

LE PIED

de l'enfance... à l'adolescence



Sous la direction de
Franck Chotel, Philippe Wicart, Rémi Kohler

2014



SAURAMPS
MEDICAL

Anatomie comparée du pied chez les primates : origine et évolution du pied humain

CH. TARDIEU

L'homme appartient à l'ordre des primates, dont l'histoire commence il y a 55 millions d'années en Asie avec un groupe de primates, les prosimiens qui sont les ancêtres des lémurs et des loris d'une part et des tarsiers d'autre part. Dès leur origine les primates sont arboricoles, ce qui signifie qu'ils habitent dans les arbres ; en conséquence, leur pied est préhensile présentant un hallux opposable. Parmi les prosimiens un groupe locomoteur particulier, les grimpeurs lents (loris, nycticèbe, pérodictique) ont développé une pince particulièrement puissante grâce à un hallux extrêmement long, robuste et abducté. Vers 30 millions d'années des singes archaïques existent en Afrique (gisement du Fayoum, Egypte). Depuis l'Afrique, un groupe colonise l'Amérique, ce sont les singes du nouveau monde ou platyrhiniens, dont la caractéristique est de posséder 36 dents et une queue très longue souvent préhensile (atèle, alouatta, singe laineux...). En Afrique, vers 25 millions d'années se différencient les premiers catarhiniens qui ne possèdent que 32 dents et dont la queue est courte (cercopithèque, macaque, babouin, colobe...). Puis, entre 25 et 20 millions d'années se différencient les grands singes qui ne possèdent plus de queue : gibbons, orangs-outans, gorilles et chimpanzés. Grâce au contact Afrique/Eurasie à partir de 18 millions d'années, certains de ces singes vont passer en Eurasie. Les grands singes et l'homme forment le groupe des hominoïdes. Notre plus proche parent dans la nature actuelle est le chimpanzé dont nous nous sommes séparés il y a environ 7 à 8 millions d'années.

Dans ce contexte phylogénétique, l'origine du pied humain est évidemment préhensile. Les modes de locomotion des singes dans le milieu arboricole sont très variés, grimper, suspension, saut, quadrupédie, bipédie. Au sol, ils sont le plus souvent quadrupèdes et occasionnellement bipèdes. Le répertoire locomoteur d'un singe est vaste : il est capable à la fois de grimper, de se suspendre, de marcher et courir quadrupède ou même bipède. A l'inverse, notre répertoire locomoteur s'est considérablement restreint puisque nous sommes devenus terrestres et exclusivement bipèdes. Il est facile d'imaginer que le pied d'un primate devenu bipède permanent a subi des pressions de sélection fortes pour assurer, face aux contraintes de la gravité, à la fois l'équilibre et la propulsion du corps avec une grande efficacité. Le pied humain est en effet spécialisé à la fois dans son anatomie et sa fonction.

Tout en présentant l'anatomie comparée du pied chez les primates, nous exposons les différents arguments qui montrent l'origine préhensile du pied humain, arguments qui peuvent être de nature musculaire, osseuse, qui peuvent faire intervenir la croissance fœtale ou la morphologie des fossiles hominidés.

Les premiers modèles de l'évolution du pied qui ont été proposés dans la première partie du XIX^e siècle [1-6] le furent sur les bases de l'anatomie comparée seulement puisque presque aucun fossile d'hominidés n'avait été alors découvert. Ces modèles proposaient comme mor-

phologie ancestrale celle d'un des grands singes : gibbon, chimpanzé ou gorille. L'anatomie comparée est une base très solide qui aide à reconstruire la morphologie ancestrale. Ce qu'il faut rechercher dans une perspective évolutive rigoureuse, c'est la morphologie du dernier ancêtre commun au chimpanzé et à l'homme, avant la séparation des deux rameaux. La tâche est ardue puisque les grands singes ont aussi évolué pour leur propre compte, comme nous, depuis 7 millions d'années et se sont spécialisés à beaucoup d'égards. Il ne faut donc pas se représenter le chimpanzé actuel comme notre ancêtre. Sa morphologie ne nous donne qu'une idée de la morphologie ancestrale.

Les fossiles hominidés peuvent parfois aider à corriger et affiner l'idée et l'image que nous reconstruisons de cet ancêtre commun. Trois fossiles sont importants pour le pied, découverts en Afrique de l'Est et en Afrique du Sud, attestant clairement la pratique d'une marche bipède. Le premier découvert, daté de 1,8 million d'années, fut attribué à *Homo habilis* [7, 8], le second, vieux de 3 à 3,4 millions d'années, fut attribué à *Australopithecus afarensis* [9], et le troisième, estimé à 3,6 millions d'années environ, fut attribué à *Australopithecus africanus* [10]. Publié plus récemment, il faut noter un fossile daté de 4,4 millions d'années, trouvé en

Ethiopie, attribué à un genre nouveau, *Ardipithecus ramidus*, dont le pied est totalement préhensile. Pour ses découvreurs [11], ce primate serait arboricole mais aussi bipède occasionnel au sol, en lien avec la morphologie de la partie supérieure de son bassin, pourtant extrêmement mal préservé. Serait-il à compter parmi nos ancêtres ? Les avis divergent...

Anatomie comparée du squelette du pied

Position abductée ou adductée du premier rayon

Le caractère le plus manifeste lorsque l'on compare le pied d'un homme et celui des autres primates est la position du premier rayon par rapport au second rayon (fig. 1). Tous les primates sauf l'homme ont un hallux opposable. Ce premier rayon opposable représente l'élément essentiel de la pince préhensile. Le degré de cette opposabilité est variable. Au cours de leur évolution les gorilles, par suite de leur poids élevé, sont devenus de plus en plus terrestres, adaptation qui s'est répercutee sur la morphologie de leur pied. Cette spécialisation est allée très loin chez les gorilles des montagnes, qui appartiennent à l'espèce go-



Fig. 1 : Pieds d'un orang-outan, d'un chimpanzé, de deux gorilles appartenant à deux espèces différentes (*gorilla gorilla* et *gorilla beringeri*) et d'un homme. Noter qu'il est rare de disposer d'image du pied des gorilles de l'espèce beringeri [6].

gorilla beringeri. L'extrême proximité du premier et du second rayon le rapproche de l'homme pour ce caractère. On distingue parmi les gorilles ceux de l'Ouest, *gorilla gorilla*, et ceux de l'Est. Parmi ces derniers, les gorilles des montagnes, *gorilla beringeri*, se trouvent au Rwanda, République Démocratique du Congo et Ouganda. Sur la figure, on observe que l'orang-outan présente un hallux très court et très divergent. On peut dire que l'adaptation du pied du gorille des montagnes est très éloignée de celle de l'orang-outan et plus proche de celle de l'homme pour ce caractère.

Présence ou absence d'une voûte longitudinale

Un des caractères importants du pied humain pour la performance de la marche bipède est la présence d'une voûte longitudinale. Pour établir une comparaison, il est utile de décrire brièvement la marche bipède du chimpanzé, en gardant cependant à l'esprit qu'elle n'est pas stéréotypée comme la marche humaine : quand le talon quitte le sol, le pied du chimpanzé s'écrase au niveau de l'articulation tarsienne transverse, l'articulation talo-naviculaire se met en position de flexion dorsale (fig. 2).

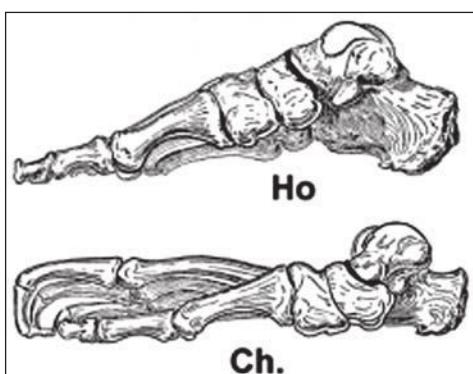


Fig. 2 : Vue médiale du pied d'un homme et d'un chimpanzé montrant les os qui transmettent la pression avant que le talon se lève. On observe chez le chimpanzé la flexion dorsale de l'articulation tarsienne transverse [22].

C'est ce qu'on appelle "la brisure de l'articulation tarsienne transverse". Même si le chimpanzé attaque le pas sur la partie externe du calcanéum, il n'y a pas de transfert médial du poids du corps comme chez l'homme ; le poids est transféré presque en ligne droite de la partie postérieure à la partie antérieure du pied. Les 2^e et 3^e orteils sont normalement les derniers à décoller du sol et non l'hallux comme chez l'homme. A l'inverse, quand le chimpanzé est dans les arbres, son pied est positionné de façon telle que l'articulation talo-naviculaire est en position de flexion plantaire. Sur le pied humain, la position de flexion plantaire de l'articulation talo-naviculaire est permanente (fig. 2).

Proportions relatives des différentes parties du pied

Une des clés de compréhension de l'évolution du pied humain repose sur l'analyse des proportions relatives des différents éléments du pied chez les grands primates (fig. 3A). On constate que chez le chimpanzé le métatarses forme un tiers de la longueur totale du pied, l'élément phalangien un peu plus (35 %) et le tarse un peu moins (32 %). Chez l'homme le métatarses forme plus de la moitié (52 %), l'élément phalangien moins d'un cinquième (18 %). Les proportions du pied du gorille se rapprochent de celles du pied humain : le tarse a augmenté, atteignant 39 %, les phalanges se sont réduites (33 %). Les proportions du pied de l'enfant à la naissance semblent combler le fossé qui sépare les proportions du pied du gorille de celles de l'homme. Nous constatons que l'évolution du mode de locomotion de nos ancêtres vers la bipédie s'est accompagnée d'une augmentation de l'élément d'appui, le tarse et d'une diminution de la partie préhensile ou digitale. Le changement s'est effectué par une altération des taux de croissance des éléments tarsiens et digitaux.

Un autre changement évolutif s'est produit sur les doigts qui ont abouti à la réduction de la partie externe du membre digital et à un accroissement de sa partie interne ou hallu-

ciale. Ce changement souligne encore le rôle joué par la croissance relative des parties dans l'émergence de nouveaux types fonctionnels de structure. La figure 3B représente la comparaison entre la longueur du premier doigt et celle du troisième doigt. Chez le chimpanzé, le gorille et le gibbon, l'hallux mesure environ 67-68 % de la longueur du troisième doigt qui est en même temps le plus long. Chez l'orang-outan l'hallux, dans un état avancé de régression, mesure seulement 25 % de la longueur du troisième doigt, alors qu'un processus opposé et progressif s'est produit sur l'hallux humain, l'amenant à dépasser la longueur du troisième doigt. Le pied de l'homme a été remodelé par un double processus, une croissance progressive du premier rayon et une croissance réduite des doigts latéraux. On observe que l'ensemble de ces modifications de proportions confère au pied humain les propriétés d'un levier bipède efficace pour la propulsion.

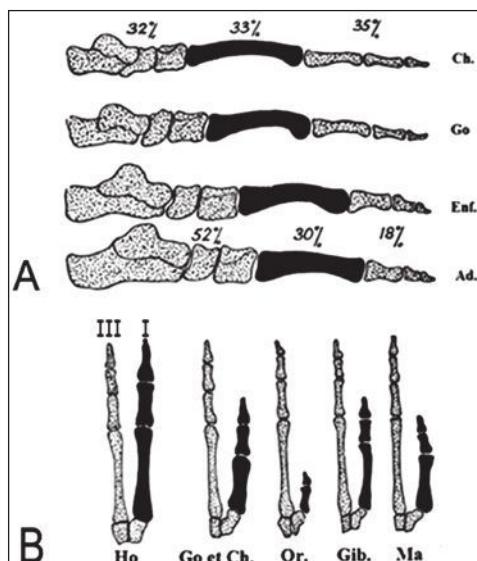


Fig. 3 : A) Proportions du tarse, de l'élément métatarsien et de l'élément phalangien. C'est le 3^e doigt qui a été mesuré [5].

B) Comparaison entre la longueur du premier doigt et celle du troisième doigt, la longueur mesurée étant celle du métatarsé et des phalanges de chacun de ces deux doigts [5].

Le squelette du pied d'un chimpanzé (fig. 4) illustre les proportions présentées. On observe, en outre, la courbure des métatarsiens et des phalanges, la forte torsion du premier métatarsien, l'orientation des têtes des quatre métatarsiens latéraux qui font face à la tête du premier métatarsien. Ces caractères sont typiques d'une adaptation arboricole et on les retrouve chez de nombreux primates non humains.



Fig. 4 : Squelette du pied d'un chimpanzé (Collections d'Anatomie comparée, MNHN).

Morphologie de l'articulation cunéo-métatarsienne du 1^{er} rayon

Il est important de mettre en relation la forme externe du pied et la structure squelettique de l'hallux et du second doigt (fig. 5) pour mieux situer les articulations cunéo-métatarsienne et métatarso-phalangienne. Cette image permet aussi de voir la profondeur, la brièveté ou

l'inexistence de la fente qui sépare le premier du second doigt. La brièveté de l'hallux de l'orang-outan s'accompagne d'une orientation très médiale de la facette articulaire du premier cunéiforme avec le métatarsien. L'orientation de cette facette articulaire est plus antérieure chez l'homme que chez les primates non humains ce qui permet d'aligner le premier doigt sur le second. On observe encore sur le pied de ce gorille des montagnes une certaine proximité avec le pied de l'homme.

Sur cette première articulation cunéo-métatarsienne, la différence essentielle séparant l'homme des autres primates est la forme des

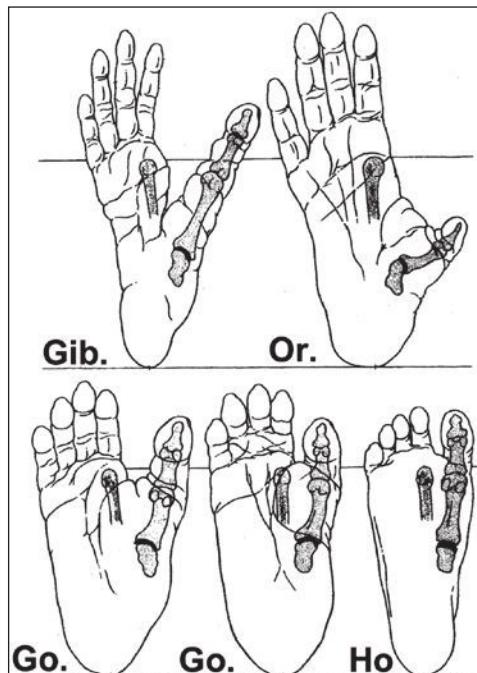


Fig. 5 : Articulations cunéo-métatarsienne et métatarso-phalangienne du 1^{er} rayon mis en relation avec le 2^e rayon du pied chez le gibbon, chez l'orang-outan, le chimpanzé, le gorille des montagnes et l'homme. Face plantaire pied droit. Les longueurs entre talon et articulation métatarso-phalangienne du deuxième orteil ont été dessinées à la même dimension chez les cinq primates [6].

facettes articulaires qui détermine largement la capacité préhensile ou non préhensile de l'hallux (fig. 6). Chez les primates non humains, le cunéiforme présente une surface convexe qui reçoit la surface concave du métatarsien, cette morphologie permet les amples mouvements d'abduction et d'adduction de l'hallux, d'où la grande mobilité de la pince préhensile. Une description plus précise sera donnée plus loin avec l'histoire du muscle tibial antérieur dont le tendon métatarsien a modifié la morphologie de ces surfaces articulaires en lien avec la présence ancienne d'un préhallux. Chez l'homme, malgré la variabilité observée, les surfaces articulaires sont planes à subplanes, une légère mobilité est donc permise en glissement ; la surface articulaire du métatarsien peut être très légèrement concave, ce qui limite cette mobilité. La forme de ces surfaces articulaires interdit la préhensibilité. Dans la marche humaine, cette articulation doit contribuer à maintenir l'alignement du premier rayon sur le second, en particulier lors du décollement de l'hallux à la fin du pas, lorsque tout le poids du corps passe sur le gros orteil.

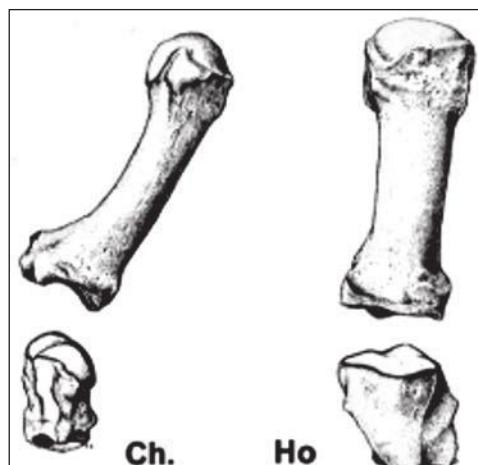


Fig. 6 : Première articulation cunéo-métatarsienne (vue dorsale, côté gauche) chez un chimpanzé et un homme (d'après [23]).

Morphologie des os du tarse

- Articulation sous-taliennes

Nous avons vu que dans l'évolution du pied humain le tarse était devenu plus long aux dépens de la longueur des doigts. Précisons que le tarse en s'allongeant s'est en même temps beaucoup renforcé. Nous allons voir ici que chacun des os qui composent le tarse a également changé morphologiquement. L'explication fonctionnelle de ces changements de forme est présentée quand elle est connue. L'articulation sous-taliennes est évoquée car l'axe de cette articulation a peut-être joué un rôle important dans l'évolution du pied humain.

Astragale

A la fois chez les grands singes et chez l'homme, la surface trochléenne de l'astragale s'inscrit dans un cône, le rayon de courbure le plus petit étant du côté médial et le rayon de courbure le plus grand du côté latéral (fig. 7 A, B, C). Cependant, les grands singes diffèrent de

l'homme car leur astragale présente un angle apical beaucoup plus grand pour ce cône. Cela signifie que le bord médial de la trochlée présente un rayon de courbure beaucoup plus petit que le bord latéral chez les grands singes et qu'il est aussi beaucoup plus bas que le bord latéral. Quand le pied est fixé et le tibia mobile, cette trochlée en cône fait que le tibia tourne autour de son long axe latéralement en flexion plantaire et médialement en flexion dorsale. Associée à la forme du tibia distal, cette forme trochléenne fait que la jambe dessine un chemin incurvé quand elle se déplace sur le pied. Chez l'homme, la forme de l'articulation de la cheville permet à la jambe de se déplacer quasiment en ligne droite au-dessus du pied.

Sur la figure 7C, l'angle entre l'axe de la trochlée talienne et l'axe du col talien apparaît plus fermé chez l'homme que chez le chimpanzé. Fonctionnellement cette observation correspond en fait à une rotation médiale de la trochlée talienne sur l'astragale, ce qui est révélé lorsque les axes sous-taliens sont disposés parallèlement.

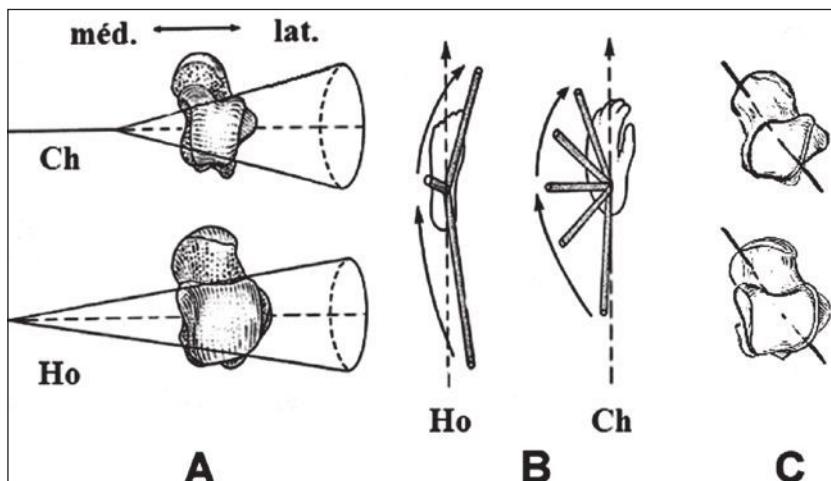


Fig. 7 : Astragales d'un chimpanzé et d'un homme.

- A) L'angle apical est plus grand chez le chimpanzé que chez l'homme.
- B) Trajectoire de la jambe au-dessus de l'astragale : presque sagittale chez l'homme, très incurvée chez le chimpanzé (d'après [24]).
- C) Astragales d'un chimpanzé (en haut) et d'un homme (en bas), dont les axes sous-taliens ont été disposés parallèlement. On observe que la trochlée humaine a subi une rotation interne par rapport à celle du chimpanzé [25].

Le sillon pour le long fléchisseur de l'hallux est orienté verticalement sur l'astragale humain, tandis qu'il a une direction oblique sur l'astragale des grands singes. Puisque les tendons s'alignent suivant leur ligne d'action, cette orientation oblique chez les grands singes traduit le chemin incurvé tracé par la jambe passant de la position de flexion dorsale à celle de flexion plantaire. A l'inverse, l'orientation plus verticale de ce sillon chez l'homme traduit le mouvement plus sagittal de la jambe humaine.

Calcanéum

Le calcanéum humain est beaucoup plus robuste que celui des grands singes. Son axe longitudinal est rectiligne, tandis que celui des grands singes présente une angulation au niveau de la trochlée fibulaire qui est très développée, l'angle est fermé du côté médial (fig. 8A).

La présence d'un tubercule postérieur externe sur le calcanéum est une nouveauté propre au pied de l'homme (fig. 8B). Le calcanéum des grands singes en est totalement dépourvu. Ce tubercule postérieur externe est très variable

chez l'homme. Parfois, il est totalement fusionné à la tubérosité calcanéenne, qui présente alors une forme quadrilatère dont le long axe est approximativement perpendiculaire au sol. Parfois, il est largement séparé de la tubérosité calcanéenne et connecté à elle par un "pont" osseux. La tubérosité calcanéenne est alors ovale et son axe oblique par rapport au sol. Sous cette forme représentée sur la figure 8, elle ressemble à la condition que l'on observe chez les grands singes.

La présence d'un tubercule postérieur externe peut être directement associée à la modification de l'orientation du pied qui a été consécutive à un important changement adaptatif qui a affecté la direction des axes du membre inférieur de nos ancêtres, il y a plus de 3 millions d'années. Il s'agit du développement de l'angle bi-condylaire du fémur ou angle d'obliquité de la diaphyse fémorale. La présence de cet angle traduit la capacité à marcher les genoux en position d'adduction et non plus en position d'abduction (en varus) comme chez les grands singes, ce qui constitue une économie considérable pour la performance de la marche bipède [12, 13, 14].

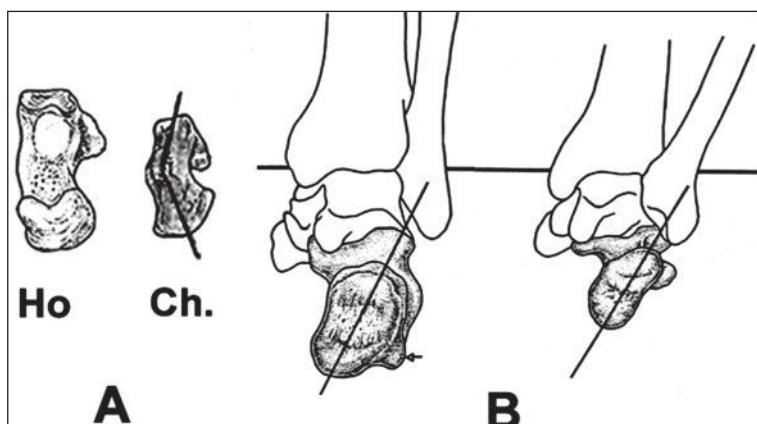


Fig. 8 : Calcanéum

- A) Vue inférieure d'un calcanéum droit. L'axe longitudinal du calcanéum est rectiligne chez l'homme, celui du chimpanzé présente une forte angulation au niveau de la trochlée fibulaire que l'on aperçoit sur le dessin latéralement au-dessus de la tubérosité antérieure.
- B) Vue postérieure du pied et de la cheville d'un homme et d'un chimpanzé. Le tubercule postérieur externe du calcanéum (flèche) est propre au pied de l'homme. Celui du chimpanzé en est dépourvu (d'après [26]).

Cette relation entre présence d'un tubercule postérieur externe et marche impliquant l'adduction des membres inférieurs est étayée par la présence de ces deux caractères sur des calcanéums et fémurs fossiles associés appartenant à *Australopithecus afarensis*. Ces calcanéums présentent un tubercule postérieur externe débutant très net et les fémurs présentent un angle bicondylaire élevé. L'adduction des genoux, qui a contribué à l'horizontalisation du plan supra-talien, aurait impliqué une attaque du talon beaucoup plus puissante dans la marche, d'où l'avantage sélectif d'élargir la zone de contact entre la face plantaire postérieure du calcanéum et le sol, vu l'importance accrue des forces de réaction venant du sol.

Cuboïde

L'articulation calcanéo-cuboïdienne est beaucoup plus mobile chez les grands singes que chez l'homme, elle permet des mouvements de rotation très amples utilisés dans la préhension et ne présente pas le mécanisme de blocage qui est possible sur le pied humain. L'absence de ce mécanisme explique la brisure de l'articulation tarsienne transverse que nous avons décrite dans la marche du chimpanzé. La forme plus complexe des surfaces articulaires chez l'homme permet de bloquer le calcanéum contre le cuboïde dans une position privilégiée de l'articulation durant la phase de simple appui du pas, la région médio-tarsienne pouvant alors fonctionner comme un levier rigide quand le talon quitte le sol

Importance de l'axe de l'articulation sous-talienne

Les articulations sous-taliennes des grands singes et de l'homme sont similaires. Cependant, les rayons de courbures des surfaces articulai-

res sont beaucoup plus grands sur le pied humain, ce qui limite le degré d'inversion et d'éversion du pied chez l'homme. De plus, l'axe de l'articulation sous-talienne forme un angle plus aigu avec le long axe du pied chez l'homme qu'il ne le fait chez les grands singes (fig. 9). O. Lewis, un paléontologue qui a beaucoup publié sur le pied, non seulement des primates mais aussi de tous les mammifères [15, 16, 17], en donne la raison tout en proposant un modèle audacieux de l'évolution du pied humain. Cet angle entre l'axe de l'articulation sous-talienne et le long axe du pied serait plus petit chez l'homme parce que le pied entier aurait été remodelé autour de cet axe. Si les modèles initiaux traditionnels suggéraient une adduction du premier rayon vers les autres doigts, Lewis suggère que ce seraient les quatre métatarsiens latéraux qui se sont réalignés vers le premier métatarsien et vers l'axe sous-talien oblique.

La position de congruence maximale de l'articulation cunéo-métatarsienne du premier rayon chez les grands singes est l'abduction, l'hallux se trouve alors aligné avec l'axe de l'articulation sous-talienne. Réaligner le premier rayon vers les doigts latéraux aurait eu pour effet de briser cette stabilité. Pour retenir cette stabilité sur le côté médial du pied humain, Lewis propose le réalignement inverse qui aurait impliqué les transformations décrites sur la figure 9.

Certaines de ces transformations (1 et 4) sont observées directement sur les fossiles. Le calcanéum du chimpanzé (fig. 8A) présentant un axe longitudinal angulé comparé aux calcanéums fossiles à axe rectiligne crédibilise la modification 7. La comparaison de l'astragale du chimpanzé et de l'homme crédibilise également la rotation médiale de la trochlée talienne sur l'astragale.

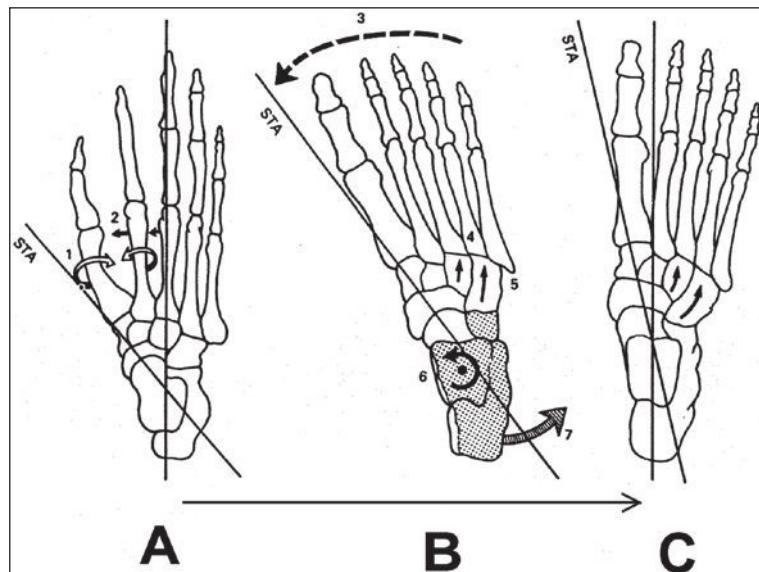


Fig. 9 : Modèle de l'évolution du pied humain suggérant non pas une adduction du premier rayon vers les autres doigts, mais un rapprochement des 4 métatarsiens latéraux vers le 1^{er} métatarsien. Les modifications impliquées sont : A) :

- 1) Rotation des têtes métatarsiennes s'appuyant solidement sur le sol, rotation externe pour le 1^{er} métatarsien et rotation interne pour les autres métatarsiens
- 2) Mouvement médial des métatarsiens latéraux vers l'axe sous-talien (STA).
- B) Ce réalignement médial des métatarsiens latéraux est associé à :
- 3) L'angulation de leur base par rapport au long axe de leur diaphyse
- 4) L'allongement et la courbure médiale du cuboïde et des cunéiformes latéraux
- 5) Rotation médiale de la trochlée talienne sur l'astragale
- 6) Mouvement latéral de la partie postérieure du calcanéum rapprochant le long axe du pied de l'axe sous-talien.
- C) Ce réalignement a pour résultat de positionner l'axe sous-talien beaucoup plus près du long axe du pied sur l'homme (d'après [16]).

Modifications des muscles du pied

Importance évolutive du préhallux ancestral, sésamoïde du tendon métatarsien du tibial antérieur

Une des différences essentielles entre le pied d'un grand singe et le pied humain est chez l'homme le renforcement de la musculature qui fléchit le premier orteil et sa séparation de la musculature des orteils latéraux.

Adducteur de l'hallux

Chez les singes quadrupèdes comme le macaque, l'adducteur de l'hallux forme une nappe large et puissante en forme d'éventail, qui s'étend jusqu'au bord externe du pied [5]. Chez l'embryon humain ce muscle fait sa première apparition sous cette forme ancienne puis se réduit ensuite à deux parties : la partie oblique puissante agit principalement pour fléchir la phalange proximale ; la partie transverse prend son origine sur les ligaments métatarso-phalangiens des quatre doigts latéraux.

Souvent faible et quelquefois atrophiée sur le pied adulte, cette partie reflète la disparition de l'opposabilité de l'hallux. Chez les grands singes, la disposition de ce muscle est intermédiaire entre la disposition primitive en éventail et la disposition de l'homme, la partie transverse étant toujours beaucoup plus développée en relation avec leur hallux opposable (fig. 10).

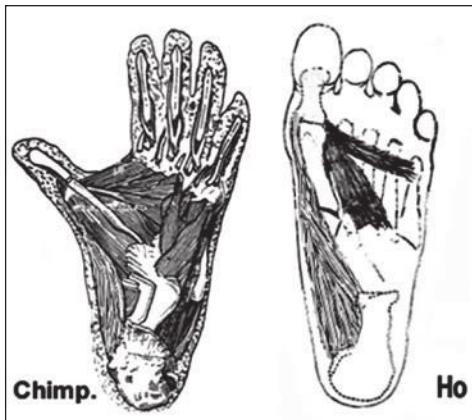


Fig. 10 : Adducteur de l'hallux chez le chimpanzé et chez l'homme.

Court fléchisseur de l'hallux

Chez les primates non humains, ce muscle est peu développé et ne présente qu'une seule insertion sur le côté médial de la base de la première phalange. Chez l'homme, ce muscle est devenu très puissant et un nouveau faisceau avec une nouvelle insertion s'est développé sur le bord externe de la première phalange. Ce muscle, qui a acquis deux chefs, a aussi acquis une origine plus puissante sur le cuboïde. La taille de ce muscle reflète l'importance de la flexion de l'hallux dans la marche bipède de l'homme.

Court fléchisseur des doigts

Chez tous les primates non humains ce muscle présente deux origines. Le faisceau du deuxième

me doigt prend son origine sur le calcanéum, une base fixe. Ceux des autres doigts latéraux prennent leur origine sur le tendon du long fléchisseur des doigts, une base mobile, conférant à ces muscles une puissance d'agrippement plus grande, quand les orteils sont en position de saisie. Chez les grands singes on observe un transfert total de l'insertion du faisceau du second doigt sur le calcanéum et un transfert partiel des insertions des faisceaux des troisième et quatrième doigts. Sur le pied humain, s'est effectué un transfert des insertions de tous les faisceaux sur le calcanéum, ce qui donne à ce muscle une base ferme pour stabiliser l'arche longitudinale du pied pendant la locomotion.

Fléchisseur accessoire

Un autre changement a contribué à renforcer la plante du pied. Chez les grands singes le fléchisseur accessoire est fréquemment absent. Quand il est présent, il se réduit à un seul chef partant de la partie externe du calcanéum, ce chef de taille modeste est présent chez les singes quadrupèdes. Le chef interne du fléchisseur accessoire est nouveau et propre à l'homme ; il est dérivé du long fléchisseur de l'hallux. Ce muscle modifie en la redressant la direction du long fléchisseur des doigts, alignant son action sur le long axe des phalanges. L'électromyographie a montré que sa première fonction est de complémer le travail du long fléchisseur des doigts quand une puissance de flexion plus grande est exigée dans la progression bipède.

Tibial antérieur

L'histoire du muscle tibial antérieur (fig. 11) revêt une forte signification évolutive. La présence de deux insertions sur le premier cunéiforme et sur le premier métatarsien, que vous observez ici dans les trois exemples de la figure, est un caractère propre à l'ordre des primates.

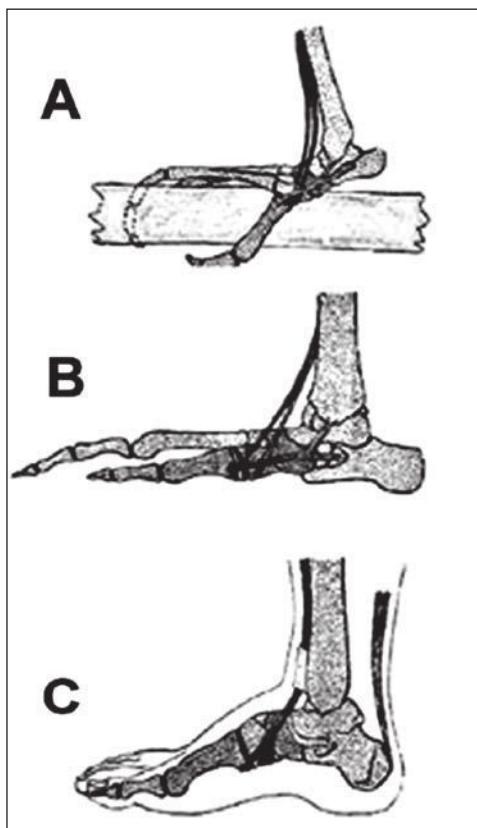


Fig. 11 : Le muscle tibial antérieur chez **A)** le macaque, **B)** le gorille, devenu terrestre et **C)** l'homme. Chez les primates quadrupèdes, il y a toujours deux muscles et deux tendons. Chez les grands singes, le plus souvent, le muscle et le tendon sont encore doubles, mais il arrive que le muscle soit simple et le tendon double. Chez l'homme, il y a un seul muscle et un seul tendon [5].

Au sein des primates chez les platyrhiniens et les gibbons, on observe la présence dans la première articulation cunéo-métatarsienne d'un petit osselet, le préhallux, qui est présent également chez de nombreux mammifères [18]. Quand on recherche la morphologie ancestrale qui est à l'origine de celle que l'on observe chez les mammifères, c'est la morphologie d'un petit mammifère placentaire, l'opposum ou Didelphis, qui sert de modèle ancestral.

Il est arboricole et présente un hallux préhensile incluant un préhallux. Le tibial antérieur présente ici une insertion unique sur le premier cunéiforme. Le tendon du fléchisseur tibial (homologue du long fléchisseur des doigts chez l'homme) présente une insertion qui rejoint les fascias de l'hallux et contient le préhallux. Ce dernier a donc l'apparence d'un os séamoïde recouvrant l'insertion du tibial antérieur sur le cunéiforme.

Chez les primates le préhallux s'incorpore dans l'articulation cunéo-métatarsienne dont il devient un élément important. Le tibial antérieur acquiert une seconde insertion sur le premier métatarsien, c'est le tendon métatarsien du tibial antérieur qui contient désormais le préhallux qui a migré du cunéiforme vers le métatarsien [18]. Sur la pince préhensile d'un platyrhiniens (fig. 12) lorsque l'hallux entre en abduction, il effectue simultanément une rotation conjointe ; le rôle du préhallux est alors de renforcer la position de congruence maximale de l'articulation cunéo-métatarsienne, assurant une saisie plus puissante. Le cunéiforme présente une facette de forme caractéristique qui reçoit le préhallux (fig. 13).

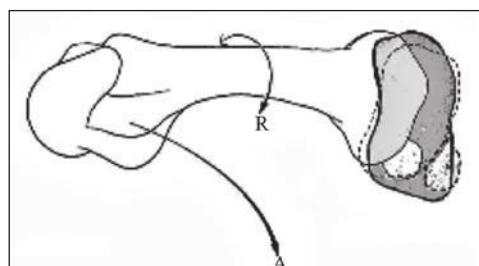


Fig. 12 : Fonctionnement de la pince préhensile chez un platyrhiniens, cebus ou singe capucin, chez lequel elle inclut un préhallux. Sont représentés le métatarsien, le préhallux et la surface articulaire du cunéiforme dans le mouvement d'abduction qui associe une rotation. Le préhallux renforce la position de congruence maximale de l'articulation cunéo-métatarsienne, assurant une saisie plus puissante (d'après [18]).

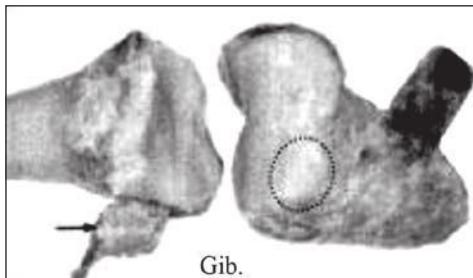


Fig. 13 : Articulation cunéo-métatarsienne du premier rayon chez le gibbon qui conserve un préhallux. Le tendon métatarsien contient le préhallux (flèche). La facette préhalluciale (pointillés) sur le cunéiforme présente une forme caractéristique (d'après [18]).

Si le préhallux est présent chez le gibbon, il n'est plus présent chez les grands singes et l'homme. Cependant l'articulation cunéo-métatarsienne garde une marque de cette organisation antérieure. Chez les grands singes (hors le gibbon), la surface articulaire du premier cunéiforme présente le plus souvent une forme concavo-convexe (fig. 14). La partie supérieure convexe se fond dans la partie inférieure qui a la forme d'un sillon spiralé concave. Dans le mouvement d'abduction, le premier métatarsien ne se déplace pas seulement autour de l'axe de la convexité mais tourne aussi autour de l'axe inférieur jusqu'à ce que son bord médial repose dans le sillon oblique, ce qui bloque l'articulation dans sa position privilégiée [17, 19]. Ce sillon est parcouru par le tendon métatarsien du tibial antérieur dans le mouvement de fermeture de la pince.

Si la pince est fonctionnelle chez les grands singes, elle ne l'est plus chez l'homme certes, mais l'organisation reste exactement la même. Un sillon sur le bord médial inférieur du cunéiforme guide le tendon métatarsien du tibial antérieur jusqu'à son insertion sur la base du métatarsien. Parfois, ce sillon s'étend sur la surface articulaire produisant une modeste concavité spirale. Ce qui reste de convexité sur le

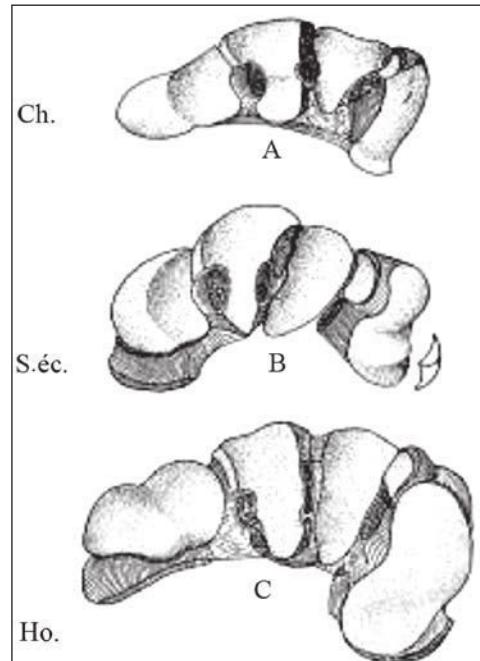


Fig. 14 : Tarse droit en vue distale chez le chimpanzé (A), Saimiri, le singe écureuil, singe platyrhinien (B) et chez l'homme (C). On observe sur le cunéiforme médial la présence du préhallux chez le singe écureuil. Chez le chimpanzé, la forme de la surface articulaire du cunéiforme est convexe en haut et concave en bas avec un sillon spiralé qui descend vers le bord plantaire. Chez l'homme on observe le sillon pour le tendon métatarsien du tibial antérieur, sillon qui borde la surface articulaire inférieure ou peut s'étendre sur elle, créant une légère concavité spirale (d'après [15]).

cunéiforme et de concavité sur le métatarsien est une disposition qui permettrait de visser les deux surfaces articulaires dans une position de congruence et de stabilité maximales lorsque le poids du corps passe sur le gros orteil pendant le décollement de l'hallux [17, 19].

L'origine préhensile de notre pied est ainsi illustrée par l'histoire d'une insertion musculaire qui s'ajoute, d'un sésamoïde qui migre et s'intègre dans une articulation-clé puis disparaît... mais laisse des vestiges très significatifs.

Premiers stades fœtaux et croissance fœtale du pied chez les primates

Dans le premier mois de la vie fœtale, le pied d'un primate non humain et d'un homme sont très semblables (fig. 15). C'est plus tardivement au cours de la vie fœtale que les différences apparaîtront. Grâce aux recherches embryologiques et fœtales du primatologue A. Schultz [20], il a été possible de comparer l'état fœtal et l'état adulte d'un pied chez un primate non humain, le singe hurleur, d'une part et chez l'homme d'autre part (fig. 16). Cette comparaison entre l'homme et le singe hurleur, singe platyrhinien à queue préhensile, montre que les pieds fœtaux diffèrent faiblement. Au cours de la croissance du singe hurleur, la partie phalangienne des doigts latéraux va croître en longueur très fortement tandis que chez l'homme, elle va se réduire proportionnellement. L'allongement des métatarsiens apparaît à peu près semblable chez homme et le singe hurleur tandis que le tarse s'allonge et se renforce davantage chez l'homme.

Ces observations de croissance sont en cohérence avec les observations qui ont été faites

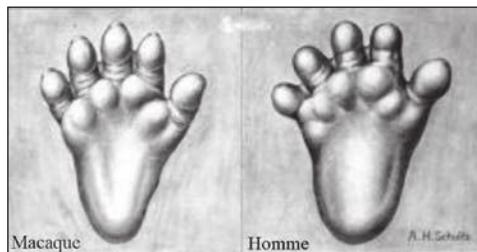


Fig. 15 : Pied d'un macaque et d'un homme à des stades correspondants du développement fœtal précoce. On note la forte ressemblance entre ces deux pieds [20].

chez l'adulte précédemment. Elles soulignent de nouveau l'importance de la croissance différentielle des parties dans la compréhension des variations du pied chez les primates. Ce processus de croissance différentielle permet de mieux comprendre les spécialisations différentes qui furent à l'œuvre au sein de cet ordre, en particulier celle du pied de l'homme, qu'il soit comparé à celui l'orang-outan dont il diffère le plus ou à celui du gorille dont il diffère le moins.

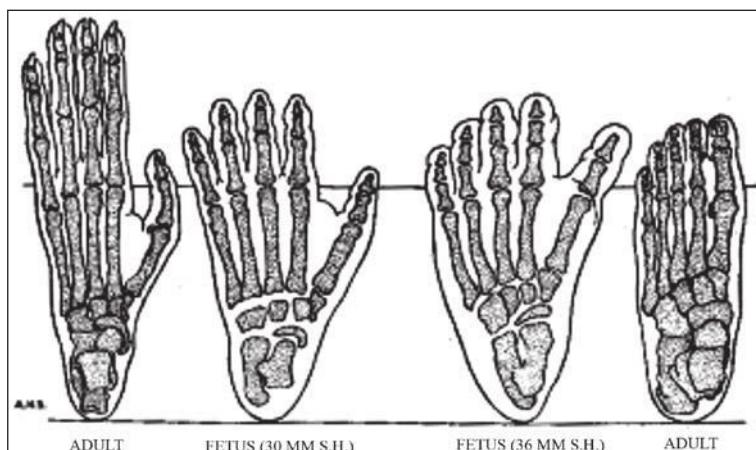


Fig. 16 : Pieds adultes et fœtaux d'un singe hurleur (*Alouatta seniculus*) d'une part et d'un homme d'autre part (Fœtus du singe 30 mm ; Fœtus humain 36 mm). Les longueurs entre talon et articulation métatarso-phalangienne du deuxième orteil ont été dessinées à la même dimension [6].

Les fossiles hominidés

Les fossiles devraient dans l'idéal permettre d'éclairer le modèle de l'évolution de la bipédie dans la lignée des hominidés, une fois qu'elle s'est séparée de la lignée menant aux grands singes. Les questions qui émergent concernant ces premiers hominidés sont multiples : Quel type de bipédie pratiquaient-ils ? Etaient-ils encore arboricoles ? Observait-on différents types de bipédie ? Les différentes espèces découvertes avaient-elles des adaptations bipèdes différentes ? L'évolution de la bipédie apparaît-elle linéaire, graduelle ou non ?

Jusqu'au milieu du XX^e siècle quand les fossiles étaient encore inexistant ou rares, la conception de l'évolution de l'homme et de la bipédie était linéaire, figurant des stades très nets qui se seraient succédé graduellement menant du quadrupède arboricole au bipède permanent. Avec le progrès des découvertes fossiles, cette conception se révélera peu à peu totalement caduque. En effet, en Afrique du Sud et en Afrique de l'Est, les fossiles hominidés découverts [21] ont révélé par le passé et révèlent encore plus aujourd'hui une très grande diversité de taxons, qui rend leur classement difficile et s'accorde mal avec une évolution linéaire. Les analyses des chercheurs ont montré que le squelette postcrânien présente une forte diversité morphologique, plus forte qu'attendu. Les trois pieds fossiles choisis en sont une illustration.

Le pied attribué à *Homo habilis* (1,8 million d'années) appartient à un même individu, découvert en Tanzanie à Olduvai (fig. 17). Ce pied, appelé OH 8, présente de nombreux caractères modernes visibles sur la photo. Il présente cependant un astragale dont la morphologie trochléenne apparaît intermédiaire entre le type grand singe et le type humain. La partie postérieure endommagée de cet os, qui a été étudiée avec soin, suggère un axe sous-talien oblique de type grand singe ou intermédiaire entre grand singe et homme [16]. La surface articulaire du premier cunéiforme montre une mor-

phologie concavo-convexe très claire et non pas plane. Ce fossile paraît très moderne à première vue avec un hallux qui semble non opposable, mais un examen plus approfondi montre un aspect "mosaïque", suggérant une adaptation bipède peut-être différente de la nôtre.



Fig. 17 : Pied fossile découvert en Tanzanie à Olduvai et attribué à *Homo habilis* (1,8 million d'années).

Le pied attribué à *Australopithecus africanus* (3,6 millions d'années) a été découvert en Afrique du Sud à Sterkfontein. Appelé "Little foot", il appartient à un même individu, incluant astragale, naviculaire, premier cunéiforme et premier métatarsien. Lors de sa découverte en 1995, l'astragale fut interprété comme moderne tandis que l'hallux était considéré comme opposable et l'articulation tarsienne transverse mobile, figurant encore ici un pied "mosaïque". On constate que ces deux fossili-

les, fort éloignés dans le temps, présentent pourtant des morphologies "mosaïques" différentes, qui probablement correspondent à des types différents de bipédie, provenant de lignées différentes.

Les os du pied attribués à *Australopithecus afarensis* (3 à 3,4 millions d'années), découverts en Ethiopie à l'Hadar, appartiennent presque tous à des individus différents, incluant astragale, calcanéum, naviculaire, premier cunéiforme, têtes métatarsiennes et phalanges. L'astragale est considéré unanimement comme moderne et le premier cunéiforme correspondrait à un hallux non opposable. Par contre, la forte courbure des phalanges traduit l'aptitude au grimper – c'est un trait arboricole caractéristique –, la tête du premier métatarsien est de type grand singe et la tubérosité proéminente du naviculaire suggérerait l'absence d'une arche longitudinale médiale. De nouveau donc la morphologie est mixte. Ce fossile et "Little foot" sont contemporains et pourtant leur pied présente chacun une mosaïque de caractères qui est différente et même opposée quand on ne considère que l'astragale et l'hallux.

Le pied, comme le reste du squelette postcrânien des hominidés fossiles, montre ainsi une forte diversité morphologique qui révèle une diversité de leurs modes de locomotion beaucoup plus importante que ce que l'on avait imaginé chez ces premiers ancêtres. Pour les chercheurs spécialistes du sujet, l'évolution du pied, qui apparaissait simple par le passé, donne une image très complexe finalement. Différents taxons d'hominidés qui vivaient dans des parties différentes d'Afrique, avaient des pieds dont la morphologie présentait une mosaïque de caractères humains et de caractères de type grands singes. Mais loin d'être identiques ou proches, ces morphologies "mosaïques" étaient très différentes les unes des autres, même chez des hominidés contemporains, impliquant des modes locomoteurs bipèdes qualitativement différents. Cette situation suggérait chez ces hominidés un large spectre d'adaptations bipèdes ; de nombreuses es-

pèces auraient associé à la bipédie terrestre le grimper arboricole, cela à des degrés très divers, et certains hominidés, dont OH8 donne peut-être une image, auraient été exclusivement bipèdes.

Si une conception linéaire de l'évolution a persisté longtemps dans la paléontologie humaine, il n'en fut pas de même parmi les paléontologues travaillant sur les autres familles animales. En effet, avec les progrès des découvertes fossiles et de la réflexion sur les modalités de l'évolution, le concept d'évolution linéaire fut remplacé par le concept d'évolution "buissonnante". Des rameaux variés naissent, certains s'éteignent, les autres rameaux ont un succès plus ou moins long dans le temps en fonction très probable des modifications de l'environnement où ils vivent, c'est-à-dire de l'évolution de la nourriture disponible et de la pression des prédateurs. La discontinuité et la dispersion des fossiles découverts font qu'il n'est pas facile de repérer d'emblée et de suivre, dans ce buissonnement, le rameau ou les rameaux qui durent et persistent. Les analyses des fossiles hominidés découverts ces 30 dernières années et les nombreuses interprétations, parfois contradictoires, proposées par la communauté scientifique, font que le tableau actuel des différentes adaptations mosaïques qui se succèdent et se chevauchent est complexe et correspond assez bien à ce buissonnement.

Parmi les questions ultimes que la communauté scientifique se pose face à cette complexité, et qui peuvent prêter à controverse, il en est une à laquelle elle est incapable de répondre aujourd'hui : la bipédie humaine est-elle apparue une seule fois ou plusieurs fois ?

Conclusion

Si les développements consacrés à l'origine préhensile du pied humain sont importants dans ce chapitre, c'est que le refus d'une telle origine est encore assez répandu en dehors de

la communauté scientifique. Certes, dans le cadre phylogénétique de l'évolution des primates brièvement présenté ici, cette origine va de soi ; cependant, nous pouvons, à travers l'anatomie comparée du pied de nos proches et lointains parents, découvrir dans la morphologie actuelle du pied humain des traces parfois très démonstratives de son histoire passée. Cette démarche me semble intéressante pour vous, cliniciens qui font aussi parler la morphologie... mais d'une toute autre façon pour comprendre la dysmorphie et les dysfonctionnements et les corriger.

Parmi les modifications qui se sont produites sur le pied au cours de son évolution, on constate l'importance majeure des changements de proportions. On peut dire que les modifications osseuses furent fortes et nombreuses, tandis que les modifications musculaires apparaissent modestes et peu nombreuses en regard de l'ampleur de la conversion de fonction que représentait le passage d'un pied préhensile vers un pied d'appui et de propulsion. Les exigences fonctionnelles étant très différentes, les changements de fonction des muscles pouvaient être et ont été critiques, ainsi l'alignement du premier doigt sur deuxième doigt qui est pris si souvent en défaut !

Quoi qu'il en soit, la sélection naturelle n'opère qu'avec ce qu'elle a à sa disposition ; ce "bricolage" de l'évolution, pour reprendre l'expression de François Jacob, apparaît dans les solutions "mosaïques" que les fossiles révèlent. Toute adaptation est un compromis impliquant des avantages mais aussi des revers de médaillies, il n'existe pas d'adaptation parfaite... notre pied est un outil "bricolé", d'où certains dysfonctionnements, certaines pathologies qui vous sont familières à vous, cliniciens.

L'étude du pied étant le sujet de ce livre, il a été dans ce chapitre inévitablement séparé du reste du squelette locomoteur. Or, pour parler d'adaptation à la bipédie cette séparation est un peu artificielle, car contrairement à ce qui a été dit dans le passé, la bipédie n'a pas commencé par les pieds. Le registre fossile actuel montre qu'au cours de l'adaptation à la bipédie, le pied ne s'est modifié que très tardivement, lentement et progressivement. A plus de trois millions d'années, le bassin et les fémurs sont déjà modifiés considérablement quand les pieds présentent encore de nombreux caractères préhensiles. En effet, pour permettre le maintien d'un tronc érigé, ce n'est pas la morphologie du pied, mais celle du bassin qui est et qui fut décisive.

RÉFÉRENCES

- [1] WEIDENREICH F. Evolution of the human foot. *Am J Phys Anthropol* 1923;6 : 1-10.
- [2] MORTON DJ. Evolution of the human foot II. *Am J Phys Anthropol* 1924;7 : 1-52.
- [3] STRAUS WL. Growth of the human foot and its evolutionary significance. *Contrib Embryol, Carneg. Inst.* 1927;101 : 93-134.
- [4] GREGORY WK. The upright posture of man: review of its origin and evolution. *Proc Am Philosoph Soc* 1928; 67 : 339-76.
- [5] KEITH A. The history of the human foot and its bearing on orthopaedic practice. *J Bone Joint Surg* 1929; 11: 10-32.
- [6] SCHULTZ AH. The skeleton of the trunk and limbs of higher primates. *Human Biol* 1930; 2: 303-438.
- [7] LEAKY LSB, TOBIAS PV, NAPIER JR. A new species of the genus Homo from Olduvai Gorge. *Nature* 1964; 202 : 7-9.
- [8] NAPIER JR. The evolution of bipedal walking in the hominids. *Arch Biol (Liège)* 1964;75 : 673-708.
- [9] LATIMER B, LOVEJOY CO. 1982. Hominid tarsal, metatarsal and phalangeal bones recovered from the Hadar formation. *Am J Phys Anthropol*; 57 : 701-19.
- [10] CLARKE RJ, TOBIAS PV. Sterkfontein member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science* 1995; 269 : 521-4.
- [11] LOVEJOY CO, LATIMER B, SUWA G, ASFAW B, WHITE TD. Combining prehension and propulsion: The foot of Australopithecus ramidus. *Science* 2009; 326 : 72-80.
- [12] TARDIEU C, TRINKAUS E. Early Ontogeny of the Human Femoral Bicondylar Angle. *Am Journ Phys Anthrop* 1994; 95: 183-95.
- [13] TARDIEU C, DAMSIN JP. Evolution of the angle of obliquity of the femoral diaphysis during growth. Correlations. *Surg Radiol Anat* 1997;19 : 91-7.
- [14] TARDIEU C. Comment nous sommes devenus bipèdes. Le mythe des enfants loups. *Paris : Odile Jacob*, 2012.
- [15] LEWIS OJ. The joints of the evolving foot. Part II. The intrinsic joints. *J Anat* 1980a;130 : 833-57.
- [16] LEWIS OJ. The joints of the evolving foot. Part III. The fossil evidence. *J Anat* 1980b; 131: 275-98.
- [17] LEWIS OJ. Functional Morphology of the Evolving Hand and Foot. *Oxford : Clarendon Press*, 1989.
- [18] LEWIS OJ. The evolution of the hallucial tarso-metatarsal joint in Anthropoidea. *Am J Phys Anthropol* 1972; 37: 13-34.
- [19] AIELLO LC, DEAN MC. An Introduction to Human Evolutionary Anatomy. *London : Academic Press*, 1990.
- [20] SCHULTZ AH. Les Primates. *Paris : Editions Rencontre*. Bordas, 1972.
- [21] ROBINSON JT. Early Hominid Posture and Locomotion. *Chicago: University of Chicago Press*, 1972.
- [22] ELFTMAN H, MANTER J. Chimpanzee and human feet in bipedal walking. *Am J Phys Anthropol* 1935;20 : 69-79.
- [23] SUSMAN RL. Evolution of the human foot: evidence from Plio-Pleistocene Hominids. *Foot Ankle* 1983;3 : 365-76.
- [24] LATIMER B, OHMAN JC, LOVEJOY CO. Talocrural joint in African hominoids: implications for Australopithecus afarensis. *Am J Phys Anthropol* 1987;74 : 155-75.
- [25] ELFTMAN H, MANTER J. The evolution of the human foot, with special reference to the joints. *J Anat* 1935; 70 : 56-67.
- [26] LATIMER B, LOVEJOY CO. The calcaneus of Australopithecus afarensis and its implications for the evolution of bipedality. *Am J Phys Anthropol* 1989;78 : 369-86.

