de Spy, mais elle manque sur les métatarsiens n° 25D et n° 23A

de Spy (voir planches II et IV). Des pourcentages beaucoup plus faibles sont fréquents dans les échantillons d'*Homo sapiens* modernes (tableau V).

L'articulation concave du premier métatarsien, en plus d'être fréquente chez l'homme moderne, constitue une articulation plus forte que celle qui est toute plate (LEWIS, 1972). La concavité est le produit de deux prolongements postérieurs des surfaces ligamentaires, un sur la moitié dorsale du bord interne et l'autre sur la moitié plantaire du bord externe (voir planches II et III). Pendant que la force de réaction du sol passe à travers l'éminence métatarsienne interne et le gros orteil, la force fait tourner le premier métatarsien autour de l'axe de la diaphyse dans un sens latéral (la surface dorsale est tournée vers le côté externe). Quand cela se produit, les prolongements postérieurs sont mis contre l'os cunéiforme médial dans une articulation rigide (« close-packed position » de M. A. MACCONNAIL, 1953). Par combinaison avec les actions des muscles et des ligaments plantaires, quand le talon est levé, cette morphologie renforce les voûtes plantaires pour assurer la propulsion du corps.

La torsion qui met le premier métatarsien dans une articulation rigide avec l'os cunéiforme médial donne une torsion morphologique à la phalange et à la phalangette du gros orteil (BARNETT, 1962). Cette torsion, qui est considérée comme un caractère humain (DAY et NAPIER, 1966), s'effectue dans le sens latéral pour l'orteil et la plupart du temps pour la phalange. Chez les Néandertaliens, ceux de Spy inclus, les angles de torsion des phalanges des gros orteils sont en moyenne plus grands que ceux de l'échantillon moderne (tableau IV) mais pas d'une manière significative. Parmi les Néandertaliens, ce sont les phalanges de Spy, surtout n° 25G, qui ont les angles les plus grands.

Les articulations des os postcrâniens des Néandertaliens, les os du pied inclus, ont été décrits (BOULE, 1911-13; CLARK, 1964) comme très agrandies, ce qui indique que les forces de réaction s'exerçant sur les articulations étaient très importantes. Si la force de réaction est distribuée sur une surface plus grande, la force exercée par unité de surface du cartilage articulaire, qui peut être endommagée par les forces trop grandes (TRIAS, 1961; PREUSCHOFT, 1970), est réduite. Si on considérait les indices de robusticité et de rugosité chez les Néandertaliens, qui indiquent des forces élevées, on s'attendrait à un agrandissement des articulations métatarsiennes et phalangiennes beaucoup plus important. Les indices des articulations des premiers métatarsiens et des phalanges I (tableaux I et IV) sont, en moyenne, toujours plus grands que ceux de l'échantillon moderne. Mais, sauf pour les indices de l'articulation distale des premiers métatarsiens, les différences ne sont pas significatives. Tous les indices des articulations de Spy sont proches des moyennes néandertaliennes.

Les grandeurs articulaires des têtes des premiers métatarsiens néandertaliens n'indiquent pas nécessairement que les forces de réaction qui s'exercent sur ces articulations ont été très élevées par rapport à ce qu'elles sont chez l'*Homo sapiens* moderne. La surface maximale de

contact est limitée par la grandeur de l'articulation proximale de la phalange du gros orteil, laquelle n'est pas tellement plus grande chez les Néandertaliens que chez l'homme moderne. Ce qui reste de l'articulation distale du premier métatarsien est occupé par les os sésamoïdes ou ne transmet pas de force de réaction. La grandeur articulaire n'indique probablement qu'un mouvement du gros orteil plus grand que celui qu'on trouve d'habitude chez l'homme moderne.

CONCLUSIONS

D'après cette analyse morphologique et biométrique, il est évident que les métatarsiens et les phalanges de Spy peuvent être rangés parmi les autres Néandertaliens. Du point de vue fonctionnel, tous ces os ont une morphologie très moderne. La seule différence est la robustesse qui permettait au pied néandertalien de fonctionner avec des forces biomécaniques plus grandes que celles qu'on trouve d'habitude chez l'homme moderne. Puisque les forces musculaires et les forces de réaction du sol sont plusieurs fois plus grandes que la force résultant du poids du corps, la robustesse osseuse, ligamentaire et musculaire des pieds néandertaliens de Spy indique que ces derniers ont eu des niveaux d'activités plus élevés que la plupart des *Homo sapiens* modernes.

REMERCIEMENTS

J'exprime ma reconnaissance à M. le Prof. François TWIESELDMANN, Directeur de la Section d'Anthropologie et de Préhistoire de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, pour son hospitalité et pour l'autorisation qu'il m'a accordée d'étudier les hommes fossiles de Spy. J'adresse aussi mes remerciements sincères à tous ceux qui m'ont permis d'étudier les ossements de leurs collections, au Dr. Alan WALKER pour sa critique du manuscrit et à M^{me} Madeleine TRINKAUS pour la rédaction du texte en français. Cette recherche a été poursuivie avec l'aide de la bourse n° 2979 de la Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research, Inc. et d'une bourse du Department of Anthropology, University of Pennsylvania.

RESUME

Parmi les restes néandertaliens découverts dans la grotte de Spy par M. LOHEST et M. DE PUYDT en 1886, il y avait plusieurs métatarsiens et phalanges du gros orteil. Ces fossiles qui n'avaient jamais été décrits auparavant nous fournissent des renseignements inestimables sur les Néandertaliens de Spy et sur la morphologie du pied néandertalien. Ces métatarsiens et ces phalanges démontrent que les restes de Spy ne consistaient pas seulement en deux adultes, Spy 1 et Spy 2, et en un enfant, Spy 3,

mais comprenaient au moins trois et peut-être quatre ou cinq adultes. Morphologiquement, il est impossible de distinguer, du point de vue fonctionnel, les os du pied néandertalien de ceux des hommes modernes. Cependant, la robustesse marquée et la grandeur des surfaces musculaires et ligamenteuses impliquent que les Néandertaliens de Spy étaient soumis à des niveaux de forces biomécaniques, et par conséquent d'activité, plus élevés que ne l'est d'habitude l'*Homo sapiens* moderne.

SUMMARY

Among the Neandertal remains discovered in a cave near Spy by M. LOHEST and M. DE PUYDT in 1886 there were several metatarsals and hallucial proximal phalanges. Until now undescribed, these fossils provide us with invaluable data on the Neandertals from Spy and on Neandertal pedal morphology. These metatarsals and phalanges demonstrate that the Spy Neandertal sample does not consist solely of two adults, Spy 1 and Spy 2, and a child, Spy 3, but contains the remains of at least three and possibly four or five adults, as well as the child. Morphologically, the pedal bones are functionally indistinguishable from those of modern humans. However, the marked robusticity and the expansions of the musculoligamentous surfaces imply that these Neandertals from Spy were subject to levels of biomechanical stress, and hence of activity, greater than is usual for modern *Homo sapiens*.

Adresse de l'auteur :
DEPARTMENT OF ANTHROPOLOGY,
PEABODY MUSEUM,
HARVARD UNIVERSITY,
CAMBRIDGE, MASS. 02138,
U. S. A.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARCHIBALD, J. D., LOVEJOY, C. O. et HEIPLE, K. G.
1972. Implications of Relative Robusticity in the Olduvai Metatarsus. — *Am. J. Phys. Anthrop.*, 37, 93-96.
- ASCENZI, A. et BELL, G. H.
1972. Bone as a Mechanical Engineering Problem, dans *The Biochemistry and Physiology of Bone*, 2^e ed. — Academic Press, New York, 311-352.
- ASCENZI, A. et BONUCCI, E.
1967. The Tensile Properties of Single Osteons. — *Anat. Rec.*, 158, 375-386.
1968. The Compressive Properties of Single Osteons. — *Anat. Rec.*, 161, 377-390.
- BARNETT, C. H.
1962. Valgus deviation of the distal phalanx of the great toe. — *J. Anat. Lond.*, 96, 171-177.
- BARTUCZ, L.
1940. Der Urmensch der Mussolini-Höhle dans *Die Mussolini-Höhle (Subalyuk) bei Cserépfalu*. — *Geol. Hung., Série Paléont.*, 14, 47-105.
- BASMAJIAN, J. V. et STECKO, G.
1963. The Role of Muscles in Arch Support of the Foot: An Electromyographic Study. — *J. Bone Joint Surg.*, 45-A, 1184-1190.
- BONČ-OSMOLOVSKIJ, G. A.
1954. Skelet stopy i goleni iskopaemogo človeka iz grota Kiik-Koba. — *Paleolit Kryma*, 3.
- BORDES, F.
1959. Le contexte archéologique des Hommes du Moustier et de Spy. — *L'Anthrop.*, 63, 154-157.
- BOULE, M.
1911-13. L'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. — *Ann. Paléont.*, 6, 111-172; 7, 21-56; 85-192; 8, 1-70.
- BOUYSSONIE, J.
1954. Les sépultures moustériennes. — *Quaternaria*, 1, 107-115.
- BREUIL, H.
1912. Remarques sur les divers niveaux archéologiques du gisement de Spy (Belgique). — *Revue anthrop.*, 22, 126-129.
- CLARK, W. E. LEGROS
1964. *The Fossil Evidence for Human Evolution*. — 2^e ed., Univ. of Chicago Press, Chicago.
- COLLIGNON, R.
1887. Les fouilles de Spy (Grotte et Terrasse). — *Revue Anthrop.*, Série 3, 2, 632-636, 737-743.
- CURREY, J. D.
1970. The Mechanical Properties of Bone. — *Clin. Orthop.*, 73, 210-231.
- DAY, M. H. et NAPIER, J. R.
1966. A Hominid Toe Bone from Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania. — *Nature*, 211, 929-930.
- DAY, M. H. et WOOD, B. A.
1968. Functional affinities of the Olduvai Hominid 8 talus. — *Man*, 3, 440-455.
- ENDO, B. et KIMURA, T.
1970. Postcranial Skeleton of the Amud Man dans *The Amud Man and his Cave site*. — The Academic Press of Japan, Tokyo, 231-406.
- FORSTER, A.
1922. Contribution à la formation du gros orteil dans l'espèce humaine. — *Arch. Anat. Hist. Embryol.*, 1, 279-290.

FRAIPONT, C.

1912. L'astragale chez l'Homme moustérien de Spy. Ses affinités. — *Bull. Soc. Anthropol. Bruxelles*, 31, 195-221.
1913. Sur l'importance des caractères de l'astragale chez l'homme fossile. — *Bull. Soc. Anthropol. Bruxelles*, 32, 145-208.
1919. Note préliminaire sur l'étude radiographique du pied chez les primates vivants et fossiles. — *Bull. Soc. Anthropol. Bruxelles*, 34, 163-168.
1920. Sur la structure intime de l'astragale chez les primates. — *Bull. Acad. Roy. Belg., Classe des Sciences, Série 5*, 6, 261-263.
1925. Contribution à l'étude de la station verticale : la courbure du fémur. — *Revue anthrop.*, 35, 329-340.
1927. Sur l'omoplate et le sacrum de l'homme de Spy. — *Revue anthrop.*, 37, 189-195.

FRAIPONT, J.

1888. Le tibia dans la race de Néanderthal. — *Revue Anthropol.*, Série 3, 3, 145-158.
1895. La race « imaginaire » de Cannstadt ou de Néanderthal. — *Bull. Soc. Anthropol. Bruxelles*, 14, 32-44.

FRAIPONT, J. et LOHEST, M.

1886. La race humaine de Néanderthal ou de Cannstadt, en Belgique. Recherches ethnographiques sur des ossements humains découverts dans des dépôts quaternaires d'une grotte à Spy et détermination de leur âge géologique. — *Bull. Acad. Roy. Belg.*, 12, 741-784.
1887. La race humaine de Néanderthal ou de Canstadt en Belgique. Recherches ethnographiques sur des ossements humains découverts dans des dépôts quaternaires d'une grotte à Spy et détermination de leur âge géologique. — *Arch. Biol.*, 7, 587-757.

FRANKEL, V. H. et BURNSTEIN, A. H.

1970. *Orthopaedic Biomechanics*. — Lea and Febiger. Philadelphia.

GORJANOVIĆ-KRAMBERGER, D.

1906. *Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien. Ein Beitrag zur Paläoanthropologie*. — C. W. Kreidel's Verlag, Wiesbaden.

GRUBER, W.

1871. Ueber das erste Intermetatarsalgelenk des Menschen, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. — *Mém. Acad. Sci. St Petersburg*, 17.

HEIM, J.-L.

1972. *Les Néandertaliens adultes de la Ferrassie (Dordogne). Etudes anthropologique et comparative*. — Thèse de Doctorat d'Etat, Paris.
1974. Les hommes fossiles de La Ferrassie (Dordogne) et le problème de la définition des Néandertaliens Classiques. — *L'Anthropol.*, 78, 81-112, 321-378.

HICKS, J. H.

1954. The Mechanics of the Foot II: The Plantar Aponeurosis and the Arch. — *J. Anat. Lond.*, 88, 25-30.
1956. The mechanics of the foot IV. The action of the muscles on the foot in standing. — *Acta anat.*, 27, 180-192.

HRDLIČKA, A.

1930. The Skeletal Remains of Early Man. — *Smith. Misc. Coll.*, 83.

JONES, F. W.

1929. The distinctions of the human hallux. — *J. Anat. Lond.*, 63, 408-411.

LAPIDUS, P. W.

1943. Misconceptions about the « springiness » of the longitudinal arch of the foot. — *Arch. Surg.*, 46, 410-421.

LAROS, G. S., TIPTON, C. M. et COOPER, R. R.

1971. Influence of Physical Activity on Ligament Insertions in the Knees of Dogs. — *J. Bone Joint Surg.*, 53-A, 275-286.

LEBOUCQ, H.

1882. Le développement du premier métatarsien et de son articulation tarsienne chez l'homme. — *Arch. Biol.*, 3, 335-344.
1902. Ueber prähistorische Tarsusknochen. — *Verh. anat. Ges.*, 16, 143-150.

LEWIS, O. J.

1972. The Evolution of the Hallucial Tarsometatarsal Joint in the Anthropeida. — *Am. J. Phys. Anthropol.*, 37, 13-34.

LISOWSKI, F. P., ALBRECHT, G. H. et OXNARD, C. E.

1974. The Form of the Talus in Some Higher Primates: A Multivariate Study. — *Am. J. Phys. Anthropol.*, 41, 191-216.

LOÉ, A. DE et RAHIR, E.

1911. Nouvelles fouilles à Spy. Grotte de la Betche-aux-Roches. — *Bull. Soc. Anthropol. Bruxelles*, 30, 40-58.

MACCONNAIL, M. A.

1953. The close-packed position of joints and its practical bearing. — *J. Bone Joint Surg.*, 35B, 486.

MACCONNAIL, M. A. et BASMAJIAN, J. V.

1969. *Muscles and Movements*. — Williams and Wilkins, Baltimore.

MANN, R. et INMAN, V. T.

1964. Phasic activity of intrinsic muscles of the foot. — *J. Bone Joint Surg.*, 46A, 469-481.

MARTIN, B. F.

1964. Observations on the muscles and tendons of the medial aspect of the sole of the foot. — *J. Anat. Lond.*, 98, 437-453.

MORTON, D. J.

1926. Significant Characteristics of the Neanderthal Foot. — *Nat. Hist.*, 26, 310-314.

MUSGRAVE, J. H.

1970. An anatomical study of the hands of Pleistocene and Recent Man. — Thèse de Doctorat, Univ. of Cambridge.

OXNARD, C. E.

1972. Some African Fossil Foot Bones: A Note on the Interpolation of Fossils into a Matrix of Extant Species. — *Am. J. Phys. Anthropol.*, 37, 3-12.

PFITZNER, W.

1896. Beiträge zur Kenntniss des menschlichen Extremitätenskelets. VII: Die Variationen im Aufbau des Fuss skelettes. — *Morph. Arbeit.*, 6, 245-527.

POPE, M. H. et OUTWATER, J. O.

1974. Mechanical properties of bone as a function of position and orientation. — *J. Biomech.*, 7, 61-66.

PREUSCHOFT, H.

1970. Functional anatomy of the lower extremity dans *The Chimpanzee*, — S. Karger, New York, 3, 221-294.

PUYDT, M. DE et LOHEST, M.

1887. L'Homme contemporain du Mammouth à Spy (Namur). — *Ann. Féd. Archéol. Hist. Belg.*, 2, 207-240.

RUTOT, A.

1910. Coup d'œil synthétique sur l'époque des cavernes. — *Bull. Soc. belge Géol.*, 23, 225-292.

SCHULTZ, A. H.

1950. The Physical Distinctions of Man. — *Proc. Am. Phil. Soc.*, 94, 428-449.

SINGH, I.

1960. Variations in the metatarsal bones. — *J. Anat. Lond.*, 94, 345-350.

SMITH, J. W.

1953. The Act of Standing. — *Acta orthop. scand.*, 23, 159-168.

1954. Muscular control of the arches of the foot in standing: an electromyographic assessment. — *J. Anat. Lond.*, 88, 152-163.

STEWART, S. F.

1970. Human Gait and the Human Foot: An Ethnological Study of Flatfoot. — *Clin. Orthop.*, 70, 111-132.

- STRAUS, W. L. Jr. et CAVE, A. J. E.
1957. Pathology and the posture of Neanderthal Man. — *Quart. Rev. Biol.*, 32, 348-363.
- TESTUT, L.
1890. Recherches anthropologiques sur le squelette quaternaire de Chancelade, Dordogne. — *Bull. Soc. Anthrop. Biol. Lyon*, 8, 131-246.
- TRIAS, A.
1961. Effect of persistent pressure on the articular cartilage. An experimental study. — *J. Bone Joint Surg.*, 43B, 376-386.
- TRINKAUS, E.
1974. Functional analysis of Neandertal feet. — 73^e session de l'American Anthropological Association, Mexico City.
1975. *A functional analysis of the Neandertal foot*. — Thèse de Doctorat, Univ. of Pennsylvania.
1976. The Morphology of European and Southwest Asian Neandertal Pubic Bones. — *Am. J. Phys. Anthrop.*, 44, 95-104.
- TWIESSELMANN, F.
1953. Belgique et Luxembourg dans *Catalogue des Hommes Fossiles*. — C. R. XIX^e session du Congrès géol. internat. à Alger, 5, 93-101.
1971. Belgium dans *Catalogue of Fossil Hominids. Part II: Europe*. — British Museum (Natural History), London, 5-13.
- VIIDIK, A.
1966. Biomechanics and Functional Adaptation of Tendons and Joint Ligaments dans *Studies on the Anatomy and Function of Bone and Joints*, — Springer-Verlag, New York, 17-39.
- VOLKOV, T.
1903-04. Les variations squelettiques du pied chez les Primates et dans les races humaines. — *Bull. Mém. Soc. Anthrop. Paris*, Série 5, 4, 632-708; 5, 1-50, 201-331.
- WEIDENREICH, F.
1921. Der Menschenfuss. — *Z. Morph. Anthrop.*, 22, 51-282.
- WELLS, L. H.
1931. The foot of the South African native. — *Am. J. Phys. Anthrop.*, 15, 185-289.
- ZEUNER, F. E.
1940. The Age of Neanderthal Man with notes on the Cotte de St. Brelade Jersey, C. I. — *Inst. Arch. Occ. Papers*, 3.

APPENDICE

Dimensions et indices des métatarsiens et des phalanges

- Longueur : distance minimale entre le milieu de l'articulation proximale et le milieu de l'articulation distale.
- Hauteur de la diaphyse : diamètre minimal dorsoplantaire au milieu de la diaphyse.
- Largeur de la diaphyse : diamètre minimal interne-externe au milieu de la diaphyse.
- Hauteur maximale proximale : distance maximale sur la base mesurée sur l'axe vertical de l'articulation.
- Largeur maximale proximale : distance maximale sur la base mesurée perpendiculairement à l'axe vertical de l'articulation.
- Hauteur de l'articulation proximale : distance maximale sur l'articulation de la base mesurée sur son axe vertical.
- Largeur de l'articulation proximale : distance maximale sur l'articulation de la base mesurée perpendiculairement à son axe.

Hauteur de l'articulation distale : distance maximale sur la tête mesurée sur l'axe vertical de l'articulation.

Largeur maximale distale : distance maximale sur la tête mesurée perpendiculairement à l'axe vertical de l'articulation.

Largeur de l'articulation distale : distance maximale de l'articulation de la tête mesurée perpendiculairement à son axe.

Angle de torsion : angle entre l'axe vertical de l'articulation proximale et l'axe vertical de l'articulation distale mesuré dans le plan vertical transversal (coronal).

Indice de robusticité :

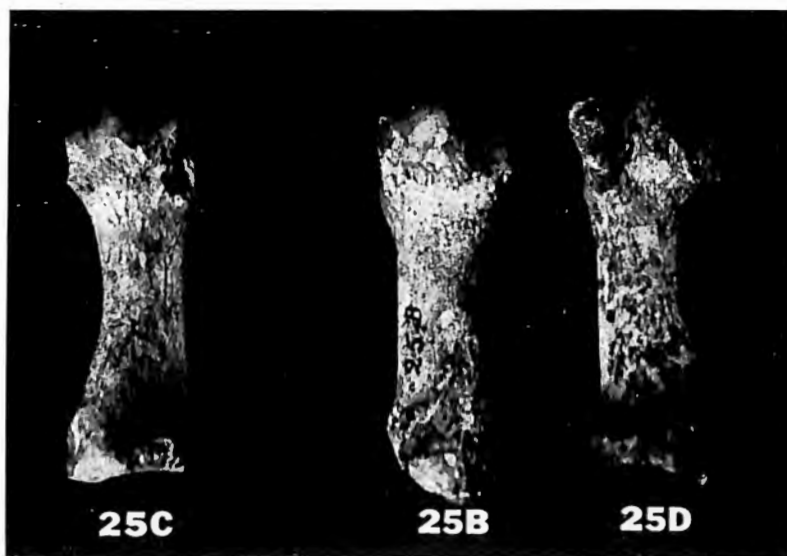
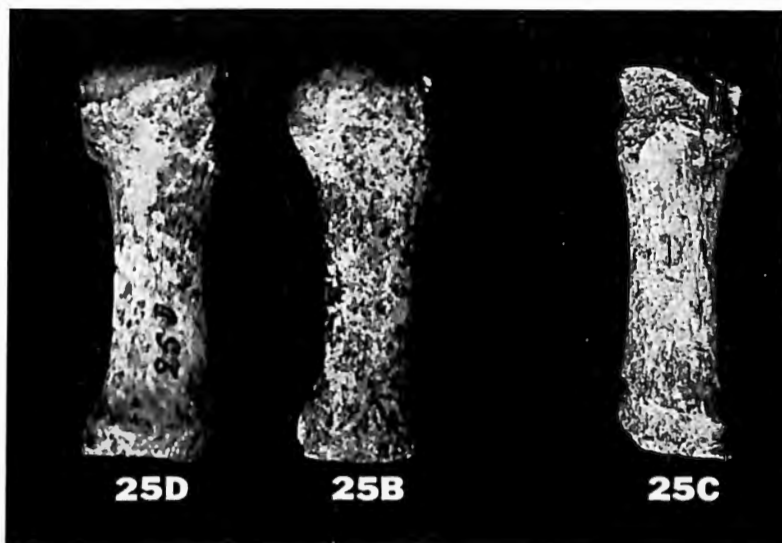
$$\frac{\text{hauteur de la diaphyse} + \text{largeur de la diaphyse}}{\text{longueur}} \times 100$$

Indice de rugosité :

$$\frac{\text{hauteur de l'articulation proximale} \times \text{largeur de l'articulation proximale}}{\text{hauteur maximale proximale} \times \text{largeur maximale proximale}} \times 100$$

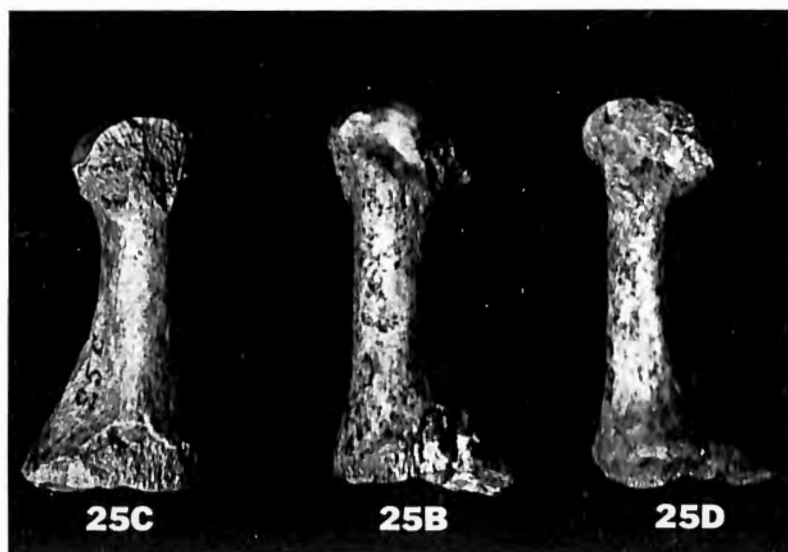
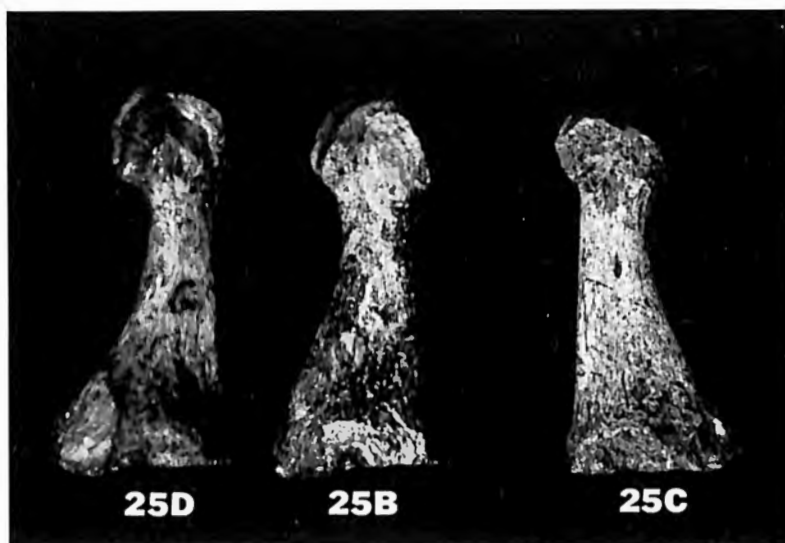
Indice de l'articulation (proximale ou distale) :

$$\frac{\text{hauteur de l'articulation} + \text{largeur de l'articulation}}{\text{longueur}} \times 100$$



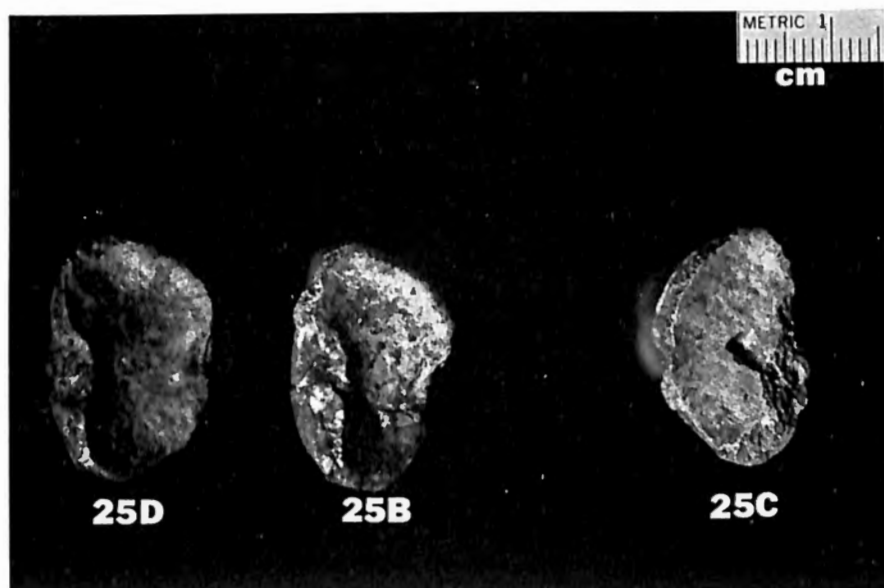
1. (en haut) Vue dorsale des premiers métatarsiens de Spy.
2. (en bas) Vue plantaire des premiers métatarsiens de Spy.

E. TRINKAUS. — Les métatarsiens et les phalanges du pied
des Néandertaliens de Spy.



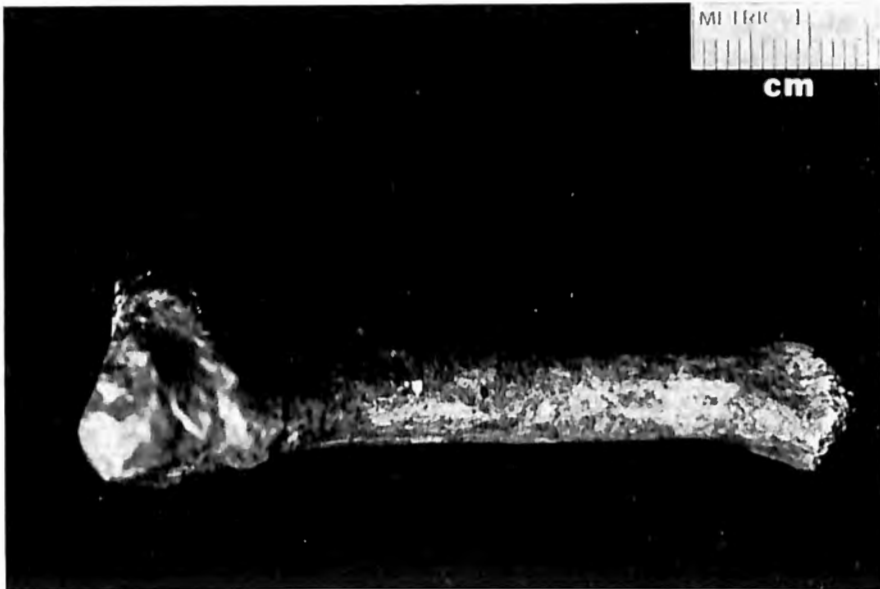
1. (en haut) Vue externe des premiers métatarsiens de Spy.
2. (en bas) Vue interne des premiers métatarsiens de Spy.

E. TRINKAUS. — Les métatarsiens et les phalanges du pied des Néandertaliens de Spy.



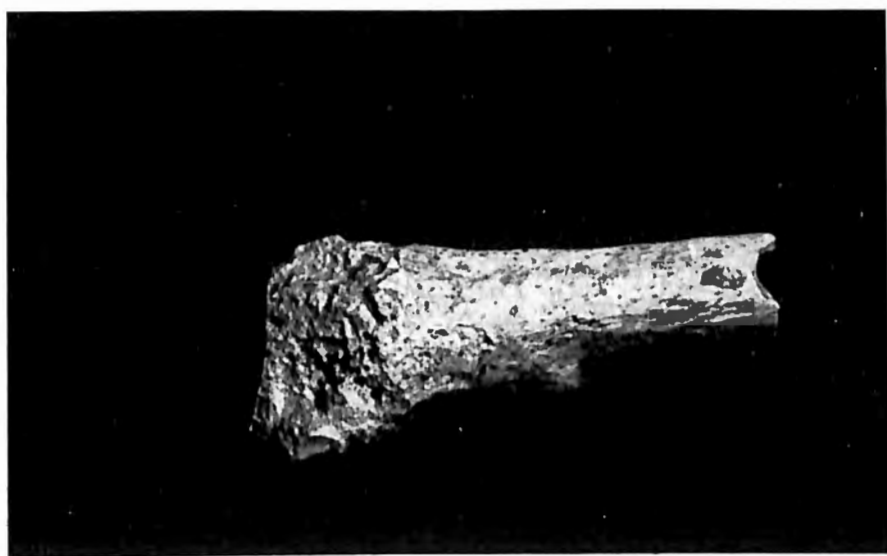
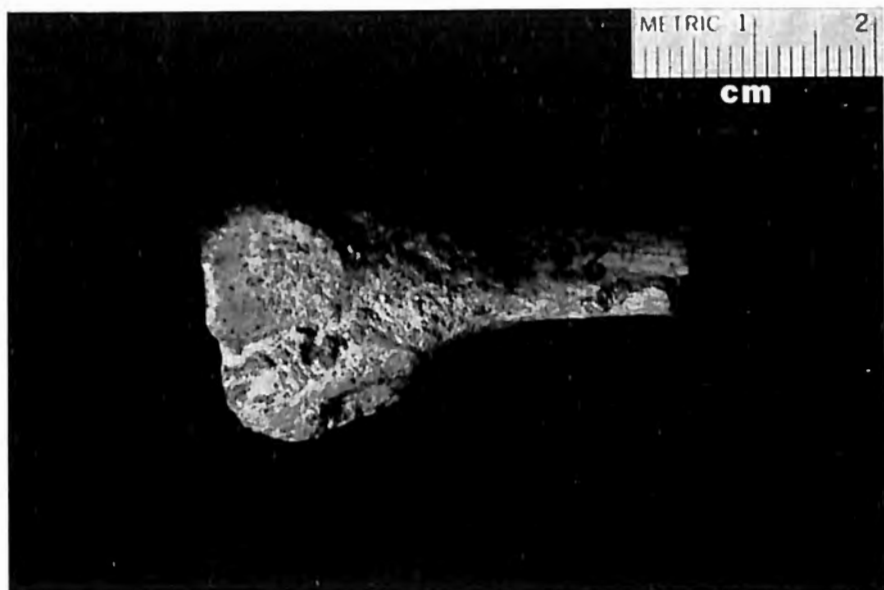
Vue postérieure des premiers métatarsiens de Spy.

E. TRINKAUS. — Les métatarsiens et les phalanges du pied
des Néandertaliens de Spy.



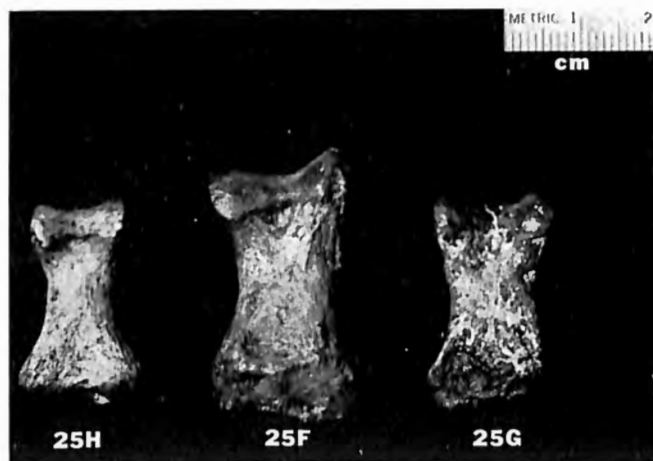
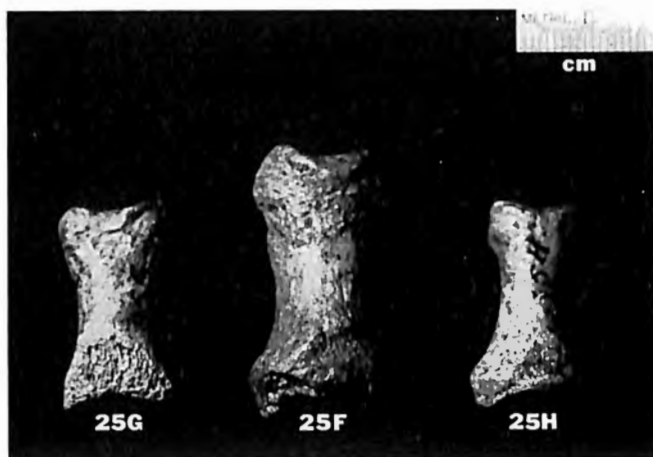
1. (en haut) Vue interne du deuxième métatarsien gauche (n° 23A) de Spy.
2. (en bas) Vue plantaire du deuxième métatarsien gauche (n° 23A) de Spy.

E. TRINKAUS. — Les métatarsiens et les phalanges du pied des Néandertaliens de Spy.



1. (en haut) Vue externe du troisième métatarsien droit (n° 23B) de Spy.
2. (en bas) Vue dorsale du troisième métatarsien droit (n° 23B) de Spy. Même grandeur que la vue externe.

E. TRINKAUS. — Les métatarsiens et les phalanges du pied des Néandertaliens de Spy.



1. (en haut) Vue dorsale des phalanges du gros orteil (nos 25G et 25F) et de la phalange du pouce (no 25H) de Spy.
2. (en bas) Vue plantaire des phalanges du gros orteil (nos 25G et 25F) et vue palmaire de la phalange du pouce (no 25H) de Spy.

E. TRINKAUS. — Les métatarsiens et les phalanges du pied des Néandertaliens de Spy.