

THÈSE

présentée pour l'obtention du grade de :
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS OUEST NANTERRE LA DÉFENSE

spécialité :
Philosophie de la biologie : épistémologie de la paléoanthropologie
Anthropologie philosophique

préparée à :
l'Université de Paris Ovest Nanterre La Défense

La bipédie humaine : épistémologie, paléo-anthropologie,
métaphysique

présentée par :
Mathilde LEQUIN

Soutenue le 2 juin 2015 devant le jury composé de :

Pr. Frédéric	Worms	Ecole Normale Supérieure, France	Rapporteur
Pr. Raymond	Corbey	Université de Leiden, Pays-bas	Rapporteur
Pr. Jean	Gayon	Université Paris 1, France	Examinateur
Pr. Denis	Forest	Université Paris Ovest Nanterre, France	Examinateur
Pr. Thierry	Hoquet	Université Lyon 3 Jean Moulin, France	Directeur de thèse
Dr. François	Marchal	Université d'Aix-Marseille, France	Co-encadrant

Remerciements

Mes remerciements vont d'abord à mon directeur de thèse, Thierry Hoquet, dont les conseils toujours avisés et malicieux ont été décisifs dans l'avancement de ce travail, ainsi qu'à François Marchal, qui a co-encadré cette thèse, pour sa disponibilité et son aide précieuse, grâce à laquelle j'ai pu apprendre à déchiffrer le langage des paléoanthropologues. Je tiens également à exprimer ma reconnaissance aux personnes qui m'ont accompagnée dans la genèse de ce projet, en particulier Jean Gayon, Francis Wolff et Frédéric Worms. Je pense aussi aux paléoanthropologues qui m'ont accordé de leur temps pour échanger sur la bipédie : Gilles Berillon, Guillaume Daver, Laurent Puymeraïl, Bernard Wood. Mes pensées vont également aux enseignants-chercheurs de Nanterre, en particulier Denis Forest et Jean-Michel Salanskis. Enfin, je remercie mes proches pour leur soutien et leur compréhension tout au long de ces années de recherche : mes parents, pour l'affection et la confiance dont ils m'ont toujours témoigné, et Roland, pour sa patience sans borne et ses encouragements constants, auxquels cette thèse est infiniment redevable.

Table des matières

Introduction générale	1
1 L'impossible naturalisation de la station droite	15
1.1 La station droite est-elle le propre de l'homme?	16
1.1.1 Genèse d'un <i>topos</i> métaphysique.	16
1.1.2 La station droite entre physique et métaphysique.	20
1.1.3 La définition paradigmatique de l'humain comme animal bipède.	24
1.2 Le vacillement de la différence anthropologique	26
1.2.1 Humains quadrupèdes et singes bipèdes	26
1.2.2 Extension et réduction du propre de l'humain	30
1.2.3 Une taxinomie désordonnée?	33
1.2.4 <i>Homo duplex</i>	36
1.3 La reconquête de l'unicité humaine dans l'anthropologie	40
1.3.1 Une nouvelle métaphysique de la station droite	40
1.3.2 La station droite comme destin physique	46
1.3.3 Les difficultés de la caractéristique anthropologique	49
2 Forme, fonction, évolution : trois philosophies du pied humain	53
2.1 L'accentuation des différences dans l'approche fonctionnelle	54
2.1.1 La perfection fonctionnelle du pied humain	54
2.1.2 La transformation fonctionnelle d'une main de singe en pied humain	58
2.2 L'approche structuraliste des ressemblances	62
2.2.1 L'anatomie humaine excentrée par la théorie des analogues	62
2.2.2 Unité morphologique, unicité anthropologique	65
2.2.3 Divergences méthodologiques sur le pied, convergence métaphysique sur la main	69
2.3 La généalogie du pied humain	72
2.3.1 Y a-t-il eu une révolution darwinienne en anthropologie?	72
2.3.2 Les ressemblances et les différences rapportées à la communauté d'origine	75
2.3.3 La réhabilitation de l'ordre des Primates contre l'ordre des Bimanés	78
3 L'embarrassante station droite du « lien manquant »	83
3.1 Un fémur surdéterminé par la théorie	84
3.1.1 Le concept de « lien manquant »	84
3.1.2 L'homme-singe : ni homme, ni singe	88
3.1.3 Gibbon géant ou <i>Homo sapiens</i> ?	93

3.2	L'invention d'une herméneutique	95
3.2.1	L'émergence de la paléanthropologie	95
3.2.2	« L'homme sauvage », analogue de « l'homme fossile »	96
3.2.3	Le développement ontogénétique comme récapitulation de l'évolution phylogénétique	99
3.2.4	Le pied du grand singe, substitut du pied « préhumain »	101
3.3	Station droite arboricole et bipédie terrestre	102
3.3.1	Le modèle brachiotionniste d'évolution de la bipédie humaine	102
3.3.2	« L'homme arboricole », résurgence d' <i>Homo sylvestris</i> ?	104
4	Le critère postural et locomoteur face au critère cérébral	109
4.1	Le concept de découverte prématurée a-t-il un sens en paléanthropologie?	110
4.1.1	Le crâne de Taung : singe ou singe-homme?	110
4.1.2	La réhabilitation du critère postural et locomoteur	115
4.2	Pithécophobes et pithécophiles	120
4.2.1	L'argument du parallélisme	120
4.2.2	L'argument de l'irréversibilité	122
4.2.3	L'argument de l'orthogenèse	125
4.3	Généralité ou spécialisation de la structure anatomique humaine	128
4.3.1	La conception généraliste du dernier ancêtre commun	128
4.3.2	L'humain comme primate non-spécialisé	131
4.3.3	La station droite comme résultat de la foetalisation	133
5	La bipédie de la famille humaine	137
5.1	La conception néo-darwinienne de la bipédie comme origine de la lignée humaine	138
5.1.1	La sélection	138
5.1.2	L'adaptation	142
5.1.3	La redéfinition des variations	144
5.2	Les différents niveaux de redéfinition de la lignée humaine	146
5.2.1	La bipédie comme critère de définition de la famille humaine	146
5.2.2	L'outil comme critère de définition du genre <i>Homo</i>	151
5.2.3	<i>Homo habilis</i> : les limites de la redéfinition du genre <i>Homo</i>	154
5.3	La redéfinition fonctionnelle de la bipédie comme comportement	157
5.3.1	La conception holiste du « patron » locomoteur	157
5.3.2	Du morphologique au fonctionnel	159
5.3.3	Représentations de l'ancêtre et modèles d'évolution de la bipédie	164
6	L'humanisation de la bipédie des hominins	169
6.1	L'archéologie du débat : individu, espèce, genre	170
6.1.1	L'individu : Lucy	170
6.1.2	<i>Australopithecus afarensis</i> : une ou plusieurs espèces?	175
6.1.3	Le genre <i>Australopithecus</i> , prédecesseur ou contemporain du genre <i>Homo</i> ?	179
6.2	La confusion entre morphologie, comportement et phylogénie	182
6.2.1	Morphologie et comportement : l'approche biomécanique	182
6.2.2	Fonction et phylogénie : la terminologie cladistique au service d'une conception adaptationniste de la bipédie	184

6.3	La polysémie des modèles de bipédie	188
6.3.1	Les modèles actuels	188
6.3.2	Les modèles représentationnels	192
6.3.3	L'insuffisance des modèles notionnels	194
7	La rupture de l'équivalence entre bipédie et humanité	199
7.1	Vestiges fossiles et vestiges théoriques	200
7.1.1	Des traits « humains » nécessairement « bipèdes »	200
7.1.2	Des traits bipèdes nécessairement humains	205
7.1.3	La dialectique de la généralité et de la spécialisation	208
7.2	La rupture de l'équivalence entre bipédie et lignée humaine	212
7.2.1	La lignée humaine est-elle immunisée contre l'homoplasie ?	212
7.2.2	L'os, signal génétique ou comportemental ?	216
7.2.3	De la bipédie humaine aux bipédies plurielles des hominés	222
	Conclusions	227
	Bibliographie	235
	Index	261

Résumé

La paléanthropologie utilise la bipédie comme critère d'interprétation des vestiges fossiles permettant d'établir leur appartenance à la lignée humaine. Ainsi, la bipédie devient une caractéristique *propre* à la lignée humaine et qui en marque *l'origine*. Nous identifions ici un « cercle herméneutique » de la paléanthropologie, puisque l'humain y est défini par la bipédie et, réciproquement, toute bipédie est interprétée comme étant nécessairement humaine. Du fait de cette circularité, les traits associés à la bipédie sont surinterprétés dans la description des vestiges fossiles, qui se voient alors conférer une signification fonctionnelle et phylogénétique univoque. L'unicité de la bipédie humaine constitue un principe d'interprétation resté largement ininterrogé en paléanthropologie. Ce point révèle l'attachement de cette discipline scientifique à une conception philosophique du propre de l'homme qui semble pourtant difficilement compatible avec l'approche évolutionniste. Au contraire, une véritable épistémologie de la paléanthropologie doit mettre en perspective la signification accordée à cette caractéristique anthropologique : nous nous y employons dans cette thèse, en montrant que le concept métaphysique de « station droite » trouve son écho dans le concept naturaliste de « bipédie ». Cette continuité ou cette capillarité de la philosophie à la science est ici mise en évidence à travers les usages du critère de la bipédie dans la description de plusieurs espèces fossiles. De *Pithecanthropus erectus* à *Ardipithecus ramidus*, nous analysons différents modes de l'équivalence entre « bipède » et « humain ». Cette équivalence, souvent implicite, représente une source de confusion majeure pour la paléanthropologie, impliquant un concept d'« humain » aux contours flous. Notre épistémologie de la paléanthropologie dégage donc différents problèmes que cette discipline se doit d'affronter pour que le débat sur l'évolution de la bipédie dans la lignée humaine puisse avancer.

Abstract

Bipedalism is used in paleoanthropology as a criterion to decipher fossil record in order to establish their membership to the human lineage. As such, bipedalism is considered as a *unique characteristic* of the human lineage that marks its *origin*. In this thesis, we identify a « hermetic circle » of paleoanthropology, since the human is defined by its bipedal characteristics and, conversely, any bipedalism is interpreted as necessarily human. Because of this circularity, traits associated with bipedalism are overstated in describing the fossil record, being conferred an unambiguous functional and phylogenetic meaning. The uniqueness of human bipedalism is a principle of interpretation remained largely unquestioned in paleoanthropology. This shows the commitment of this scientific discipline to a philosophical conception of the human uniqueness which hardly seems consistent with the evolutionary approach. On the contrary, a real epistemology of paleoanthropology has to put into perspective the meaning given to this anthropological characteristic. We address this latter in showing that the metaphysical concept of « upright station » is echoed in the naturalist concept of « bipedalism ». This continuity or capillarity from philosophy to science is emphasized through the uses of the criterion of bipedalism in the description of several fossil species. From *Pithecanthropus erectus* to *Ardipithecus ramidus*, we analyze various modes of equivalence between « biped » and « human ». This equivalence, albeit implicit, represents a major source of confusion for paleoanthropology, implying an unclear concept of « human ». Our epistemology of paleoanthropology put thus upfront several philosophical and epistemological problems that this discipline has to challenge in order to the debate on the evolution of bipedalism in the human lineage can move forward.

Introduction générale

Le propre de l'humain se trouve-t-il dans ses deux pieds? Le pied apparaît certes comme une partie du corps moins noble que la main ou le cerveau, trop triviale pour distinguer l'humain des autres animaux. La bipédie, qu'on définira à titre préliminaire comme le fait d'avoir deux pieds, est pourtant ce qui permet de se tenir droit. Or, la station droite constitue pour toute une tradition philosophique la marque immédiatement visible de l'unicité humaine, valant comme l'emblème de la différence anthropologique. Le pied humain est ainsi le support d'une métaphysique de la station droite dont Aristote, en déclarant que « seul parmi les animaux l'homme a la station droite »¹, a jeté les fondements. Ce concept métaphysique de la station droite semble à première vue s'opposer au concept naturaliste de la bipédie. Pourtant, cette démarcation est-elle aussi stricte qu'il y paraît? « Seul l'homme est devenu un bipède », écrit Darwin en 1871², dans une formule d'une redoutable ambiguïté. En un sens, cette déclaration substitue à la conception philosophique de l'humain, fondée sur le critère métaphysique de la station droite, une conception biologique fondée sur le critère strictement anatomique de la bipédie, qui réduit l'humain au statut d'animal à deux pieds. Cependant, en faisant de l'humain le seul primate à s'être redressé sur ses deux pieds, cette déclaration porte aussi l'écho de toute la tradition métaphysique qui a célébré dans l'unicité de la station droite une caractéristique anthropologique fondamentale.

En consacrant l'unicité de la bipédie humaine, la déclaration darwinienne est symptomatique des difficultés auxquelles la paléanthropologie se trouve actuellement confrontée dans ses usages du critère de la bipédie. Dans cette branche de l'anthropologie biologique qui s'appuie sur le registre fossile pour étudier l'unité et la diversité de l'humain au cours de son évolution, la bipédie est en effet utilisée comme un critère d'interprétation des vestiges fossiles, permettant d'établir leur appartenance à la lignée humaine. En partant du principe que seul l'humain est bipède, cette discipline utilise les caractéristiques anatomiques associées à la bipédie humaine actuelle (parmi lesquelles on peut citer un pied dépourvu d'orteil préhensile, un fémur oblique reliant le bassin aux genoux, un bassin court et large ou encore la position avancée du trou occipital reliant le crâne à la colonne vertébrale) comme des indices ou des signes permettant de déterminer si un spécimen fossile est apparenté à l'espèce humaine actuelle. Tel est en effet le paradigme indiciaire ou sémiotique³ dans lequel s'inscrit l'interprétation des fossiles en paléanthropologie. Pourtant, l'unicité de la bipédie humaine posée au principe de cette méthode interprétative apparaît aujourd-

1. Aristote, *Les parties des animaux*, II, 10, 656a13, in *Œuvres complètes*, Paris, Flammarion, 2014, p. 1455

2. Darwin C. (1871), *The descent of man, and selection in relation to sex*, London, John Murray, 1^e édition, vol. 1, p. 141 : « Man alone has become a biped »

3. Ginzburg, C (1989), « Traces. Racines d'un paradigme indiciaire », in *Mythes, emblèmes, traces. Morphologie et histoire*. Paris, Flammarion, pp 139-180. Voir également : Cohen, C (2011), *La méthode de Zadig. La trace, le fossile, la preuve*. Paris, Seuil, p. 23

d'hui insuffisamment fondée : chacun des termes de la sentence darwinienne recèle un problème auquel l'épistémologie de la paléanthropologie est actuellement exposée dans l'interprétation des fossiles postcrâniens⁴. Reprenons chacun des concepts impliqués dans cette déclaration pour en déployer la portée problématique.

« Seul *l'homme* est devenu un bipède ». En paléanthropologie, la bipédie est utilisée pour reconnaître l'humain parmi les vestiges fossiles. En quel sens doit-on toutefois comprendre le terme « humain » dans ce contexte ? On répondra que le terme d'humain doit d'abord s'entendre en un sens taxinomique et phylogénétique. Mais on se demandera aussitôt quelle extension il convient alors d'accorder au concept d'humain, en supposant que celui-ci soit défini dans sa compréhension par la bipédie. « L'humain », au sens biologique, se distribue en effet à différents niveaux taxinomiques : l'espèce actuelle *Homo sapiens*, le genre *Homo* et la lignée humaine, également désignée comme la lignée des homininés. La lignée ou le clade des homininés⁵ comprend l'ensemble des taxons fossiles plus proches des humains actuels que des chimpanzés et bonobos actuels, avec lesquels nous partageons un dernier ancêtre commun. C'est à cette dernière catégorie taxinomique qu'est associé en paléanthropologie le concept d'humain défini par la bipédie : la bipédie est considérée comme la caractéristique commune à tous les membres de la lignée des homininés⁶. Pourtant, en paléanthropologie, le terme « humain » est aussi utilisé pour qualifier la morphologie des vestiges fossiles : un spécimen fossile est susceptible d'être assigné à la lignée des homininés s'il possède des caractères morphologiques jugés « ressemblant à l'humain » (*human-like*) plutôt que des caractères « ressemblant au grand singe » (*ape-like*)⁷. La catégorie taxinomique des homininés se trouve donc indexée sur un concept morphologique d'humain, défini à partir des caractéristiques morphologiques associées à l'espèce humaine actuelle *Homo sapiens*. Faut-il considérer que cette équivalence entre « humain » et « homininé » parasite l'épistémologie de la paléanthropologie, en introduisant une source de confusion dans l'interprétation des vestiges fossiles ? Ou bien ce chevauchement entre un concept morphologique et un concept phylogénétique d'humain est-il une nécessité épistémologique ? On rappellera en effet que la détermination du statut phylogénétique des spécimens fossiles les plus anciens prend nécessairement appui sur l'analyse de leurs caractères morphologiques et non sur le matériel génétique, puisque l'ADN fossile n'est à l'heure actuelle exploitable que jusqu'à 400 000 ans.

« Seul l'homme est devenu un *bipède* ». Mais qu'est-ce qu'être bipède ? On répondra d'abord que la bipédie est un concept anatomique, désignant le fait d'avoir deux pieds à l'extrémité des membres postérieurs. Or, dès 1863, Thomas Huxley démontrait que les singes, parce qu'ils possèdent eux aussi deux pieds, sont des bipèdes, et non des quadrumanes, comme on le supposait jusqu'alors. On définira alors la bipédie comme un concept locomoteur, désignant un mode de

4. Le terme « postcrânien » est couramment utilisé en paléanthropologie pour désigner toute partie de l'anatomie située après le crâne : il s'applique de la première vertèbre cervicale jusqu'au bout des orteils. Le terme « infracrânien » est parfois également utilisé.

5. Le terme « homininé » correspond au range taxinomique de la sous-famille *Homininae*. Il importe de préciser que par souci d'uniformité, et au risque de l'anachronisme, le terme d'« homininé » sera employé tout au long de cette thèse, même lorsque les auteurs cités utilisent une terminologie différente (par exemple, « homme-singe » ou « hominidé »)

6. Ainsi, on recense aujourd'hui en dehors du genre *Homo* six genres d'homininés présentés comme bipèdes, dont quatre ont été décrits au cours de ces vingt dernières années : les genres *Australopithecus* (1925), *Paranthropus* (1938), *Ardipithecus* (1995), *Kenyanthropus* (2001), *Orrorin* (2001) et *Sahelanthropus* (2002).

7. Les expressions « *ape-like* » et « *human-like* » sont utilisées de manière récurrente dans la description des spécimens fossiles depuis le début du XXe siècle.

locomotion consistant à marcher sur deux pieds. Cependant, les ours et les pingouins ne doivent-ils pas dans ce cas être eux aussi considérés comme des bipèdes, ainsi que tous les grands singes africains et asiatiques, qui se déplacent occasionnellement sur deux pieds ? On ajoutera donc au concept locomoteur de bipédie un concept postural, relatif à la station verticale du corps. Pourtant, pris à lui seul, ce concept postural n'est pas distinctif des hominins, puisque les singes qui se suspendent aux branches pour se déplacer dans les arbres ont également le corps en position verticale. On en viendra ainsi à un concept comportemental de bipédie, indiquant dans quel environnement et à quel fréquence ce comportement postural et locomoteur est pratiqué : la bipédie humaine se définit de ce point de vue comme une bipédie terrestre et permanente. Mais n'est-ce pas également le cas de l'autruche ? Il faudra donc encore préciser la manière dont le pied s'appuie au sol dans la marche bipède, en ajoutant que l'humain est un bipède plantigrade, qui marche en appuyant la plante du pied au sol, tandis que l'autruche est digitigrade : elle marche en s'appuyant sur les doigts de ses pattes.

La bipédie humaine actuelle, telle qu'elle est pratiquée par l'espèce *Homo sapiens*, ne pourra ainsi être précisément définie que comme un mode de locomotion bipède plantigrade, associé à une posture droite, pratiquée de manière habituelle, dans un environnement terrestre et non arboricole. Or, cette définition complexe de la bipédie humaine actuelle vaut-elle également pour la bipédie des hominins ? Le cadre interprétatif employé en paléanthropologie le suppose : les caractères morphologiques « ressemblant à l'humain » y sont utilisés pour inférer une bipédie fonctionnellement semblable à la bipédie humaine actuelle, laquelle permet à son tour d'inférer le statut taxinomique et phylogénétique du spécimen considéré en l'assignant à la lignée des hominins. Ce raisonnement inférentiel articulant la morphologie, la fonction, la taxinomie et la phylogénie constitue le cadre interprétatif constamment mobilisé dans l'étude des spécimens fossiles. Pourtant, l'équivalence postulée entre la bipédie humaine et la bipédie des hominins est problématique. Implique-t-elle un biais anthropomorphiste dans l'interprétation des vestiges postcrâniens, en conduisant à humaniser le comportement locomoteur des hominins ? Ou bien cette équivalence entre bipédie humaine et bipédie des hominins est-elle une contrainte épistémologique inhérente à la « méthode de Zadig » exposée par Thomas Huxley⁸ ? Cette méthode consiste à raisonner par analogie à partir des espèces actuelles pour reconstituer les caractéristiques morphologiques et fonctionnelles des espèces fossiles. En effet, le comportement locomoteur des hominins est nécessairement inobservable : les inférences morphologiques et fonctionnelles à partir de l'actuel sont indispensables pour reconstituer les évolutions locomotrices du passé.

« *Seul* l'homme est devenu un bipède ». En paléanthropologie, l'hypothèse selon laquelle la bipédie a évolué uniquement dans la lignée des hominins est le fondement logique du raisonnement consistant à inférer de la bipédie présumée d'un spécimen fossile son statut d'hominin. Il est ainsi postulé non seulement que tous les hominins sont bipèdes, mais aussi que seuls les hominins sont bipèdes. Cet axiome de l'unicité de la bipédie des hominins permet d'en faire un critère de définition de cette lignée et donc un critère d'interprétation des fossiles. Cette unicité axiomatique⁹ conférée à la bipédie des hominins emprisonne-t-elle la paléanthropologie dans

8. Huxley, T.H. (1880), « On the Method of Zadig : Retrospective Prophecy as a Function of Science », in *Science and the Hebrew Tradition*, Londres, Macmillan.

9. La notion d' « unicité axiomatique » a été avancée par le primatologue Matt Cartmill : voir Cartmill, M. (1990). Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology. *International Journal of Primatology*, 11(3), 173-192. p. 179

un raisonnement circulaire conduisant de la définition des homininsés par la bipédie à l'interprétation d'un spécimen bipède comme homininé ? Ou bien cette apparente circularité constitue-t-elle un outil épistémologique nécessaire pour déterminer le statut taxinomique et phylogénétique d'un spécimen fossile ? Mais il faut aussi se demander si cette unicité conférée à la bipédie des homininsés est la survivance d'un « propre de l'homme », permise par la confusion entre bipédie humaine et bipédie des homininsés. S'il s'avère que l'unicité de la bipédie des homininsés fait écho à l'unicité jadis conférée par les philosophes à la station droite humaine, le concept de bipédie humaine, tel qu'il est actuellement utilisé en paléanthropologie, serait alors anthropocentriste. Ou bien cette unicité est-elle la garante de la valeur épistémologique du critère de la bipédie, au vu des contraintes imposées par l'objet fossile ? Il est en effet nécessaire de disposer de critères taxinomiques pour la classification des spécimens fossiles. Or, seuls les caractères fossilisables sont susceptibles d'être exploités pour établir une systématique des homininsés en paléanthropologie : ni le comportement reproducteur, ni le matériel génétique (pour les espèces les plus anciennes) ne sont exploitables. Les paléanthropologues sont donc contraints de s'appuyer sur les caractères morphologiques des os crâniens et mandibulaires, mais aussi de la denture et du squelette postcrânien.

« Seul l'homme est *devenu* un bipède ». Si l'on admet que la bipédie humaine actuelle, considérée comme le résultat du processus d'évolution consistant à devenir bipède, puisse être tenue pour une caractéristique de l'espèce *Homo sapiens*, voire de certaines espèces du genre *Homo*, le processus d'évolution consistant à devenir bipède peut-il également être considéré comme un critère de définition des homininsés ? On répondra que cette définition fondée sur un processus d'évolution est précisément ce qui permet de définir la lignée des homininsés comme un clade, exprimant des relations phylogénétiques entre un ancêtre et ses descendants dont attestent les caractères morphologiques dérivés qu'ils partagent. En effet, les caractères « ressemblant à l'humain » et associés à la bipédie humaine sont considérés comme des caractères « évolués » ou « dérivés », uniquement partagés par les membres de la lignée humaine, tandis que les caractères « ressemblant au grand singe » sont considérés comme des caractères « archaïques » ou « ancestraux ». De nombreuses espèces d'homininsés présentent une morphologie dite « mosaïque », c'est-à-dire un mélange de caractères « ressemblant à l'humain » et « ressemblant au grand singe ». Or, dans la description des vestiges postcrâniens, et plus encore lors de la description de nouveaux taxons fossiles, les caractères « ressemblant à l'humain » sont systématiquement surinterprétés : ils reçoivent une signification fonctionnelle et phylogénétique privilégiée, puisqu'ils sont considérés comme l'expression du processus d'évolution consistant à devenir bipède, assimilé au processus consistant à devenir humain. Pourtant, en dépit de cette terminologie cladistique dans laquelle les traits bipèdes sont des traits dérivés uniquement partagés par les membres de la lignée humaine, les caractères postcrâniens ne sont pas pris en compte dans les analyses cladistiques actuelles : ces caractères liés à la bipédie sont considérés comme trop incertains, parce qu'ils reflètent des adaptations fonctionnelles dont la signification phylogénétique n'est pas claire¹⁰. De plus, les fossiles postcrâniens sont beaucoup plus rares et moins bien conservés que les fossiles crâniens, dentaires ou mandibulaires : leur assignation est pour cette raison aussi jugée incertaine.

En paléanthropologie, la bipédie n'est pas seulement tenue pour un processus d'évolution carac-

10. Voir Strait, D. S., Grine, F. E., & Moniz, M. A. (1997). « A reappraisal of early hominid phylogeny ». *Journal of Human Evolution*, 32(1), 17-82 : les caractères des spécimens postcrâniens ne sont pas pris en compte car leur assignation à tel ou tel taxon est incertaine.

téristique de la lignée des hominins : elle est conçue comme un événement adaptatif marquant l'origine de la lignée des hominins et, partant, comme une propriété possédée par tous les représentants de cette lignée. Bien que le clade des hominins constitue une entité historique, dont les caractéristiques varient au cours de l'évolution, il tend ainsi à être conçu comme une classe logique définie par une propriété essentielle : la bipédie, considérée comme une condition nécessaire et suffisante d'appartenance au clade des hominins. Cet usage du critère de la bipédie signale-t-il une conception essentialiste de cette caractéristique ?¹¹ Une telle conception se trouverait en désaccord avec l'esprit même de l'anthropologie darwinienne, puisqu'en tenant l'humain pour le résultat d'un processus d'évolution par voie de sélection naturelle, celle-ci vidait de son sens toute entreprise de définition de l'humain par des attributs essentiels¹². Ou bien cette coïncidence entre bipédie et origine de la lignée des hominins est-elle nécessaire pour disposer d'un concept d'humain unifié, que le critère cérébraliste, fondé sur la taille du cerveau, comme le critère culturaliste, fondé sur l'outil, ont échoué à fournir ?

L'analyse conduite jusqu'à présent a permis de dégager trois problèmes majeurs relatifs à la manière dont est utilisé le critère de la bipédie en paléanthropologie : le problème de l'anthropomorphisme, reposant sur l'équivalence entre bipédie humaine et bipédie des hominins, le problème de l'anthropocentrisme, touchant à l'unicité conférée à cette caractéristique, et le problème de l'essentialisme, alimenté par la conception de la bipédie comme propriété originaire. Ces trois problèmes se trouvent concrètement illustrés dans la manière dont ont été décrites les trois espèces d'hominins les plus anciennes actuellement connues : *Orrorin tugenensis*, espèce décrite en 2001 et datée à 6 millions d'années, *Sahelanthropus tchadensis*, espèce décrite 2002 dont l'âge est estimé à 7 millions d'années et *Ardipithecus ramidus*, espèce définie en 1994 et datée à 4,4 millions d'années, dont les vestiges postcrâniens ensuite découverts ont été décrits en 2009. Voici en effet ce qu'on peut lire dans les articles que les équipes de recherche associées à ces découvertes fossiles leur ont consacré :

« Les éléments postcrâniens suggèrent qu'*Orrorin* était déjà adapté à la bipédie (de manière différente et plus humaine que celle des Australopithèques), tout en étant encore agile dans les arbres »¹³ ;

« On ne dispose pas encore d'informations suffisantes pour inférer avec certitude si *Sahelanthropus* était un bipède habituel. Cependant, cette inférence ne serait pas déraisonnable étant donné les autres similarités du basicrâne et de la face qu'il partage avec des hominidés fossiles plus récents qui étaient clairement bipèdes »¹⁴ (en effet, seuls des spécimens crâniens, dentaires

11. Hull, D. L. (1965). « The effect of essentialism on taxonomy--two thousand years of stasis (I) ». *British Journal for the Philosophy of Science*, 314-326 ; Hull, D. L. (1965). « The effect of essentialism on taxonomy--two thousand years of stasis (II) ». *British Journal for the Philosophy of Science*, 1-18. Sur la quête de propriétés universelles en anthropologie, voir Hull D. L. (2006), « Essentialism in Taxonomy : four decades later ». *Annals of History and Philosophy of Biology*, vol. 11 : pp. 47-58

12. Comme le souligne F. Wolff dans *Notre humanité. D'Aristote aux neurosciences*, Paris, Fayard, 2010, pp 132-134

13. Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K., & Coppens, Y. (2001). « First hominid from the Miocene (Lukeino formation, Kenya) ». *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 332(2), 137-144. p. 139

14. Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H. T., Likius, A., Ahounta, D., ... & Zollikofer, C. (2002). « A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa ». *Nature*, 418(6894), 145-151 : « There is not yet sufficient information to infer reliably whether *Sahelanthropus* was a habitual biped. However, such an inference would not be unreasonable, given the skull's other basicranial and facial similarities to later fossil hominids that

et mandibulaires ont été décrits concernant *Sahelanthropus*);

« Le pelvis, le fémur et les éléments thoraciques préservés d'*Ar. ramidus* établissent que les adaptations à la marche en station droite dans ces régions du corps étaient bien établies il y a 4,4 millions d'années, malgré la rétention d'une capacité locomotrice arboricole substantielle »¹⁵.

Dans ces trois cas, les caractères associés à la bipédie identifiés sur ces spécimens fossiles ont été utilisés comme un argument pour assigner ces espèces fossiles au clade des hominins. Ces caractères ont également conduit les auteurs à établir l'existence d'une bipédie humaine dans la lignée des hominins il y a 6 ou 7 millions d'années (tandis qu'elle était jusqu'alors avérée il y a 3,7 millions d'années par les traces de pas de Laetoli, en Tanzanie)¹⁶ et à reculer l'origine de notre lignée à 7, 10¹⁷, voire 12¹⁸ millions d'années. Pourtant, la séparation entre la lignée des hominins et celle des paninés était jusqu'alors située (notamment à partir d'analyses moléculaires)¹⁹ il y a environ 6 millions d'années. Une lecture non critique de ces articles conduirait à considérer que la bipédie, naguère considérée comme le « propre de l'homme », n'en finirait pas de reculer dans le temps l'origine d'une humanité aux contours flous. Il y a pourtant tout lieu de penser que cette extension du concept de bipédie humaine à des spécimens fossiles toujours plus anciens et morphologiquement divers est abusive et permise par une définition insuffisante du concept de bipédie.

Si le cadre interprétatif mobilisé pour l'interprétations des vestiges postcrâniens pose un certain nombre de problèmes philosophiques, il se trouve aussi en contradiction avec les enseignements que permettent de tirer le registre fossile actuellement disponible. En effet, l'équivalence entre bipédie des hominins et bipédie humaine n'est recevable que si l'on suppose que la bipédie a évolué une seule fois dans la lignée des hominins, si bien que toute occurrence de caractères morphologiques associés à la bipédie signalerait l'ébauche d'une bipédie morphologiquement et fonctionnellement humaine. Pourtant, le registre fossile actuellement disponible met en difficulté cette conception, en suggérant l'existence de plusieurs évolutions locomotrices impliquant la bipédie dans différentes lignées du clade des hominins. L'hypothèse d'une pluralité de bipédies susceptibles d'avoir existé, voire coexisté au cours de l'évolution des hominins a en effet été proposée à partir d'approches biomécaniques suggérant que la morphologie mosaïque de spécimens postcrâniens reflétait une bipédie fonctionnellement différente de la bipédie humaine actuelle²⁰.

were clearly bipedal »

15. Lovejoy, C. O., Suwa, G., Spurlock, L., Asfaw, B., & White, T. D. (2009). The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus* : the emergence of upright walking. *Science*, 326(5949), 71-71e6 : « The pelvis, femur, and preserved thoracic elements of *Ar. ramidus* establish that adaptations to upright walking in these regions were well established by 4.4 Ma, despite retention of a capacity for substantial arboreal locomotion » 71e5

16. Leakey, M. D., & Harris, J. M. (1987). *Laetoli, a Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon Press. Oxford University Press.

17. White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G., & WoldeGabriel, G. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, 326(5949), 64-86. p. 81

18. Pickford, M., & Senut, B. (2005). « Hominoid teeth with chimpanzee-and gorilla-like features from the Miocene of Kenya : implications for the chronology of ape-human divergence and biogeography of Miocene hominoids ». *Anthropological Science*, 113(1), 95-102.

19. Steiper, M. E., & Young, N. M. (2006). Primate molecular divergence dates. *Molecular phylogenetics and evolution*, 41(2), 384-394.

20. Une démarche « chaloupée » dans laquelle les hanches et les genoux sont fléchis a été envisagée pour *A. afarensis* : Berge, C. (1994). How did the australopithecines walk ? A biomechanical study of the hip and thigh of *Australopithecus afarensis*. *Journal of human evolution*, 26(4), 259-273 ; Berillon, G. (2004). In What Manner Did They Walk on Two Legs?. In *From Biped to Strider* (pp. 85-100). Springer US.

D'abord hétérodoxe, l'hypothèse d'une pluralité d'adaptations bipèdes s'est trouvée étayée par la découverte de vestiges fossiles présentant une morphologie différente de celle présentée par des spécimens du même âge et dans la même région²¹. Ces différents comportements locomoteurs auraient perduré pendant de longues périodes, ce qui signifie que ces bipédies non-humaines ne peuvent être considérées comme imparfaitement humaines²². De plus, cette diversité locomotrice n'est pas seulement envisagée parmi les premiers représentants supposés du clade des hominins, mais aussi pour des espèces plus récentes et attribuées au genre *Homo*²³. S'il s'avère que ces bipédies sont fonctionnellement différentes, celles-ci sont irréductibles aux diverses étapes d'une même évolution locomotrice, conçue comme une marche bipède terrestre et orthograde, seulement occasionnelle chez les premiers hominins, qui deviendrait habituelle puis permanente chez les hominins ultérieurs. Cette pluralité des bipédies des hominins remet en question l'équivalence entre devenir bipède et devenir humain. Si le scénario d'un redressement graduel du corps, selon une « marche du progrès »²⁴ correspondant à une bipédie de plus en plus humaine, est ainsi définitivement enterré, il reste à accomplir, sur le plan morphologique et fonctionnel, une révolution comparable à celle qui s'est produite sur le plan phylogénétique : la définition d'un modèle arborescent d'évolution des bipédies, en lieu et place d'un modèle linéaire et graduel d'évolution de la bipédie.

Le cadre interprétatif mobilisé pour l'interprétation des vestiges postcrâniens, qui suppose une équivalence entre caractères ressemblant à l'humain, caractères bipèdes et caractères d'hominin, semble également périmé au regard des enjeux théoriques de la biologie de l'évolution récemment intégrés à la paléanthropologie, qui ont conduit à remettre en question l'existence d'un rapport limpide entre morphologie, fonction et phylogénie. Jusqu'à une date récente, les caractères morphologiques de type humain étaient interprétés comme l'expression d'un signal génétique clair, puisqu'ils étaient considérés comme des traits génétiquement déterminés, répondant à des pressions sélectives favorisant la bipédie. Or, il apparaît désormais que certains de ces caractères morphologiques sont des traits ontogénétiques, liés au comportement individuel au cours d'une vie, qui ne se développent que si l'individu pratique effectivement la bipédie²⁵. D'autres études ont mis en évidence la présence, parmi les traits de type humains associés à la bipédie, de traits épigénétiques, c'est-à-dire de caractères acquis dans l'évolution des hominins qui ont ensuite été sélectionnés²⁶. Il conviendrait ainsi de distinguer l'aptitude à la bipédie de sa pratique effective,

21. Haile-Selassie, Y., Saylor, B. Z., Deino, A., Levin, N. E., Alene, M., & Latimer, B. M. (2012). « A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations ». *Nature*, 483(7391), 565-569.

22. Comme cela était le cas lorsqu'a été proposée l'hypothèse de deux bipédies fonctionnellement différentes pour *Homo* et *Paranthropus* : voir Napier, John R. (1964), « The Evolution of Bipedal Walking », *Archives de Biologie* (Liège), 75 : Suppl., 673-708 ; Robinson, J. T. (1972). *Early hominid posture and locomotion*. University of Chicago Press.

23. Notamment entre *Homo habilis* et *Homo erectus*. Voir Ruff, C. (2009). « Relative limb strength and locomotion in *Homo habilis* ». *American journal of physical anthropology*, 138(1), 90-100.

24. La « marche du progrès » désigne la célèbre illustration représentant le redressement progressif du corps depuis les primates fossiles jusqu'aux humains modernes. Intitulée « The Road to *Homo sapiens* », cette illustration de Rudolf Zallinger se trouve dans un ouvrage de vulgarisation : Howell, F. C. (1965), *The Early Man*, Time-Life, 1e éd.

25. Voir par exemple : Ruff, C. (2003). « Ontogenetic adaptation to bipedalism : age changes in femoral to humeral length and strength proportions in humans, with a comparison to baboons ». *Journal of human evolution*, 45(4), 317-349.

26. Voir par exemple : Tardieu, C., Glard, Y., Garron, E., Boulay, C., Jouve, J. L., Dutour, O., et al. (2006). « Relationship between formation of the femoral bicondylar angle and trochlear shape : independence of diaphyseal and epiphyseal growth ». *American journal of physical anthropology*, 130(4), 491-500.

mais aussi de considérer que les traits associés à la bipédie ne reflètent pas nécessairement un changement génétiquement déterminé se produisant sur une longue durée.

Si le rapport entre caractères morphologiques ressemblant à l'humain et caractères fonctionnels bipèdes est soumis à interrogation, le rapport entre caractères fonctionnels bipèdes et assignation phylogénétique à la lignée des hominins a également été remis en question. En effet, l'équivalence entre bipédie et appartenance à la lignée des hominins n'est valable que si l'on exclut la possibilité que les caractères bipèdes constituent des homoplasies (c'est-à-dire des ressemblances qui ne sont pas héritées d'un ancêtre commun) entre les premiers hominins et les premiers paninés : rien ne permet d'exclure l'hypothèse selon laquelle les caractères fonctionnels associés à la bipédie pourraient résulter, dans certains cas, résulter d'adaptations locomotrices similaires à un même environnement dans ces différentes lignées²⁷. Ainsi, le brouillage des équivalences entre morphologie, fonction et phylogénie, implique que le paradigme indiciaire ou sémiotique est insuffisant pour caractériser le dispositif épistémologique mobilisé en paléanthropologie. Ce paradigme suggère que les vestiges postcrâniens délivrent des signes morphologiques qu'il suffirait de déchiffrer pour rendre lisible le signal fonctionnel et phylogénétique univoque qui leur serait associé. Peut-être faut-il donc substituer au paradigme sémiotique un paradigme herméneutique, un art d'interpréter des caractères ambigus, comme s'il fallait désormais revoir l'alphabet jusqu'alors utilisé pour déchiffrer la signification de ces fossiles.

« Nous étions prêts à tout admettre sauf d'avoir débuté par les pieds », affirmait Leroi-Gourhan en 1964²⁸. Cinquante ans plus tard, l'origine bipède de la lignée humaine constitue le socle interprétatif de la paléanthropologie, mais c'est ce cadre d'analyse qui doit à son tour être remis en question. Car l'« anthropomorphisme », que le préhistorien définissait comme une « formule distincte de celle des singes »²⁹ résidant dans l'adaptation à la bipédie érigée, a cessé d'être un outil conceptuel adéquat et constitue bien plutôt un obstacle. Il convient alors de reprendre sa démarche, pour traquer les mythes susceptibles d'avoir succédé à celui de « l'ancêtre-singe »³⁰ et s'interroger sur les limites de l'humanisation des hominins par le critère de la bipédie. En effet, si les fossiles découverts au cours des dernières décennies bouleversent la représentation jusqu'alors admise de l'évolution humaine, ce n'est pas parce qu'ils étendent la bipédie à une date deux fois plus ancienne que celle proposée jusqu'alors, mais au contraire, parce qu'ils défont la synonymie entre bipédie et humanité : ces fossiles suggèrent soit que la bipédie n'est pas nécessairement l'attribut exclusif des hominins (il y aurait alors des bipèdes en dehors de la lignée des hominins), soit que la bipédie n'est pas nécessaire pour être un homininé (il y aurait alors des hominins qui ne sont pas bipèdes). Par conséquent, le critère de la bipédie ne permet plus de fournir un concept unifié d'humain. Il est donc envisageable que la bipédie connaisse le même destin épistémologique que la main ou le cerveau : elle pourrait bien constituer une caractéristique distinctive de la lignée humaine sans être pour autant une propriété essentielle qui serait nécessairement présente dès l'origine.

27. Cette hypothèse est défendue par B. Wood. Voir notamment : Wood, B. (2000). « Investigating human evolutionary history ». *Journal of anatomy*, 197(1), 3-17 ; Wood, B. (2010). « Reconstructing human evolution : Achievements, challenges, and opportunities ». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(Supplement 2), 8902-8909.

28. Leroi-Gourhan A. (1964), *Le Geste et la Parole*, tome 1, Paris, Albin Michel, p. 97

29. Leroi-Gourhan A. (1964), *op. cit.*, p. 90

30. Leroi-Gourhan A. (1964), *op. cit.*, pp 27-29

En dégagant les problèmes épistémologiques et philosophiques posés par les usages du critère de la bipédie en paléanthropologie, cette analyse s'inscrit dans un champ de recherche novateur dont l'émergence peut être située dans les années 1990. Le colloque organisé à Leiden en 1993 par Raymond Corbey et Bert Theunissen, *Ape, Man, Ape-Man : Changing views since 1600*, a en effet joué un rôle fondateur dans l'institution de la science de l'évolution humaine comme nouvel objet d'étude. Jusqu'alors, le discours scientifique relatif aux origines et à l'ancestralité de l'humanité avait été largement négligé par l'histoire et la philosophie des sciences. Face à cette lacune épistémologique, l'analyse critique entreprise par le primatologue Matt Cartmill dès 1990 s'est distinguée par son acuité et sa radicalité³¹. En exposant l'attachement de la paléanthropologie à l'« unicité axiomatique » de l'humain, à travers des caractéristiques posées comme uniquement humaines par définition, telles que la bipédie érigée, l'auteur remettait en question la scientificité de cette discipline, en opposant à la démarche empirique et comparative censée la définir un raisonnement a priori qu'il reviendrait aux vestiges fossiles d'étayer³². En posant les fondements d'un champ d'étude jusqu'alors laissé vacant, l'imposante publication issue du colloque de 1993 se signale à un double titre. D'une part, les contributions pluridisciplinaires qui s'y trouvent rassemblées inscrivent la science de l'évolution humaine dans l'histoire longue des idées anthropologiques, de l'Antiquité à la paléanthropologie du XXe siècle, mettant ainsi en évidence le statut ambigu de cette discipline scientifique, entre science naturelle et science humaine. D'autre part, ces contributions ont permis d'explorer la manière dont les représentations de notre ancestralité remettent en jeu la démarcation entre l'humain et l'animal, tout en la renouvelant, par la confrontation à des créatures hybrides ou intermédiaires, relevant tout à la fois de l'homme et du singe.

Ces deux axes de recherche ont trouvé leur prolongement respectif à travers deux contributions majeures. En 1995, Wiktor Stoczkowski a interrogé une continuité jusqu'alors inaperçue entre la tradition philosophique et la pensée évolutionniste, en identifiant dans la caractérisation de l'humain comme bipède une « structure de la pensée naturaliste »³³. Dans cet article pionnier, l'auteur s'appuie sur un large corpus bibliographique et iconographique pour montrer non seulement que l'opposition entre bipédie et quadrupédie scelle le partage entre humanité et animalité, mais aussi pour établir que ce dualisme constitue un principe d'analyse resté longtemps intact en paléanthropologie : ainsi, cette discipline se trouverait prisonnière d'un « cercle magique »³⁴, conduisant à considérer que l'ancêtre est nécessairement bipède et qu'à l'inverse, être bipède suffit pour prétendre au statut d'ancêtre. Le deuxième axe de recherche mentionné forme la trame du livre publié par Raymond Corbey en 2005 : en analysant les diverses configurations de la « négociation de la frontière » entre l'animal et l'humain qui ont été impliquées tant par l'interprétation des grands singes aux traits humains que par celle de nos ancêtres fossiles aux traits simiens, l'auteur met en évidence les relations troubles entre le concept philosophique d'humain (*humanitas*) et le concept biologique d'humain (*hominitas*)³⁵, identifiant ainsi une source de

31. Cartmill, M. (1990), « Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology », *op. cit.*

32. On confrontera utilement cette analyse à celle de Geoffrey Clark, qui souligne l'inscription de la paléanthropologie dans un cadre méthodologique strictement empirique. Voir Clark, G.A. (1997), « Trough a glass darkly. Conceptual issues in modern human origins research », in Clark, G. A., Willermet, C. M. (éd.), *Conceptual issues in modern human origins research*, Hawthorne, NY, Aldine de Gruyter, pp. 60-76

33. Stoczkowski, W. (1995), « Le bipède et sa science : Histoire d'une structure de la pensée naturaliste », *Gradhiva*, 17, pp. 17-43

34. *Ibid.*, p. 36

35. Corbey, R. (2005), *The metaphysics of apes : Negotiating the animal-human boundary*. Cambridge University

confusion majeure dans la science de l'évolution humaine.

De manière plus générale, les travaux d'épistémologie de la paléanthropologie conduits au cours des deux dernières décennies se sont déployés autour de trois angles principaux. Premièrement, la dimension narrative inhérente aux scénarios d'hominisation a été analysée en 1993 par Misia Landau³⁶, qui a mis en évidence une identité de structure entre les récits d'anthropogenèse, dans lesquels l'acquisition de la bipédie joue fréquemment un rôle déclencheur, et les contes merveilleux, narrant l'itinéraire d'un héros confronté à une série de péripéties. En montrant que les scénarios d'hominisation restent prisonniers d'un imaginaire déjà exploré par les récits mythiques, Wiktor Stoczkowski a de son côté établi en 1994 une continuité entre « l'anthropologie naïve » et « l'anthropologie savante »³⁷, qui se manifeste par la récurrence des explications susceptibles de rendre compte de l'émergence de caractéristiques posées comme uniquement humaines. Deuxièmement, l'architecture théorique de la science de l'évolution humaine a été analysée dans sa dimension historique par Peter Bowler³⁸, dont l'ouvrage fondateur publié en 1986 a dégagé les enjeux philosophiques et les présupposés théoriques qui ont lourdement posé sur les conceptions de l'évolution humaine débattues jusqu'au milieu du XXe siècle, faisant ainsi apparaître la dimension éminemment polémique de cette discipline scientifique. Au contraire, les travaux de Richard Delisle se sont attachés à relativiser la détermination essentiellement théorique des débats propres à la paléanthropologie, en mettant en avant le concept de « cadre interprétatif », pour souligner la nécessité de prendre en compte l'influence du cadre comparatif utilisé dans l'interprétation des vestiges fossiles³⁹. Cette démarche épistémologique, déployée dans l'ouvrage publié par Delisle en 2007, retraçant près d'un siècle et demi de débats, se distingue par la volonté de mettre en évidence un progrès des connaissances en paléanthropologie : l'auteur y souligne la stabilité du paradigme évolutionniste mobilisé par cette discipline, ainsi que la solidité du support empirique, qui s'est étoffé au fur et à mesure des découvertes fossiles⁴⁰. Enfin, la méthodologie de la paléanthropologie a été mise en lumière par les travaux de Claudine Cohen, qui se sont non seulement intéressés à l'influence des représentations extra-scientifiques sur les savoirs relatifs aux origines de l'humanité⁴¹, mais qui ont aussi mis en perspective l'art de déchiffrer et d'interpréter les traces du passé portées par les vestiges fossiles, en interrogeant le statut épistémologique de la notion de « preuve » en paléontologie⁴².

Par rapport à l'ensemble des contributions dont les apports viennent d'être exposés, l'originalité de l'analyse développée dans cette thèse se situe à un triple niveau. Tout d'abord, l'analogie entre le concept métaphysique de station droite et le concept naturaliste de bipédie constitue ici un point de départ ou une hypothèse de travail, mise à l'épreuve par une analyse minutieuse du travail d'interprétation des fossiles, et en particulier des restes postcrâniens, dans l'histoire de

Press.

36. Landau, M. (1993), *Narratives of human evolution*, New Haven, Yale University Press

37. Stoczkowski, W. (1994), *Anthropologie naïve, anthropologie savante. De l'origine de l'homme, de l'imagination et des idées reçues*, Paris, CNRS Éditions

38. Bowler P. J. (1986), *Theories of Human Evolution : A Century of debate, 1844-1944*, Baltimore, John Hopkins University Press

39. Delisle, R. (2000). Construire l'arbre phylétique de l'Homme : fossiles, théories et cadres interprétatifs. *L'Anthropologie*, 104(4), p. 489-521.

40. Delisle, R. G. (2007), *Debating Humankind's Place in Nature, 1860-2000 : The Nature of Paleoanthropology*. Prentice Hall.

41. Cohen, C. (1999). *L'homme des origines : savoirs et fictions en préhistoire*, Paris, Seuil

42. Cohen, C. (2011), *La méthode de Zadig : la trace, le fossile, la preuve*, Paris, Seuil

la paléanthropologie. En dégagant les diverses manières dont la bipédie peut être identifiée à partir des caractères morphologiques des spécimens fossiles, mais aussi en retraçant les modalités par lesquelles une signification fonctionnelle et phylogénétique leur est attribuée, cette analyse a investi un champ épistémologique jusqu'alors inexploré par la philosophie. D'autre part, en s'efforçant de dégager différents modes d'équivalence entre « bipède » et « humain », ce travail se signale par son attention aux discontinuités marquant les usages du critère de la bipédie depuis l'Antiquité grecque jusqu'aux plus récents développements de la paléanthropologie : ainsi, le recours au critère de la bipédie dans cette discipline scientifique ne saurait être abordée ni sous l'angle d'un progrès continu des connaissances, ni sous l'angle d'une sempiternelle répétition du même motif⁴³. Cette attention aux discontinuités s'appuie également sur la prise en compte des contraintes épistémologiques inhérentes à la reconstitution d'un système locomoteur à partir de quelques fragments d'os : ces contraintes confèrent à l'unicité de la bipédie humaine actuelle un statut ambigu, puisqu'elle constitue tout à la fois un outil heuristique pour déchiffrer des ossements fossiles et un obstacle à l'objectivité de ces interprétations. Ce travail de recherche s'est donc efforcé d'analyser la construction de la signification morphologique, fonctionnelle et phylogénétique conférée aux vestiges fossiles, en mettant en évidence les interférences incessantes entre des contraintes épistémologiques et des conceptions métaphysiques dans l'herméneutique des vestiges fossiles.

En se mettant à l'écoute du travail d'interprétation des vestiges fossiles, pour faire entendre toute la complexité du critère de la bipédie, cette thèse découvre dans la paléanthropologie un nouveau champ d'étude pour l'anthropologie philosophique, entendue ici dans son sens général, comme l'étude des différents concepts et définitions de l'humain. Dans le sillage des analyses développées par Raymond Corbey, nous entendons ici démontrer, à partir du critère de la bipédie, que les problèmes de la définition de l'humain et de la démarcation entre humain et non-humain sont au cœur du travail interprétatif conduit en paléanthropologie. Ce travail de recherche offre donc une perspective inédite sur la question du « propre de l'homme », qui a été récemment réinvestie par la réflexion philosophique. En effet, Jean-Marie Schaeffer a montré la réticence des sciences humaines et sociales à admettre la « fin de l'exception humaine » qu'impliquerait la définition de l'humanité comme espèce biologique⁴⁴, tandis que Francis Wolff s'est intéressé aux concepts tacites d'humain mobilisés dans le cadre anti-essentialiste de la science contemporaine⁴⁵. De son côté, Etienne Bimbenet a exposé le conflit entre l'approche humaniste de l'homme comme être humain et l'approche naturaliste de l'homme comme animal humain⁴⁶. En dépit de leurs prises de position divergentes sur la notion de spécificité humaine, tantôt éliminée, tantôt réhabilitée, ces travaux ont repéré une tension, si ce n'est un conflit, entre une conception scientifique de l'humain, impliquant sa naturalisation, et une conception philosophique de l'humain, fondée sur son unicité. Le travail de recherche exposé ici apporte des ressources nouvelles pour repenser et nuancer cette relation conflictuelle entre science et philosophie, puisqu'il questionne la reconduction d'une métaphysique de l'unicité humaine en paléanthropologie. Cette thèse esquisse

43. Sur le statut des continuités et des discontinuités dans l'histoire de la paléanthropologie, on pourra se référer à la belle discussion qui ouvre le volume publié par Raymond Corbey et Wil Roebroeks à la suite de la table ronde organisée à Leiden en 1998 : voir Corbey R., Roebroeks W. (2001), « Does disciplinary history matter? An introduction », in Corbey R., Roebroeks W. (éd.), *Studying Human Origins : Disciplinary History and Epistemology*, Amsterdam University Press, pp. 1-7.

44. Schaeffer, J.-M. (2007), *La fin de l'exception humaine*, Paris, Gallimard

45. Wolff, F. (2010), *Notre humanité : d'Aristote aux neurosciences.*, Paris, Fayard.

46. Bimbenet, E. (2011), *L'animal que je ne suis plus*, Paris, Gallimard, Folio Essais

donc un renouvellement de l'anthropologie philosophique à la fois par son objet, en inscrivant le concept d'humain dans le temps de l'évolution, mais aussi par sa méthode, qui implique une critique épistémologique des savoirs relatifs à l'humain.

La méthodologie suivie au cours de cette thèse est ancrée dans une approche épistémologique du critère de la bipédie en paléanthropologie, visant à décrire et à évaluer la production de connaissances relatives à l'évolution de la locomotion des hominins, à partir de trois sources principales : les découvertes fossiles relatives au squelette locomoteur, les méthodes d'analyse mobilisées pour les interpréter, ainsi que les théories convoquées pour étayer ces interprétations. Concernant les découvertes fossiles, nous questionnerons notamment l'objectivité de l'objet fossile, en analysant la manière dont celui-ci est empiriquement construit (puisque les spécimens fossiles sont le plus souvent reconstruits à partir de fragments osseux), mais aussi épistémologiquement, à partir de traditions interprétatives conflictuelles, mettant tantôt l'accent sur les ressemblances morphologiques, tantôt sur les différences fonctionnelles. Concernant les méthodes d'analyse des vestiges fossiles, nous montrerons que les contraintes pesant sur le travail d'interprétation des fossiles postcrâniens, eu égard à la rareté et à l'incomplétude de ces vestiges, peuvent également être envisagées comme la source d'une inventivité méthodologique constante dans cette science, qui puise dans une pluralité de disciplines des ressources destinées à extraire davantage d'informations du registre fossile disponible. Enfin, l'évaluation du substrat théorique des hypothèses sur l'évolution de la locomotion des hominins exige aussi de replacer les débats propres à ce champ disciplinaire dans le contexte de la biologie de l'évolution, concernant en particulier les modalités de la sélection naturelle, la nature et l'étendue de la variation, ainsi que la pertinence des caractères retenus dans les classifications.

Cette épistémologie critique portant sur l'interprétation des vestiges postcrâniens en paléanthropologie implique à son tour une analyse historique, visant à exposer la genèse de la circularité renvoyant de la définition des hominins comme bipèdes à l'interprétation de la bipédie comme critère d'appartenance aux hominins. Une large place sera donc accordée à l'histoire de la perception des ressemblances et des différences entre les hominins fossiles d'une part et les humains et grands singes actuels d'autre part. Jusqu'au milieu du XXe siècle, les ressemblances morphologiques entre hominins fossiles et humains actuels ont été minorées et la signification phylogénétique de ces ressemblances discréditées, au risque de l'anthropocentrisme ; au contraire, dans la deuxième moitié du XXe siècle, les ressemblances morphologiques entre hominins et humains actuels ont été mises en avant et leur signification phylogénétique affirmée, au risque de l'anthropomorphisme. Cette analyse historique fait également apparaître la récurrence en paléanthropologie d'hypothèses conflictuelles sur le comportement locomoteur du dernier ancêtre commun.

Ce travail de recherche, enfin, est un essai de philosophie de la paléanthropologie : il vise à mettre en évidence des problèmes philosophiques latents dans l'interprétation des vestiges postcrâniens, parmi lesquels la définition de l'humain à ses différents niveaux taxinomiques, l'unicité de ses caractéristiques anatomiques, l'opposition entre anthropocentrisme et anthropomorphisme. Or, ces problèmes, suscités dans l'interprétation des fossiles postcrâniens en paléanthropologie, se sont posés d'une tout autre manière dans l'anthropologie philosophique : en dépit de la rupture épistémologique entre anthropologie biologique et anthropologie philosophique, la construction d'un dialogue entre ces deux champs disciplinaires est susceptible de livrer des ressources face à

la situation actuelle.

Cette thèse se compose de trois grandes parties, respectivement consacrées à la conception de la station droite comme destinée métaphysique et physique de l'humain (chapitres 1, 2), à l'établissement de l'équivalence entre « bipède » et « humain » en paléanthropologie (chapitres 3, 4, 5) et enfin aux difficultés auxquelles cette équivalence a été confrontée (chapitres 6,7).

Le chapitre 1 s'intéresse au conflit entre naturalisme et essentialisme qui entoure l'usage du critère de la station droite dans la philosophie et l'histoire naturelle. Le parcours historique qui nous conduira de la philosophie antique à l'anthropologie naissante de la fin du XVIIIe siècle permettra de repérer une tension fondatrice entre une approche naturaliste de la station droite comme caractéristique anatomique et une approche essentialiste de la station droite lui conférant une signification métaphysique.

Le chapitre 2 met en évidence le conflit méthodologique et philosophique sous-jacent aux différentes conceptions du pied humain qui s'opposent dans l'anatomie comparée du XIXe siècle. Les implications engagées par l'interprétation fonctionnaliste, structuraliste et évolutionniste de la posture et de la locomotion quant à la perception des ressemblances et des différences entre le singe et l'humain seront analysées et remises en jeu dans les chapitres ultérieurs pour éclairer les conflits interprétatifs en paléanthropologie.

Chacun des chapitres suivants prendra appui sur une espèce fossile pour laquelle la bipédie a été utilisée comme critère pour établir son appartenance à la lignée humaine. Ce procédé permet de scander l'histoire de la paléanthropologie à partir de ses découvertes fossiles et des conflits interprétatifs auxquels celles-ci ont donné lieu, mais il vise également à mettre en évidence les différentes manières dont « l'humain » a été associé à la bipédie en paléanthropologie.

Le chapitre 3, dédié à *Pithecanthropus erectus* (1894)⁴⁷, consacre dans la bipédie en station droite l'attribut distinctif de l'homme-singe ancestral. Dans cet épisode inaugural, la morphologie humaine d'un spécimen fossile est utilisée pour inférer une bipédie fonctionnellement similaire à celle des humains actuels, laquelle est mobilisée comme preuve d'appartenance à la lignée humaine. Pourtant, ce cadre interprétatif fondateur se trouve mis en contradiction par le concept de « lien manquant », qui détermine la recherche d'une forme intermédiaire entre le singe et l'humain : la bipédie humaine de l'homme-singe constitue à ce titre un problème.

Le chapitre 4 expose avec *Australopithecus africanus* (1925) le conflit qui oppose le critère postural et locomoteur de définition de l'humain au critère cérébral de définition de l'humain. La rivalité entre ces deux caractéristiques anthropologiques est analysée dans ses conséquences méthodologiques, à travers l'opposition d'une approche structuraliste et d'une approche fonctionnaliste, ainsi que dans ses implications philosophiques, à travers la dialectique de la généralité et de la spécialisation dans la représentation de l'humain.

Le chapitre 5 se rapporte à *Homo habilis* (1964) pour dégager la tension entre la définition d'un concept unifié d'humain par le critère naturaliste de la bipédie, consacré dans le cadre néodarwinien, et la détermination de démarcations internes à la lignée humaine, tenant à la fois au

47. Conformément à l'usage consacré en taxinomie, la date indiquée entre parenthèses est celle de la description de l'espèce et non pas celle de la découverte des spécimens fossiles.

critère culturaliste de l'outil et à la distinction entre bipédie humaine et bipédie imparfaitement humaine.

Le chapitre 6, portant sur *Australopithecus afarensis* (1978), prend acte de l'autonomisation du critère de la bipédie par rapport au critère de l'outil, pour analyser comment une approche naturaliste fondée sur l'évolution posturale et locomotrice des hominins se conjugue à une approche essentialiste qui établit un lien nécessaire entre la bipédie des hominins et la bipédie humaine.

Le chapitre 7 s'appuie sur la description des espèces *Orrorin tugenensis* (2001) et *Sahelanthropus tchadensis* (2002), ainsi que sur la description des vestiges postcrâniens assignés à *Ardipithecus ramidus* (1994) pour questionner les limites de l'équivalence entre traits humains, bipédie humaine et appartenance à la lignée humaine.

Chapitre 1

L'impossible naturalisation de la station droite

Sommaire

1.1	La station droite est-elle le propre de l'homme?	16
1.1.1	Genèse d'un <i>topos</i> métaphysique.	16
1.1.2	La station droite entre physique et métaphysique.	20
1.1.3	La définition paradigmatique de l'humain comme animal bipède.	24
1.2	Le vacillement de la différence anthropologique	26
1.2.1	Humains quadrupèdes et singes bipèdes	26
1.2.2	Extension et réduction du propre de l'humain	30
1.2.3	Une taxinomie désordonnée?	33
1.2.4	<i>Homo duplex</i>	36
1.3	La reconquête de l'unicité humaine dans l'anthropologie	40
1.3.1	Une nouvelle métaphysique de la station droite	40
1.3.2	La station droite comme destin physique	46
1.3.3	Les difficultés de la caractéristique anthropologique	49

Ce premier chapitre s'intéresse à la constitution d'une métaphysique de la station droite dans la tradition philosophique depuis l'Antiquité. Célébrée comme le propre de l'humain, par opposition à la bipédie, la station droite a été interprétée comme un signe physique porteur d'une signification métaphysique : on y a vu l'indice de l'essence divine de l'humain et l'emblème de la différence anthropologique. A partir du XVII^e siècle, cette conception anthropocentriste de la station droite se trouve mise à l'épreuve en étant confrontée au problème posé par les singes anthropomorphes, qui sont décrits comme des bipèdes se tenant droit sur leurs deux pieds. En passe d'être naturalisée, dans le cadre de l'histoire naturelle, la station droite perd alors sa signification, en cessant de constituer un critère de démarcation entre les singes et les humains : elle conduit au constat de l'impossibilité d'une définition naturaliste de l'humain à partir de critères strictement anatomiques. A la fin du XVIII^e siècle, l'anthropologie naissante va au contraire redonner à la station droite son caractère distinctivement humain, en s'employant à démontrer son unicité et sa naturalité : on assiste ainsi à la constitution d'une nouvelle métaphysique de la station droite, dans laquelle cette caractéristique physique n'est plus seulement interprétée à partir de principes métaphysiques qui lui donnent sens, mais devient le support d'inférences métaphysiques, en étant considérée comme la condition de possibilité de toutes les autres caractéristiques propres à l'humain, telles que la raison et le langage.

1.1 La station droite est-elle le propre de l'homme ?

1.1.1 Genèse d'un *topos* métaphysique.

Quelles sont les conditions requises pour qu'une caractéristique puisse prétendre au titre de « propre de l'homme » ? On répondra d'abord qu'il doit s'agir d'une caractéristique uniquement humaine, qu'on ne retrouve donc chez aucun autre animal. C'est pourquoi la bipédie se trouve d'emblée disqualifiée. En effet, les oiseaux sont eux aussi des bipèdes, comme l'a remarqué Aristote, qui range dans la classe des animaux à deux pieds (*dipodos*) les humains aux côtés des oiseaux¹. On objectera qu'on trouve bien chez Platon une définition de l'humain comme « bipède sans plumes »², obtenue au terme d'un laborieux processus de division dichotomique des animaux. Or, si l'humain est un « bipède sans plumes », c'est qu'il existe des bipèdes à plumes, à savoir les oiseaux. La bipédie n'est donc pas à elle seule une caractéristique distinctive de l'humain. Du reste, faut-il prendre au sérieux cette définition, que Diogène le Cynique a tournée en ridicule en faisant d'un coq plumé l'incarnation de l'humain selon Platon³ ? La pseudo-définition platonicienne de l'humain comme bipède sans plumes serait bien plutôt l'exemple même d'une mauvaise définition. En effet, selon Aristote, « une définition est une formule qui exprime l'essentiel de l'essence d'un sujet »⁴, tandis qu'un « propre » est « ce qui, sans exprimer l'essentiel de l'essence de son sujet, n'appartient pourtant qu'à lui »⁵. Si la bipédie n'est pas propre à l'humain, elle ne peut à plus forte raison prétendre en fournir une définition.

1. Aristote, *La locomotion des animaux*, 1, 704a17, in *Œuvres complètes*, Paris, Flammarion, 2014, p. 1555

2. Platon, *Le Politique*, 266e, in *Œuvres complètes*, Paris, Flammarion, 2011, p. 1381

3. Diogène Laërce, *Vies et doctrines des philosophes de l'Antiquité*, tome II, livre VI, II, 40, Paris, Charpentier, 1847, p. 20

4. Aristote, *Topiques*, 101b39, *op. cit.*, p. 301

5. Aristote, *Topiques*, 102a18-19, *op. cit.*, p. 301

Au contraire, la station droite apparaît comme une caractéristique propre à l'humain, puisqu'elle n'appartient qu'à lui. « Seul parmi les animaux l'homme a la station droite »⁶, souligne Aristote à de nombreuses reprises. L'humain est le seul bipède à se tenir droit (*orthos*), alors que « l'oiseau ne peut se tenir debout à la manière dont l'homme le fait »⁷ : l'oiseau est un bipède qui se tient imparfaitement droit. Toutefois, si la station droite peut être dite propre à l'humain, puisqu'elle n'appartient qu'à lui, est-elle également susceptible d'en fournir une définition ? Le *logos* (langage ou raison) apparaît comme un critère de définition de l'humain plus pertinent que la station droite⁸. Dans la perspective aristotélicienne, la définition de l'humain implique en effet une propriété qui non seulement le différencie des autres animaux, mais aussi qui soit susceptible d'expliquer toutes ses autres différences avec eux⁹. La propriété de se tenir droit ne peut donc définir l'humain au sens strict, puisqu'elle se trouve elle-même expliquée par une autre propriété : selon Aristote, si l'humain est le seul à se tenir droit, c'est « du fait que sa nature et sa substance sont divines »¹⁰. Or, ajoute-t-il, « la fonction de ce qui est le plus divin, c'est de connaître et de penser »¹¹, ce qui suppose l'usage du *logos*. Ainsi, la station droite, propre à l'humain sans en fournir une définition au sens strict, se trouve pourtant au service de ce qui définit l'humain dans son essence : c'est parce que son essence est de faire usage du *logos* pour connaître et penser que l'humain se tient droit. Autrement dit, c'est en se tenant droit que l'humain est en condition d'accomplir la fonction propre correspondant à son essence. Dans cette perspective, l'humain est métaphysiquement destiné à se tenir droit : la station droite est une caractéristique physique dont l'explication est d'ordre métaphysique. L'unicité de la station droite constitue ainsi un signe physique porteur d'une signification métaphysique, exprimant l'essence divine de l'humain.

Or, c'est à Platon qu'il revient d'avoir donné à cette métaphysique de la station droite sa première formulation philosophique, à travers la désignation de l'humain comme plante céleste. Selon le *Timée*, la station droite est en effet l'indice de ce que l'humain est « une plante non point terrestre, mais céleste »¹² : le propre de l'humain n'est pas d'avoir deux pieds ancrés sur la terre, mais d'avoir la tête dirigée vers le ciel. La bipédie terrestre se trouve ainsi opposée à la station droite céleste, dont la tête, qui est selon Platon la demeure de l'âme rationnelle, constitue le point d'ancrage. La station droite est l'indice de l'enracinement divin du corps humain : c'est au ciel que le divin « accroche notre tête, c'est-à-dire nous enrachine, et maintient ainsi notre corps droit »¹³. La métaphysique de la station droite se signale donc par la causalité divine conférée à cette caractéristique, mais elle consiste aussi à faire de la station droite l'indice de l'origine. La verticalité du corps est en effet ce qui indique à l'humain son origine, c'est-à-dire le lieu d'où il vient : l'âme rationnelle, logée dans la tête, « nous élève au-dessus de la terre vers ce qui, dans le ciel, lui est apparenté »¹⁴. La station droite désigne à l'humain son origine céleste, mais aussi

6. Aristote, *Les Parties des animaux*, II, 10, 656a13, *op. cit.*, p. 1455. Voir également *La Locomotion des animaux*, 11, 710b10, *op. cit.*, p. 1566 ; *Les Parties des animaux*, IV, 10, 686a27, *op. cit.*, p. 1517 ; *Ibid.*, IV, 10, 687a6, *op. cit.*, p. 1518 ; *Ibid.*, IV, 10, 689b11, *op. cit.*, p. 1522

7. Aristote, *La Locomotion des animaux*, 11, 710b31-32, *op. cit.*, p. 1566-1567

8. Wolff, F. (2010), *Notre humanité. D'Aristote aux neurosciences*, Paris, Fayard, p. 33 : Francis Wolff souligne qu'on ne trouve nulle part une formulation claire de la définition aristotélicienne de l'humain.

9. Wolff, F. (2010), *op. cit.*, p. 32

10. Aristote, *Les Parties des animaux*, IV, 10, 686a28-29, *op. cit.*, p. 1517

11. *Ibid.*, 686a29-30, p. 1517

12. Platon, *Timée*, 90a-b, *op. cit.*, p. 2048

13. *Ibid.*, 90a-b, *op. cit.*, p. 2048

14. *Ibid.*, 90a, *op. cit.*, p. 2048

l'activité appropriée à sa nature divine, à savoir la contemplation du ciel¹⁵ 17. Dans la perspective platonicienne, les deux pieds humains sont conçus comme un véhicule au service de la tête : ils permettent de transporter « au sommet de nous ce qu'il y a de plus divin et de plus sacré en nous »¹⁸.

L'interprétation métaphysique de la station droite, conçue comme la prérogative d'une créature divine, devient peu à peu un *topos*, à travers la reprise du motif platonicien du regard tourné vers le ciel. Dans les *Mémoires* (vers 370 avant J.-C.), Xénophon, disciple de Socrate, affirme ainsi que les dieux « ont créé l'homme seul droit entre tous les animaux », ce qui lui permet de « porter plus loin sa vue, de mieux contempler les objets qui sont au-dessus de lui, et d'être moins exposé aux dangers »¹⁹. On retrouve cette interprétation dans la doctrine stoïcienne exposée par Cicéron dans son traité *Des lois* (52 avant J.-C.) : « tandis qu'elle avait courbé les autres animaux vers leur pâture, [la nature] a mis l'homme seul debout » et « l'a comme excité à regarder le ciel, sa première famille et son ancien domicile »²⁰. Mais c'est à un poète, Ovide, qu'il revient au début du premier siècle de figer la conception platonicienne de la station droite dans un *topos* qui traversera les siècles. On en trouve la formulation dans le mythe de Prométhée narré dans les *Métamorphoses* : « tandis que les autres animaux avaient la tête inclinée vers la terre, [Prométhée] donna à l'homme un visage tourné vers le haut [*os homini sublime dedit*] : il leur ordonna de contempler le ciel et de tourner vers les étoiles leurs visages redressés [*erectos vultus*] »²¹. Le motif du visage tourné vers le haut (« *os sublime* », selon la formule latine employée par Ovide) vient ramasser l'interprétation métaphysique de la station droite dans un cliché poétique dont Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, en 1859, se désole encore de la fascination qu'il exerce toujours sur les naturalistes²².

Le *topos* métaphysique de la station droite, symbolisé par le regard tourné vers le ciel, est aussi relayé par la théologie chrétienne dans une perspective anthropocentriste qui consacre dans la verticalité du corps humain la marque du divin et l'indice de sa supériorité sur les autres animaux²³. Cette lecture théologique de la station droite se signale par son interprétation téléologique de cette caractéristique physique, symbolisant les destins contrastés assignés à l'humain et à l'animal. Dans *L'ouvrage du Dieu créateur*, composé au début du IV^e siècle, Lactance écrit ainsi : « comme Dieu le destinait seul au ciel, au lieu qu'il destinait les autres à la terre, il ne lui a donné que deux pieds et l'a formé droit et élevé, afin qu'il regardât le lieu de son origine. Pour

15. Sur cette thématique, on pourra se reporter aux belles analyses développées par Kurt Bayertz sur les représentations de la station droite : voir Bayertz K. (2012) *Der aufrechte Gang. Eine Geschichte des anthropologischen Denkens*. La station droite constitue ainsi le support d'un dualisme massif entre la terre et le ciel, le bas et le haut, l'animal et le divin¹⁶. Ce dualisme inhérent au cosmos platonicien se traduit dans la verticalité du corps humain, comme microcosme polarisé par l'opposition des pieds et de la tête. Cette hiérarchisation des parties du corps humain se trouve exprimée dans le récit de fabrication que nous en propose le *Timée*, qui explique « comment et pourquoi des jambes et des bras nous ont poussé à tous »

17. *Ibid.*, 45a, *op. cit.*, p. 2003

18. *Ibid.*, 45a, *op. cit.*, p. 2003

19. Xénophon, *Mémoires*, tome I, livre I, chapitre IV, 11, trad. Louis-André Dorion, Paris, Belles Lettres, 2000, p. 37

20. Cicéron, *Traité des lois*, I, IX, 27, trad. Georges de Plinval, Paris, Belles Lettres, 1968, p. 15. On se référera à Bayertz K. (2012), *op. cit.*, pour une analyse exhaustive des reprises philosophiques de ce motif.

21. Ovide, *Métamorphoses*, I, 83-85, trad. Joseph Chamonard, Paris, GF, 1966, p. 43

22. Geoffroy Saint-Hilaire, Isidore (1859), *Histoire naturelle générale des règnes organiques*, tome II, Paris, Victor Masson, p. 192

23. On trouvera chez Bayertz K. (2012), *op. cit.* et Stoczkowski W. (1995), *op. cit.*, un ensemble de références bibliographiques attestant des nombreuses reprises théologiques de ce motif.

les autres animaux, qui n'ont rien que de terrestre et de mortel, il les a abaissés vers la terre, afin qu'ils ne fissent rien autre chose que d'y chercher de quoi vivre »²⁴. La différence anthropologique signifiée par la station droite s'exprime également au IV^e siècle chez Grégoire de Nysse : « la stature de l'homme est droite, tendue vers le ciel et regardant en haut. Cette attitude le rend apte au commandement et signifie son pouvoir royal. Si seul parmi les êtres l'homme est ainsi fait, tandis que le corps de tous les autres animaux est penché vers le sol, c'est pour indiquer clairement la différence de dignité qu'il y a entre les êtres courbés sous le pouvoir de l'homme et cette puissance placée au-dessus d'eux »²⁵. Boèce encore, dans *La consolation de la philosophie*, souligne au VI^e siècle que « l'homme seul vers le ciel lève son front hardi, et debout, le corps droit, dans sa démarche altière, du haut de son dédain il regarde la terre »²⁶. Au XIII^e siècle, Thomas d'Aquin, dans la *Somme théologique*, ne manque pas de commenter la citation de l'*Ecclésiaste* selon laquelle « Dieu a fait l'homme droit »²⁷ et expose quatre arguments visant à démontrer la convenance de la station droite à la nature essentielle de l'humain : la station droite rend possible la connaissance (debout, l'humain peut « librement connaître de tous côtés les objets des sens, les choses célestes et les choses terrestres, pour recueillir en tout cela la vérité intelligible »²⁸), elle favorise les opérations des sens internes²⁹ (« du fait que le cerveau, dans lequel elles trouvent en quelque sorte leur accomplissement, n'est pas opprimé, mais se trouve élevé au-dessus des autres parties du corps »³⁰), elle libère les deux mains et permet l'usage de la parole³¹

On découvre donc sous la plume des philosophes et des théologiens une conception métaphysique de la station droite consistant à référer cette caractéristique physique à l'essence divine de l'être humain. Pourtant, on y repère aussi les éléments fondamentaux d'une structure interprétative appelée à survivre à son ancrage métaphysique, faisant de la station droite le propre de l'humain, l'indice de son origine et la condition de possibilité de toutes les autres caractéristiques anthropologiques. Le concept de « survivance structurale » a été développé par Stoczkowski pour rendre compte de la continuité de l'association entre bipédie et humanité à travers les siècles³². En identifiant dans cette association une « structure de la pensée naturaliste », l'auteur revendique une approche structuraliste de l'anthropologie, qui le conduit à mettre en évidence l'invariance d'un schème interprétatif fondé sur un système d'oppositions binaires entre humanité et animalité. Si la résurgence de l'équivalence entre « bipède » et « humain » sera au cœur de notre étude, la démarche épistémologique adoptée ici se distancie toutefois de l'analyse structuraliste conduite par Stoczkowski : nous nous attacherons à faire apparaître l'ampleur des déplacements et des ruptures présidant à ces résurgences, à travers lesquelles les interprétations de la station droite, liées à un concept philosophique d'humain, se déporteront vers les interprétations de la

24. Lactance, *De Opificio Dei (L'ouvrage de Dieu)*, VIII, 2, trad. Béatrice Bakhouché et Sabine Luciani, Turnhout, Brepols, 2009, p. 14

25. Grégoire de Nysse, *Traité de la création de l'homme*, VIII, 144b, trad. Jean Laplace, Paris, Cerf, 2002, p. 106

26. Boèce, *La consolation de la philosophie*, livre V, 5, 10-11, trad. Jean-Yves Guillaumin, Paris, Belles Lettres, 2002, p. 140.

27. Thomas d'Aquin, *Somme théologique*, I, 1, question 91, article 3, Paris, Cerf, 2000, p. 884

28. *Ibid.*, p. 884

29. Les sens internes désignent des facultés cognitives telles que l'imagination ou la mémoire, qui jouent un rôle intermédiaire entre les sens externes et l'intellect.

30. *Ibid.*, p. 885

31. *Ibid.*, p. 885

32. Stoczkowski, W. (1995), *op. cit.*, p. 40

bipédie, liées à un concept biologique d'humain. Deux précautions méthodologiques s'imposent en effet. En premier lieu, la prise en compte des discontinuités épistémologiques est nécessaire pour restituer la diversité des problèmes posés par la caractéristion anatomique de l'humain, qui varient selon les époques, les contextes et les disciplines dans lesquels ils ont été abordés. Nous nous refusons donc à pointer les résurgences d'une métaphysique de la station droite dans l'histoire des sciences, car une telle approche reviendrait précisément à nier la dimension historique des divers problèmes successivement posés par cette caractéristique. A l'inverse, nous serons également amenés à discuter la lecture proposée par Bayertz dans son exploration historique des représentations de la verticalité humaine. Cet auteur considère en effet que la métaphysique de la station droite a déserté la pensée anthropologique dès lors que le cosmos antique s'est effondré, pour ne subsister dans la modernité que sous une forme métaphorique, dans laquelle ce n'est plus la supériorité, mais la vulnérabilité de l'humain qui se trouve exprimée. En vis-à-vis de ces deux interprétations, notre analyse ne s'attache ni à retracer la survivance d'une structure invariante, ni à célébrer la dissolution du propre de l'humain : elle s'intéresse aux différentes manières dont a été remise en jeu, dans diverses configurations épistémologiques, l'équivalence entre « bipède » et « humain ».

En second lieu, l'exposition du *topos* de la station droite est à nos yeux loin d'épuiser le problème philosophique ouvert par cette caractéristique anthropologique. En-deçà de l'interprétation métaphysique de la verticalité humaine, dont les ressorts principaux ont été exposés, la station droite fait également l'objet d'une réflexion d'ordre physique, qu'il convient de prendre au sérieux pour en interroger positivement les apports. En effet, si la station droite constitue un « signe naturel »³³, selon la formule utilisée par Bayertz pour désigner son statut d'indice physique porteur d'une signification métaphysique, et si le traitement réservé à cette caractéristique dans la tradition philosophique relève d'emblée d'une « pensée naturaliste », comme le soutient Stoczkowski³⁴, alors il convient de s'intéresser à la nature physique de ce signe : pour cela, nous allons analyser la méthodologie du traitement naturaliste dont la station droite fait l'objet chez le philosophe antique qui s'y est le plus intéressé – Aristote. Ainsi, nous entendons faire apparaître la richesse et la consistance propres à cette approche naturaliste, mais aussi interroger le type de naturalisme impliqué par la démarche aristotélécienne. En effet, au motif que la station droite relève de la caractérisation anatomique de l'humain, son traitement ne saurait impliquer un naturalisme univoque et invariant : nous verrons au contraire que le naturalisme aristotélécien, fondé sur des principes métaphysiques, n'entraîne aucunement la naturalisation de la station droite.

1.1.2 La station droite entre physique et métaphysique.

« Seul parmi les animaux [l'humain] a la station droite, du fait que sa nature [*physis*] et sa substance [*ousia*] sont divines »³⁵. Cette déclaration d'Aristote a été citée précédemment comme un énoncé emblématique du traitement métaphysique de la station droite. Pourtant, le philosophe ne démontre pas seulement que l'humain est métaphysiquement destiné à la station droite, du fait de sa substance [*ousia*] : il démontre aussi que l'humain est physiquement destiné à se tenir droit, du fait de sa nature [*physis*]. Il n'est pas question ici de prêter à l'aristotélisme un dualisme entre

33. Bayertz K. (2012), *op. cit.*, p. 56

34. Stoczkowski, W. (1995), *op. cit.*

35. Aristote, *Les Parties des animaux*, IV, 10, 686a27-28, *op. cit.*, p. 1517

physique et métaphysique qui lui est étranger, puisque la physique aristotélicienne est tout entière fondée sur des principes métaphysiques. Il s'agit bien plutôt de faire droit à l'étude physique de la station droite développée dans le cadre des traités zoologiques, qui conduit le philosophe à développer une analyse fonctionnelle de l'anatomie humaine. La lecture proposée ici s'inscrit dans la perspective du « tournant biologique » initié par Pierre Pellegrin au début des années 1980 : tout en reconnaissant que « la zoologie aristotélicienne est *essentiellement métaphysique* », cette lecture suppose que sa solidité et son autonomie lui confèrent « une postérité *proprement scientifique* indépendamment de son armature métaphysique »³⁶. Bien que le traitement aristotélicien de la station droite soit fondé sur des principes métaphysiques, il est possible et même légitime d'identifier des éléments d'anthropologie physique qui ont une postérité, puisqu'ils inaugurent une approche fonctionnelle de la station droite qui constitue une tradition interprétative fondamentale en anatomie.

L'interprétation fonctionnelle de la station droite humaine s'inscrit dans le projet général de la zoologie aristotélicienne. Celle-ci ne vise pas seulement à décrire les animaux, ni à les classer au sens strict, mais à donner une explication causale de leurs caractéristiques. Plus précisément, il s'agit de déterminer les causes des parties des animaux en mettant en évidence les fonctions qu'elles exercent. La zoologie aristotélicienne se présente ainsi, selon la formule de Pierre Pellegrin, comme une « moriologie étiologique »³⁷, une science des parties qui en expose les causes. Il s'agit donc, pour le sujet qui nous intéresse, d'expliquer les causes pour lesquelles l'humain a deux pieds et se tient droit. Pour cela, Aristote met en évidence deux types de causalité, l'une finaliste (cause formelle et finale), l'autre mécaniste (cause matérielle et motrice).

D'une part, la station droite apparaît comme la cause finale de la bipédie : c'est parce qu'il se tient droit que l'humain a deux pieds, et non pas parce qu'il a deux pieds qu'il se tient droit. « L'animal qui a à marcher debout a nécessairement deux pieds »³⁸, note Aristote dans la *Locomotion des animaux*. Il considère de la même manière que c'est parce qu'il est le plus intelligent des animaux que l'être humain a des mains, et non pas parce qu'il a des mains qu'il est le plus intelligent, comme le soutenait Anaxagore³⁹. La dimension téléologique de la zoologie aristotélicienne se traduit dans cette interprétation par les causes finales, comme en témoigne l'explication de la raison pour laquelle l'oiseau, tout bipède qu'il est, ne possède pas la station droite : « l'oiseau ne peut pas se tenir debout⁴⁰ à la manière dont l'homme le fait »⁴¹, car s'il le pouvait, il n'aurait pas d'ailes. « Le développement de leurs ailes leur est en effet utile, étant donné le corps qu'ils ont, alors qu'il ne serait d'aucune utilité s'ils se tenaient droits »⁴², explique Aristote.

A cette explication finaliste de la station droite s'articule toutefois une explication mécaniste de la structure anatomique qui lui est associée, conduisant le philosophe à examiner les causes pour lesquelles l'humain est physiquement destiné à se tenir droit. La bipédie apparaît ainsi comme la cause matérielle de la station droite, relevant du type de « nécessité » que l'exposé méthodolo-

36. Pellegrin, Pierre (1982), *La classification des animaux chez Aristote. Statut de la biologie et unité de l'aristotélisme*. Paris, Belles Lettres, pp 25-26

37. *Ibid.*, p. 189

38. Aristote, *La locomotion des animaux*, 11, 710b6, *op. cit.*, p. 1566. Le terme grec utilisé est toujours *orthos*.

39. Aristote, *Les Parties des animaux*, IV, 10, 687a8-11, *op. cit.*, p. 1518.

40. Le terme grec est toujours *orthos*

41. Aristote, *La locomotion des animaux*, 11, 710b31-32, *op. cit.*, p. 1566-1567

42. *Ibid.*, 11, 710b32-711a2, *op. cit.*, p. 1567

gique ouvrant les *Parties des animaux* qualifie d'« hypothétique »⁴³ : la nécessité hypothétique relève de ce qui doit être en fonction de certaines contraintes matérielles. Voilà pourquoi Aristote souligne que « l'animal qui a à marcher debout a nécessairement deux pieds »⁴⁴ et qu'il remarque, à l'inverse, que les oiseaux ont une « aptitude à la station droite – puisqu'ils sont bipèdes »⁴⁵. La bipédie est hypothétiquement nécessaire pour que la station droite soit possible. L'approche fonctionnelle de l'anatomie humaine consiste à étudier les conditions nécessaires à l'exercice de cette fonction locomotrice qu'est la marche bipède en station droite. Cette approche fonctionnelle engage l'identification d'une série de caractéristiques physiques uniquement humaines en rapport avec le maintien de l'équilibre du corps. Ainsi, les proportions du corps humain sont fonctionnellement déterminées par la finalité de la station droite. Si « l'homme, qui est le seul animal à se tenir droit, a les jambes les plus longues et les plus fortes, à proportion du haut du corps, parmi tous les animaux pourvus de pieds »⁴⁶, c'est parce que, chez tout animal bipède, « les parties supérieures de son corps sont plus légères et les parties inférieures plus lourdes que celles-ci »⁴⁷ : c'est la condition pour qu'il puisse « se porter lui-même aisément »⁴⁸. Au contraire, bien que les singes soient qualifiés d'« anthropomorphes »⁴⁹, notamment parce qu'ils plient leurs bras et leurs jambes comme les humains, ils se rapprochent des quadrupèdes par les proportions de leur corps, en ayant les membres supérieurs plus grands que membres inférieurs⁵⁰. De plus, les pieds du singe « lui sont propres, car ils sont comme de grandes mains »⁵¹ : pour ces deux raisons, « il passe la plupart de son temps à quatre pattes plutôt que droit »⁵². Cette approche par les causes matérielles conduit également à identifier des caractéristiques anatomiques propres à l'humain qui sont fonctionnellement nécessaires à la station droite. Le Stagirite s'emploie en effet à expliquer pourquoi seul l'humain a des fesses, des cuisses et des mollets charnus⁵³ : « pour que, donc, il puisse porter facilement ses parties hautes, qui sont légères, la nature, enlevant ce qui est corporel des parties hautes, a ajouté du poids aux parties basses »⁵⁴. Aristote reconnaît d'ailleurs une double fonction aux fesses, qui équilibrent le poids du corps mais servent aussi au repos. En effet, « pour les humains il n'est pas facile de garder longtemps la station droite et leur corps a besoin de se reposer en s'asseyant »⁵⁵. Dans le chapitre 2, nous verrons que l'équilibre du corps et la fatigue occasionnée par la station droite constituent deux questions traitées dans le cadre de l'anatomie fonctionnelle développée par Cuvier et Lamarck.

La caractérisation physique de l'humain par la station droite exposée par Aristote intéresse notre analyse à un deuxième titre : elle mobilise une approche naturaliste de l'humain, consistant à caractériser l'humain à partir de ses caractéristiques anatomiques. Or, la nature (physique) et l'essence (métaphysique), loin de s'opposer, coïncident. C'est pourquoi il faut préciser le type

43. Aristote, *Les Parties des animaux*, I, 1, 642a9, *op. cit.*, p. 1425

44. Aristote, *La locomotion des animaux*, 11, 710b6, *op. cit.*, p. 1566. Le terme grec utilisé est toujours *orthos*.

45. *Ibid.*, 11, 710b21-22, *op. cit.*, p. 1566

46. *Ibid.*, 11, 710b9-12, *op. cit.*, p. 1566. Voir également *Histoire des animaux*, V, 1, 539a15-16, p. 1233, où l'humain est distingué comme le seul bipède vivipare

47. Aristote, *La locomotion des animaux*, 11, 710b7, *op. cit.*, p. 1566

48. *Ibid.*, 11, 710b9, *op. cit.*, p. 1566

49. Aristote, *Histoire des animaux*, II, 8, 502a24, *op. cit.*, p. 1162

50. *Ibid.*, II, 8, 502b14-15, *op. cit.*, p. 1163

51. *Ibid.*, II, 8, 502b5, *op. cit.*, p. 1163

52. *Ibid.*, II, 8, 502b21, *op. cit.*, p. 1163

53. Aristote, *Parties des animaux*, IV, 10, 689b14, *op. cit.*, p. 1522

54. *Ibid.*, IV, 10, 689b11-13, *op. cit.*, p. 1522

55. *Ibid.*, IV, 10, 689b19-20, *op. cit.*, p. 1522

de naturalisme dont le traitement aristotélicien de la station droite est emblématique. Nous reprendrons la catégorie du « naturalisme essentialiste » définie par Francis Wolff, qui caractérise « l'homme antique » comme « une substance d'emblée naturelle, dont la *naturalité*, se confondant avec l'essence, le différencie suffisamment des autres *zôa* » [animaux ou vivants]⁵⁶. La station droite est l'illustration par excellence de cette unité indissoluble entre nature physique et essence métaphysique en laquelle consiste ce naturalisme essentialiste. En effet, la station droite constitue pour Aristote la structure anatomique la plus conforme à la nature : parce qu'il est le seul animal à se tenir droit, seul l'humain « a ses parties naturelles disposées selon la nature [*ta phusei moria kata phusin*], c'est-à-dire que le haut pour lui est dirigé vers le haut de l'univers [*to holon*] »⁵⁷. L'explication naturaliste de la station droite est donc inséparable des principes métaphysiques qui régissent la physique aristotélicienne et impliquent des déterminations absolues et hiérarchisées telles que le haut et le bas, le léger et le lourd. Par exemple, si la station droite est requise pour que l'humain puisse exercer la fonction appropriée à sa nature et à son essence divine (connaître et penser), c'est parce que cela « n'est pas facile si une grande partie du corps pèse sur le dessus, car le poids rend la pensée et le sens commun difficiles à mouvoir »⁵⁸. D'où la curieuse hypothèse d'une station droite originellement commune à tous les animaux terrestres, puis perdue chez ceux qui ont l'âme trop pesante : « de tels animaux sont devenus quadrupèdes parce que leur âme ne peut pas supporter leur poids »⁵⁹.

Cette analogie naturelle entre la structure du corps humain et celle de l'univers implique une perspective qui est à la fois anthropocentriste et anthropomorphiste, comme le souligne Francis Wolff⁶⁰. La zoologie aristotélicienne est en effet rigoureusement anthropocentriste, puisque l'humain occupe une place centrale dans la hiérarchie du vivant : il est situé entre les autres animaux et les dieux⁶¹. Mais cette zoologie est non moins rigoureusement anthropomorphiste : parce que l'humain est « l'animal le plus conforme à la nature »⁶², comme en atteste sa station droite, il constitue un animal paradigmatique, utilisé comme modèle pour l'étude du vivant. Dans ce premier paradigme naturaliste de la station droite, la nature (*physis*) et l'essence (*ousia*) de l'humain coïncident, de même que sa forme extérieure immédiatement visible (*morphè*) et l'espèce qui constitue sa forme propre (*eidos*) se recoupent. Il peut bien exister des natures ou des morphologies mixtes ou intermédiaires : ainsi en va-t-il comme des singes, dont la « nature [*physis*] (...) participe de celle de l'être humain et de celle des quadrupèdes »⁶³ ; en effet, « le singe, du fait que sa forme [*morphè*] à la fois ne participe d'aucun des deux et participe des deux, n'a ni queue ni hanches, en tant que bipède pour la queue, en tant que quadrupède pour les hanches »⁶⁴. Pourtant, ces morphologies intermédiaires ne sauraient causer de réel trouble dans la classification aristotélicienne, où chaque espèce est définie par sa forme propre. « Il est impossible qu'une forme [*eidos*] une et indivisible de la substance appartienne à des êtres qui

56. Wolff, F. (2010), *op. cit.*, p. 177

57. Aristote, *Les Parties des animaux*, II, 10, 656a11-13, *op. cit.*, p. 1455 ; voir également *Histoire des animaux*, I, 15, 494a27-29, *op. cit.*, p. 1146 : « c'est principalement chez l'être humain, comparé aux autres animaux, que le haut et le bas se définissent par rapport aux lieux naturels. Son haut et son bas, en effet, sont disposés selon l'ordre du haut et du bas de l'univers »

58. Aristote, *Les Parties des animaux*, 686a30-33, *op. cit.*, p. 1517

59. *Ibid.*, 686b1-2, *op. cit.*, p. 1517

60. Wolff F. (2010), *op. cit.*, p. 43

61. *Ibid.*, p. 41

62. Aristote, *La locomotion des animaux*, 4, 706a20, *op. cit.*, p. 1558

63. Aristote, *Histoire des animaux*, II, 8, 502a17, *op. cit.*, p. 1162

64. Aristote, *Les Parties des animaux*, 689b31-34, *op. cit.*, p. 1523

diffèrent par la forme »⁶⁵ : en effet, ajoute Aristote, « toujours il y a une différence (par exemple de l'oiseau à l'humain, car chez eux la bipédie est autre et plus précisément différente par la forme) »⁶⁶, puisqu'elle est dans un cas assortie de la station droite et dans l'autre non. Pour notre analyse, le traitement aristotélicien de la station droite s'avère donc précieux à un double titre. D'une part, il inaugure une tradition d'interprétation fonctionnelle de l'anatomie humaine, fondée sur l'adéquation de la structure à la fonction posturale et locomotrice qu'elle permet d'exercer, dont la conséquence est la mise en évidence de l'unicité fonctionnelle propre à chaque forme. D'autre part, le naturalisme essentialiste qui caractérise l'approche aristotélicienne définit un idéal épistémologique dans lequel la station droite exprime la coïncidence de la nature et de l'essence, aussi bien que de la forme et de l'espèce.

1.1.3 La définition paradigmatique de l'humain comme animal bipède.

Il existe encore une troisième raison légitimant la place privilégiée réservée ici à la philosophie aristotélicienne. On trouve en effet une trentaine d'occurrences du terme « bipède », disséminées dans six des quatorze livres venant « après la physique », ou traitant de ce qui est « au-delà de la physique » – selon les deux acceptations du titre de *Métaphysique* accordé à ces traités d'Aristote. Alors que le philosophe, dans ses traités zoologiques, distinguait si soigneusement la bipédie de la station droite, il utilise ici à de multiples reprises la définition de l'humain comme animal bipède. Quel crédit faut-il accorder à cette définition de l'humain par la bipédie ? Il ne s'agit certainement là que d'une simple hypothèse de travail, posée en ces termes au début du raisonnement : « si « être humain » signifie une seule chose, admettons que ce soit « animal bipède »⁶⁷. La bipédie n'est donc ici qu'un exemple, dont rien n'indique qu'elle constitue réellement pour Aristote un critère de définition de l'humain. Ainsi, lorsqu'il déclare que « ce dont nous affirmons que l'énoncé est une définition est une chose une, par exemple la définition de l'être humain : animal bipède »⁶⁸, il ajoute aussitôt : « admettons en effet que ce soit la définition de l'humain »⁶⁹. La bipédie ne saurait réellement définir l'humain, pour la raison exposée précédemment qu'elle ne lui est pas propre. Le fait d'être bipède relèverait plutôt de « l'accident », dont Aristote concède toutefois qu'il peut toujours, dans certaines circonstances, être considérée comme un « propre relatif »⁷⁰ : ainsi la bipédie est-elle propre à l'humain relativement au cheval ou au chien, qui sont quadrupèdes, mais non pas absolument, par exemple si on compare l'humain à l'oiseau.

La définition de l'humain comme animal bipède est en effet utilisée comme exemple paradigmatique de la définition aristotélicienne, fondée sur la notion de différence spécifique : « des deux termes, l'un est la différence, l'autre le genre, par exemple dans l'énoncé « animal bipède », « animal » est le genre, l'autre terme la différence », explique Aristote⁷¹. La définition de l'humain comme animal bipède ne reçoit qu'une valeur illustrative, même si du point de vue de sa forme logique, un tel énoncé constitue bien une authentique définition, c'est-à-dire « l'énoncé qui résulte

65. Aristote, *Les Parties des animaux*, I, 3, 643a1-3, *op. cit.*, p. 1427

66. *Ibid.*, I, 3, 643a3-4, *op. cit.*, p. 1427

67. Aristote, *Métaphysique*, Livre Gamma, 1006a31-32, *op. cit.*, p. 1787

68. *Ibid.*, Livre Zêta, 1037b11-12, *op. cit.*, p. 1851

69. *Ibid.*, Livre Zêta, 1037b14, *op. cit.*, p. 1851

70. Aristote, *Topiques*, I, 5, 102a27, *op. cit.*, p. 302

71. Aristote, *Métaphysique*, Livre Zêta, 1038a4-5, *op. cit.*, p. 1852

des différences »⁷² – plus précisément encore, qui résulte de la division de « la différence de la différence »⁷³, jusqu'à l'identification de la différence dernière, qui « sera la forme et la substance »⁷⁴. Par exemple, poursuit Aristote, « "pourvu de pieds" est une différence de l'animal ; de nouveau, il faut savoir la différence de l'animal pourvu de pieds en tant qu'il est pourvu de pieds »⁷⁵, et donc diviser la différence de la différence en "pied fendu et pied non fendu" »⁷⁶. On obtiendra ainsi « autant de formes de pied que de différences et les animaux pourvus de pieds seront égaux en nombre aux différences »⁷⁷. C'est effectivement ce modèle de division par la forme du pied qui sera retenu par les naturalistes jusqu'à la fin du XVIIe siècle.

Or, si la définition de l'humain comme bipède n'est qu'un exemple, cette interrogation extra-zoologique sur la problématique de la définition sort-elle du cadre de notre enquête ? Bien au contraire, cette problématique de la définition de l'humain par la bipédie est susceptible de livrer des ressources précieuses pour la suite de l'analyse, puisque nous montrerons que la structure de cette définition constitue un principe d'interprétation en paléanthropologie. L'usage aristotélien du concept de bipédie, mobilisé pour illustrer l'exigence d'unité de la définition, reçoit ainsi une valeur particulière pour notre analyse. Dans le livre Gamma de la *Métaphysique*, Aristote explique en effet qu'un nom ne saurait avoir toutes les significations en même temps. Un nom a une seule signification, qui exprime la substance (ou l'essence) de la chose qu'on cherche à signifier : « il y a [...] une seule chose qui est signifiée et c'est la substance de quelque chose ; or signifier la substance est signifier que l'être de cette chose n'est pas autre »⁷⁸. La bipédie est précisément avancée comme exemple de l'unique signification de ce que désigne l'humain. « Voici ce que j'entends par « signifier une seule chose » : si « animal bipède » est un humain, toutes les fois que quelque chose est un humain, « animal bipède » sera l'être de l'humain »⁷⁹. La suite de notre réflexion ne nous conduira certes pas à démontrer que les paléanthropologues mobilisent à leur insu le concept aristotélien de substance. Nous verrons toutefois que la structure de leur raisonnement présente de troublantes affinités avec celui qu'expose ici le Stagirite.

La bipédie est en effet utilisée par Aristote pour illustrer la signification de ce qu'est l'humain : « s'il est vrai de dire que quelque chose est un humain, il est nécessaire que ce soit un animal bipède (puisque, disions-nous, c'est ce que signifie « être humain ») ; et si cela est nécessaire, il n'est pas possible qu'il ne soit pas alors un animal bipède »⁸⁰. Cette réflexion est d'une importance capitale au regard de l'usage du critère de la bipédie dans l'interprétation des fossiles d'homininés, exposé dans les chapitres 3 à 7. Nous montrerons en effet que la paléanthropologie consacre l'humain comme signification de la bipédie, tandis qu'Aristote fait de la bipédie la signification de l'humain, affirmant ainsi : « l'homme est bipède, de sorte que ce qui est identique à l'homme est également bipède »⁸¹. Il reviendra à la suite de l'analyse d'interpréter le sens de ce renversement, en interrogeant l'éventualité d'une définition essentialiste de l'humain par la bipédie en paléanthropologie.

72. *Ibid.*, 1038a9, *op. cit.*, p. 1852

73. *Ibid.*, 1038a10, *op. cit.*, p. 1852

74. *Ibid.*, 1038a25-26, *op. cit.*, p. 1852

75. *Ibid.*, 1038a10-11, *op. cit.*, p. 1852

76. *Ibid.*, 1038a14, *op. cit.*, p. 1852

77. *Ibid.*, 1038a17-19, *op. cit.*, p. 1852

78. *Ibid.*, Livre Gamma, 1007a26-27 31, *op. cit.*, p. 1788

79. Aristote, *Métaphysique*, Livre Gamma, 1006a32-34, *op. cit.*, p. 1787

80. *Ibid.*, 1006b29-33, *op. cit.*, p. 1788

81. Aristote, *Topiques*, VI, 3, 140b34, *op. cit.*, p. 397

1.2 Le vacillement de la différence anthropologique

1.2.1 Humains quadrupèdes et singes bipèdes

La définition naturaliste de l'humain par la station droite tient-elle encore sans les principes métaphysiques qui la supportent ? A partir du XVI^e siècle, cette métaphysique anthropocentriste, consistant à concevoir la station droite comme l'expression d'une différence d'essence entre l'humain et les autres animaux, se trouve ébranlée par le traitement ironique que lui réservent les tenants d'un scepticisme matérialiste. Montaigne est le premier à utiliser contre la station droite l'arme de l'ironie. En 1573, dans l'*Apologie de Raymond Sebond*, le philosophe propose une relecture critique de la *Théologie naturelle* de l'humaniste catalan Raymond Sebond. Dans cet ouvrage, l'humain au regard tourné vers le ciel, dépeint comme la créature souveraine de la création, se trouvait encore une fois opposé aux animaux, le regard rivé à la terre. Commentant les fameux vers des *Métamorphoses* d'Ovide, Montaigne oppose au *topos* du visage tourné vers le haut des contre-exemples empiriques suggérant que l'humain n'est pas le seul animal à se tenir droit, ni même celui qui se tient le plus droit : « cette prérogative que les Poètes font valoir de notre stature droite, regardant vers le ciel son origine [...] est vraiment poétique : car il y a plusieurs bestioles, qui ont la vue renversée tout à fait vers le ciel : et l'encolure des chameaux, et des autruches, je la trouve encore plus relevée et droite que la nôtre »⁸². Bien des animaux encore, poursuit-il, ont « la face au haut » et « regardent vis-à-vis, comme nous » : ainsi, ils « découvrent en leur juste posture autant du ciel et de la terre que l'homme »⁸³. En appliquant à la station droite la démarche comparative qui servait chez Aristote à disqualifier la bipédie comme propre de l'humain, Montaigne discrédite la conception anthropocentriste de la station droite comme indice de la supériorité humaine : celle-ci apparaît ici comme la posture de « la plus calamiteuse et fragile de toutes les créatures » et pourtant « la plus orgueilleuse »⁸⁴.

Cette déstabilisation du *topos* de la station droite par son renversement ironique marque également l'*Histoire comique des Etats et Empires de la Lune et du Soleil*, publiée par Savinien Cyrano de Bergerac en 1657. Dans la lignée de Montaigne, ce libre-penseur fait de la conception anthropocentriste de la station droite l'un des ressorts comiques de cette fiction relatant le voyage sur la Lune du narrateur. La stratégie consiste ici à décentrer le point de vue porté sur la caractéristique anthropologique : en découvrant les habitants de la Lune, le narrateur s'étonne en effet « de n'en rencontrer pas un qui ne marchât à quatre pattes »⁸⁵. Sur cette planète, c'est la quadrupédie qui constitue l'emblème de la différence anthropologique et l'apanage de l'humanité. Bipède parmi les quadrupèdes, le narrateur se retrouve dans la position d'un monstre, jugé par les esprits philosophiques les plus éclairés de la Lune : « ils conclurent tous d'une commune voix que je n'étais pas un homme, mais possible quelque espèce d'autruche, puisque je portais comme elle la tête droite, que je marchais sur deux pieds »⁸⁶ – les habitants quadrupèdes de la Lune se révèlent ici fins lecteurs de Montaigne. Comme ce dernier, Cyrano met en avant la précarité de la bipédie par rapport à la quadrupédie : « nous autres marchons à quatre pieds, car Dieu ne voulut

82. Montaigne, *Apologie de Raymond Sebond*, in *Essais*, II, 12, Paris, Pléiade, 2007, 2080 p., p. 509

83. *Ibid.*, p. 509

84. *Ibid.*, p. 474

85. Savinien Cyrano de Bergerac (1657), *Histoire comique des Etats et Empires de la Lune et du Soleil*, Paris, Adolphe Delahays, 1858, p. 50

86. *Ibid.*, p. 78

pas fier d'une chose si précieuse à une moins ferme assiette, et il eut peur qu'allant autrement, il n'arrivât malheur à l'homme ; c'est pourquoi il prit la peine de l'asseoir sur quatre piliers, afin qu'il ne pût tomber »⁸⁷, expliquent les habitants de la Lune. L'approche téléologique de la station droite est la cible principale de ce renversement de perspective : du point de vue des quadrupèdes, le *topos* du visage tourné vers le haut est interprété comme une « posture suppliante », attestant que les humains « se plaignent au Ciel de Celui qui les a créés »⁸⁸. Du reste, la quadrupédie se prête tout aussi bien à une interprétation téléologique, que les humains à quatre pattes énoncent ainsi : « nous autres, nous avons la tête penchée en bas, pour contempler les biens dont nous sommes seigneurs »⁸⁹. Voici donc la station droite sur deux pieds réduite à l'expression d'une métaphysique malheureuse et la quadrupédie érigée en emblème d'un matérialisme heureux.

Toutefois, c'est une arme plus ravageuse encore que l'ironie sceptique qui met à mal la caractéristique anthropologique que constituait jusqu'alors la station droite : l'épreuve des faits, lorsqu'est avérée, à partir du XVIIe siècle, l'existence de singes se tenant debout sur leurs deux pieds, mais aussi d'humains quadrupèdes, allant à quatre pattes comme des bêtes. Ces deux registres de faits ouvrent une période d'intense incertitude concernant le critère de la station droite, qui constituait jusqu'alors une ligne de démarcation indubitable, parce qu'évidente, entre humanité et animalité. Cette caractéristique anthropologique se trouve en effet doublement remise en question en étant confrontée à ces « créatures incertaines – d'autant plus incertaines que la quadrupédie des uns se révélera associée à une indéniable humanité, tandis que la bipédie attribuée aux autres se révèle, pour finir, la démarche d'un animal »⁹⁰, souligne Franck Tinland en 1968, dans *L'homme sauvage. Homo ferus et Homo sylvestris*. Car ce ne sont plus seulement les principes métaphysiques présidant à la conception de la station droite qui se trouvent menacés : c'est l'unicité naturelle de cette caractéristique physique qui est désormais mise en péril. Le critère de la station droite se trouve donc remis en question par ce qui en faisait jusqu'alors la force, à savoir sa naturalité.

En effet, les singes jusqu'alors inconnus dont les récits de voyageurs rapportent l'existence au XVIIe siècle ne sont pas seulement décrits comme des bipèdes s'avançant maladroitement sur leurs deux jambes : à en croire ces descriptions, ils possèdent, eux aussi, la station droite. Ainsi, en 1631, le médecin néerlandais Jacob Bontius représente le grand singe de Bornéo qu'il a lui-même observé en Indonésie comme un être hirsute se tenant droit sur ses deux pieds⁹¹. Les habitants de ce pays, rapporte-t-il, considèrent cette créature comme un animal hybride, né de l'union d'une femme et d'un singe, auquel ils donnent le nom d'« orang outan »⁹². Ce terme signifie en malais « l'homme de la forêt »⁹³ : traduite en latin, la formule donne naissance à *Homo sylvestris*, qui est l'une des deux formes marginales de cette humanité aux contours flous analysée par Franck Tinland. « L'homme de la forêt » est cet animal qui possède l'attribut distinctif de l'humanité qu'est la station droite, tout en étant dépourvu de la parole, tandis que « l'homme sauvage »,

87. *Ibid.*, p. 76

88. *Ibid.*, p. 77

89. *Ibid.*, p. 77

90. Tinland, F. (1968), *L'homme sauvage : Homo ferus et Homo sylvestris. De l'animal à l'homme*, Paris, L'Harmattan, 2e édition, 2003, p. 22

91. La description de Bontius a été publiée à titre posthume en 1658 : Bontius (de Bondt) J. (1658), *Historiae naturalis et medicae Indiae orientalis*, l. V, ch. 32, Amsterdam, Elzévir

92. Bontius, J. (1658), *op. cit.*, p. 484

93. Spencer, F. (1995). « *Pithekos* to *Pithecanthropus* : an abbreviated review of changing scientific views on the relationship of the anthropoid apes to *Homo* », in Corbey R.H.A., Theunissen B., *Ape, man, apeman : changing views since 1600*, Leiden, Leiden University, p.13-22.

dépourvu de la station droite, possède quant à lui l'attribut langagier.

La catégorie de l'orang-outan est reprise dans la description d'un chimpanzé d'Angola faite par l'anatomiste néerlandais Nicolaas Tulp en 1641. S'il donne à cet animal le nom de satyre indien (*Satyrus indicus*), l'illustration qu'il en propose porte la légende « *Homo sylvestris. Orang-outang* ». Ce chimpanzé « marchait souvent debout »⁹⁴, assure l'anatomiste, qui le caractérise toutefois comme un « quadrupède : mais d'apparence humaine [*ab humana specie*] »⁹⁵. La polysémie du terme latin *species* (correspondant au grec *eidos*), qui désigne à la fois la forme et l'espèce, apparaît ici dans toute son ambiguïté : la station droite prêtée à ce singe lui confère une forme humaine, puisque son allure, son apparence, sont bien celles d'un humain. Mais appartient-il pour autant à l'espèce humaine ? Tel est le problème posé par la station droite de ces singes qui seront bientôt qualifiés d'anthropomorphes, selon la catégorie définie par John Ray en 1693⁹⁶. Ce naturaliste a en effet introduit dans la classification des quadrupèdes un niveau supplémentaire de distinction : parmi les quadrupèdes dont le pied est de griffes au lieu de sabots, il identifie la catégorie des « Anthropomorphes » (*Anthropomorpha*), possédant cinq doigts séparés et des ongles.

La première dissection d'un singe anthropomorphe, en l'occurrence d'un jeune chimpanzé mort à Londres juste après son arrivée d'Angola, est due à l'anatomiste britannique Edward Tyson. Celui-ci publie en 1699 le compte-rendu de cette dissection, sous le titre : *Orang-Outang, sive Homo sylvestris, or the Anatomy of a Pygmie Compared with that of a Monkey, an Ape, and a Man* (*Orang-Outang, ou Homo sylvestris, ou l'Anatomie d'un Pygmée comparée avec celle d'un Singe, d'un Grand singe, et d'un Homme*)⁹⁷. Les caractères anatomiques de l'animal y sont comparés à ceux de l'humain, des grands singes (tels que les ont décrits Tulp et Bontius) et des singes (tels que les ont décrits Aristote, Galien ou encore Vésale). Tyson établit un tableau récapitulatif faisant état de quarante-huit traits anatomiques de ressemblance avec les humains et de trente-quatre caractères de différence avec les grands singes et les singes. Selon l'anatomiste, la partie qui diffère le plus de l'anatomie humaine est l'ilium⁹⁸, un os du bassin dont nous verrons qu'il joue un rôle fondamental dans l'interprétation des vestiges fossiles d'homininés. L'autre trait différentiel mis en avant par Tyson concerne la structure du pied qui, avec son orteil divergent, semble être celle d'une main⁹⁹ : le terme « quadrumane »¹⁰⁰, qu'il crée à cette occasion, sera consacré par la suite comme un critère de différenciation entre les êtres à quatre mains que sont les singes et les êtres à deux pieds et à deux mains que sont les humains.

Au premier rang des traits anthropomorphes reconnus au chimpanzé, Tyson note qu'il est « à tous égards conçu par la Nature pour marcher en se tenant droit »¹⁰¹. Si l'illustration qu'il donne de l'animal le figure debout (Figure ??), mais les jambes fléchies et appuyé sur un bâton, ce n'est, précise l'anatomiste, que le fait de son jeune âge et de sa maladie. Le fémur de ce

94. Tulp, Nicolaas (1641), *Observationes medicae*. l. III, ch 56, p. 285 : « quod multoties incederet erectus »

95. Tulp, Nicolaas (1641), *Ibid.*, p. 283-285 : « erat autem hic satyrus quadrupes, sed ab humana specie »

96. Ray, John (1693), *Synopsis Quadrupedum Animalium et Serpentina Generis*, Londres, Southwell

97. Tyson, Edward (1699), *Orang-Outang, sive Homo sylvestris : Or the Anatomy of a Pygmie Compared with that of a Monkey, an Ape, and a Man. To which is Added, a Philological Essay Concerning the Pygmies, the Cynocephali, the Satyrs, and Sphinges of the Ancients*, Londres, Bennett et Brown

98. *Ibid.*, p. 74

99. *Ibid.*, p. 95

100. *Ibid.*, p.13

101. *Ibid.*, p. 92 : « in all respects designed by Nature to walk erect »

chimpanzé, jugé identique à un fémur humain, conduit en effet Tyson à déclarer : « je n'ai vu aucune raison pour laquelle il ne pourrait pas marcher en se tenant droit ni s'asseoir. Notre pygmée faisait les deux »¹⁰². Pourtant, un fémur de chimpanzé possède de nombreuses différences anatomiques avec un fémur humain, des différences qui sont précisément utilisées aujourd'hui par les paléanthropologues dans l'interprétation des vestiges postcrâniens. Comment expliquer l'anthropomorphisme qui caractérise la description anatomique des singes dits anthropomorphes ? Tinland fournit un élément d'explication en suggérant que Tyson s'efforce de retrouver dans la structure anatomique du chimpanzé la confirmation du comportement de l'animal, tel que l'ont décrit les voyageurs qui l'ont rapporté d'Angola. Or, ces animaux sont souvent dressés, sur les bateaux qui les rapportent en Europe, à imiter le comportement humain : on apprend à ces singes à marcher en se redressant sur leurs deux pieds¹⁰³.

Ce mélange de traits semblables et dissemblables aux traits anatomiques humains conduit Tyson à considérer le chimpanzé comme « un lien intermédiaire » : « dans la chaîne de la création, c'est comme lien intermédiaire entre un grand singe et l'homme que je placerais notre pygmée »¹⁰⁴. Faut-il dès lors voir en *Homo sylvestris* une préfiguration de l'homme-singe que viendra incarner près de deux siècles plus tard le pithécantrophe ? Une telle lecture serait anachronique et inattentive au cadre épistémologique dans lequel s'inscrit la description anatomique de Tyson : il se situe en effet explicitement dans la perspective de la *scala naturae* héritée d'Aristote, dont il cite l'*Histoire des animaux* pour se référer à la représentation du singe comme forme intermédiaire entre bipèdes et quadrupèdes¹⁰⁵. L'anatomiste est du reste convaincu que la créature qu'il a disséquée n'est pas humaine, à la fois en raison de la « conformation du corps » et de son « âme sensitive ou brutale »¹⁰⁶. Pourtant, il faut aussi reconnaître que la description de Tyson amorce le passage de la représentation aristotélicienne d'une échelle hiérarchisée des êtres naturels à la représentation d'une gradation continue de l'humain à l'animal¹⁰⁷ : « des minéraux aux plantes ; des plantes aux animaux ; et des animaux, aux hommes ; la transition est si graduelle, qu'il apparaît une très grande similitude entre les plantes inférieures et entre certains minéraux, comme entre le rang le plus inférieur des hommes et l'espèce la plus haute des animaux »¹⁰⁸. La description d'*Homo sylvestris* est ainsi emblématique d'une épistémologie aristotélicienne confrontée à ses propres limites par une créature dont la forme du corps ne coïncide plus avec l'espèce logique, comme l'atteste la conclusion éminemment paradoxale à laquelle aboutit Tyson : « notre *Pygmée* n'est pas un *homme*, et n'est pourtant pas le *singe commun*, mais une sorte d'*animal* entre les deux, et bien qu'il soit *bipède*, il est cependant du type des *quadrumanes* »¹⁰⁹. Confronté à l'impossible conceptualisation d'un animal tout à la fois bipède et quadrumane, le dispositif épistémologique aristotélicien se trouve ici poussé à ses limites.

102. *Ibid.* p. 75 : « I saw no reason why it should not walk upright and sit. Our Pygmie did both »

103. Tinland F. (1968), *op. cit.*, p. 175

104. Tyson, E. (1699), *op. cit.*, p. 5 « in this chain of the creation, as an intermediate link between an Ape and a Man, I would place our Pygmie »

105. *Ibid.*, p. 3. Tyson est fasciné par les créatures ambiguës, comme les Zoophytes (intermédiaires entre les plantes et les animaux), qu'il étudie avec les anémones de mer. Il publie aussi une monographie sur l'anatomie du marsouin, qui allie à la forme du poisson les caractères des mammifères terrestre : voir Tinland F., *op. cit.*, p. 105

106. *Ibid.*, p. 5 : « in the formation of the body, and in the sensitive or brutal soul »

107. Barsanti, G. (1995), « Les singes de Lamarck », in *Ape, man, Apeman*, *op. cit.*

108. Tyson, (1699), *op. cit.*, Épître dédicatoire (page non numérotée)

109. *Ibid.*, p. 91 : « our *Pygmie* is no *Man*, not yet the *Common Ape* ; but a sort of *Animal* between both ; and tho' a *Biped*, yet of the *Quadrumanous-kind* »

1.2.2 Extension et réduction du propre de l'humain

Parce qu'elle relativise un critère fondamental de démarcation entre l'humain et l'animal, la station droite des singes anthropomorphes semble condamner à l'échec le projet d'une définition naturaliste de l'humain : elle signifie l'impossibilité de définir l'humain à partir de ses seules caractéristiques physiques. Or, ce problème peut être traité de deux manières : soit il conduit à restreindre le concept d'humain, c'est-à-dire à le redéfinir de manière plus étroite (en mobilisant des critères plus restrictifs que celui de la station droite), soit il conduit au contraire à étendre le concept d'humain à ceux qui en possèdent les attributs distinctifs. C'est cette dernière voie qui est explorée par Rousseau : chez ce philosophe, le trouble jeté sur les critères de démarcation entre humain et non-humain par la station droite des singes anthropomorphes le conduit à questionner leur possible humanité.

Cette extension du propre de l'humain aux singes anthropomorphes est exprimée dans la note X du *Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité entre les hommes* de 1755. Rousseau y expose ses raisons de « douter si divers animaux semblables aux hommes, pris par les voyageurs pour des bêtes sans beaucoup d'examen, ou à cause de quelques différences qu'ils remarquaient dans la conformation extérieure, ou parce qu'ils ne parlaient pas, ne seraient point en effet de véritables hommes sauvages »¹¹⁰. Son argumentation s'appuie sur la description des « Pongos » africains (c'est-à-dire des gorilles) rédigée par Purchas en 1625 et reprise au XVIIIe siècle dans *L'histoire générale des voyages*¹¹¹, sur laquelle s'appuie le philosophe. On notera d'ailleurs que cette connaissance de seconde main contribue à accentuer l'anthropomorphisme de la description du gorille, la marche bipède évoquée dans la version initiale se transformant en station droite dans la seconde version. Les Pongos « ont une ressemblance exacte avec l'homme. [...] Ils marchent droit en se tenant de la main le poil du cou »¹¹², écrit l'abbé Prévost cité par Rousseau, là où Purchas notait seulement : « ce Pongo est dans toutes ses proportions semblable à un homme. [...] Il va toujours sur ses jambes »¹¹³. Rousseau s'appuie également sur la *Description de l'Afrique* d'Olfert Dapper¹¹⁴, dans laquelle est reprise la description que Tulp avait faite du chimpanzé. La station droite prêtée à ces créatures conduit Rousseau à s'interroger sur leur possible humanité, puisqu'il voit « dans la description de ces prétendus monstres des conformités frappantes avec l'espèce humaine, et des différences moindres que celles qu'on pourrait assigner d'homme à homme »¹¹⁵. A l'argument de la ressemblance extérieure à l'humain s'ajoute donc celui de la variété humaine, Rousseau semblant ici se souvenir de la sentence de Montaigne selon laquelle « il y a plus de différence de tel homme à tel homme qu'il n'y a de tel homme à telle bête »¹¹⁶. Pourtant, Rousseau ne prétend aucunement fonder l'appartenance de ces « prétendus monstres » au genre humain sur leur seule station droite : cette appartenance demeure hypothétique, tant

110. Rousseau, J.-J. (1755), *Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes*, Paris, Folio Essais, 1989, p. 138

111. Abbé Prévost (1748), *Histoire naturelle des voyages*, tome V, livre XIII, chapitre 8, §4, Paris, Didot, p. 87-89

112. Rousseau, J.-J. (1755), *op. cit.*, p. 139

113. Purchas S. (1625), *The Strange adventures of Andrew Battell of Leigh in Angola and the adjoining regions, reprinted from "Purchas his pilgrimes"*, éd. E. G. Ravenstein, Londres, Hakluyt society, 1901, p. 55 : « This Pongo is in all proportions like a man. [...] He goes always upon his legs »,

114. Dapper, Olfert (1668), *Description de l'Afrique*, Wolfgang, Amsterdam

115. Rousseau, J.-J. (1755), *op. cit.*, p. 140

116. Montaigne, *Essais*, I, 42, « De l'inégalité qui est entre nous ».

que rien ne permet alors de prouver leur similitude à « l'homme Métaphysique et Moral »¹¹⁷, qui engage le critère de la parole et plus encore de la perfectibilité. Car s'« il est bien démontré que le singe n'est pas une variété de l'homme », puisqu'il ne parle pas, ni surtout ne possède la capacité de se perfectionner, « qui est le caractère spécifique de l'espèce humaine »¹¹⁸, de telles démonstrations restent à produire concernant les créatures anthropomorphes décrites par les voyageurs : « peut-être après des recherches plus exactes trouvera-t-on que ce sont des hommes »¹¹⁹, espère Rousseau. En revanche, il est indubitable que ces nouveaux singes ressemblent à s'y méprendre à « l'Homme Physique », dont les caractéristiques ont été discutées par Rousseau dans la note III du *Discours*.

Tandis que la note X porte sur la bipédie humaine des singes anthropomorphes, la note III s'intéresse à la quadrupédie des hommes sauvages. Or, ces deux registres de faits ne sont pas symétriques : ils posent deux problèmes philosophiquement distincts, mais pourtant solidaires. En effet, la station droite des singes anthropomorphes pose un problème métaphysique, portant sur l'extension du concept d'humain à des animaux exclus de l'humanité, quoiqu'ils en présentent certains des caractères distinctifs. Au contraire, la quadrupédie des hommes sauvages pose un problème physique : elle ne conduit pas Rousseau à se demander si la station droite est un bon critère de démarcation, mais si la marche bipède est le mode de locomotion naturel des humains. Les cas d'enfants quadrupèdes suscitent en effet des « doutes sur la manière de marcher la plus naturelle à l'homme »¹²⁰. Quel sens accorder ici au concept de naturalité ? Le « naturel », au sens rousseauiste, n'est pas synonyme d'essence, ni de physique : est naturel ce qui est originel, c'est-à-dire attesté dans l'état de nature. C'est en ce sens que le philosophe envisage l'hypothèse d'une quadrupédie humaine originelle et s'interroge sur « les changements qu'un long usage de marcher sur deux pieds a pu produire dans la conformation de l'homme »¹²¹. Plusieurs registres de faits sont convoqués pour soutenir cette première hypothèse : l'analogie observée entre le bras humain et la jambe antérieure des quadrupèdes, la marche quadrupède initialement adoptée par les enfants, ou encore l'apprentissage nécessaire de la marche bipède (les peuples qui n'y éduquent par leurs enfants, comme les Hottentots et les Caraïbes, affirme Rousseau, « les laissent marcher sur les mains si longtemps qu'ils ont ensuite bien de la peine à les redresser »¹²²). Viennent ensuite les « divers exemples d'hommes quadrupèdes », comme l'enfant-loup de Hesse ou l'enfant-ours de Lituanie. Enfin, l'objection du désavantage résultant de la privation des mains dans la démarche quadrupède est repoussée : si l'humain est naturellement (c'est-à-dire originellement) quadrupède, cela signifie que « l'homme peut donner à ses membres une destination plus commode que celle de la Nature », affirme Rousseau, esquissant ici un concept de perfectibilité physique auquel succédera, dans la suite du *Discours*, la perfectibilité morale tenue pour le critère de démarcation entre humanité et animalité.

Il y a toutefois « de meilleures raisons de soutenir que l'homme est un bipède »¹²³, déclare Rousseau – il semble bien que le terme « bipède » soit ici utilisé pour la première fois en tant que substantif et non pas seulement comme adjectif. On comprend donc que l'extension de l'hu-

117. Rousseau, J.-J. (1755), *op. cit.*, p. 71

118. *Ibid.*, p. 141

119. *Ibid.*, p. 141

120. *Ibid.*, p. 126

121. *Ibid.*, p. 126

122. *Ibid.*, p. 126

123. *Ibid.*, p. 127

manité aux singes anthropomorphes mobilise en réalité une réduction de la station droite à la bipédie. La démonstration du caractère naturel de la bipédie humaine mobilise deux types d'arguments. D'une part, toute une série de considérations anatomiques est avancée pour démontrer que la quadrupédie n'est pas naturelle à l'humain. Tout d'abord, « la manière dont la tête de l'homme est attachée à son corps, au lieu de diriger sa vue horizontalement, comme l'ont tous les autres animaux, et comme il l'a lui-même en marchant debout, lui eût tenu, marchant à quatre pieds, les yeux directement fichés vers la terre, situation très peu favorable à la conservation de l'espèce »¹²⁴. On ne trouve nulle trace ici du *topos* ovidien du regard tourné vers le ciel : le regard est au contraire décrit comme horizontal et rapporté à la conservation de l'espèce. L'interprétation métaphysique de la station droite est-elle définitivement abandonnée au profit d'une description naturaliste de la bipédie humaine ? Nous allons voir que d'autres éléments s'opposent à cette conclusion. D'autres arguments anatomiques sont encore convoqués contre l'hypothèse d'une quadrupédie humaine originelle : l'absence de queue dont sont munis tous les quadrupèdes ; la disposition du sein chez les femmes, « très bien situé pour un bipède qui porte son enfant dans les bras » ; la proportions des membres, avec des jambes plus longues que les bras, qui obligent à utiliser les genoux pour marcher à quatre pattes, si bien qu'un humain quadrupède « eût fait un animal mal proportionné et marchant peu commodément »¹²⁵. D'autre part, Rousseau estime que l'hypothèse d'une quadrupédie originelle est somme toute peu convaincante. D'abord, le passage de la quadrupédie à la bipédie humaine est une simple possibilité, dont on ne saurait inférer la réalité : « après avoir montré la possibilité de ces changements, il faudrait encore [...] en montrer au moins la vraisemblance »¹²⁶. Ensuite, l'argument de la quadrupédie des jeunes enfants ne porte guère : « j'aimerais autant dire que les chiens ne sont pas destinés à marcher, parce qu'ils ne font que ramper quelques semaines après leur naissance »¹²⁷, écrit Rousseau. Quant aux exemples d'enfants sauvages, les voici réduits à des « faits particuliers » qui ne pèsent guère « contre la pratique universelle des nations »¹²⁸. La quadrupédie de ces enfants sauvages, vraisemblablement élevés par des animaux quadrupèdes, ne vient finalement illustrer que l'empire de l'habitude et la plasticité du corps humain, c'est-à-dire la perfectibilité physique déjà évoquée, que vient étayer l'exemple des manchots, qui « parviennent à force d'exercice à faire avec leurs pieds tout ce que nous faisons de nos mains »¹²⁹.

Voici donc l'homme physique, en son état naturel, défini comme un bipède, sans que la station droite ne soit ici convoquée. C'est que l'argumentation tortueuse produite par Rousseau n'a pas pour objectif de discuter la pertinence de la station droite comme critère de démarcation entre humanité et animalité, celui-ci résidant, selon le philosophe, dans la liberté ou perfectibilité morale. Il ne faut pas oublier que cette note III est destinée à étayer le portrait physique de l'homme en son « état naturel », tel qu'il est dépeint dans les premières lignes du *Discours* : c'est un être « marchant à deux pieds, se servant de ses mains comme nous faisons des nôtres, portant ses regards sur toute la Nature, et mesurant de ses yeux la vaste étendue du Ciel »¹³⁰. L'analyse régressive qui nous a conduit de la note X à l'ouverture du *Discours* aboutit donc à un retournement de situation surprenant. Au lieu d'y trouver l'expression d'une anthropologie

124. *Ibid.*, p. 127

125. *Ibid.*, p. 127

126. *Ibid.*, p. 127

127. *Ibid.*, p. 127

128. *Ibid.*, p. 127

129. *Ibid.*, p. 128

130. Rousseau, J.-J. (1755), *op. cit.*, p. 64

inquiète, on y découvre un portrait de l'humain en bipède qui accomode à l'empirisme le *topos* de la station droite plutôt qu'il ne le réfute, comme semble le confirmer Rousseau en annonçant qu'il se refuse à examiner si l'humain, à l'origine, « n'était point velu comme un ours et si, marchant à quatre pieds, ses regards dirigés vers la Terre, et bornés à un horizon de quelques pas, ne marquaient point à la fois le caractère et les limites de ses idées »¹³¹. La quadrupédie apparaît ici comme une limitation physique des « idées » (que Rousseau, en empiriste, accorde aussi aux animaux), si bien que la bipédie se trouverait ici associée à l'illimitation des idées chez l'humain. D'où l'ironie du commentaire adressé par Voltaire au jeune auteur du *Discours* : « on n'a jamais employé tant d'esprit à vouloir nous rendre Bêtes. Il prend envie de marcher à quatre pattes quand on lit votre ouvrage »¹³². Quant à la répartie de Rousseau – « Ne tentez donc pas de retomber à quatre pattes, personne au monde n'y réussirait moins que vous : vous nous redressez trop bien sûr nos deux pieds pour cesser de vous tenir sur les vôtres »¹³³ – on peut gager qu'elle est dénuée de la moindre ironie.

La voie rousseauiste en anthropologie, consistant à étendre le concept d'humain au lieu de le restreindre, est donc ambiguë. Claude Lévi-Strauss a salué le geste d'ouverture de ce philosophe qui « préférerait admettre que les grands singes d'Afrique et d'Asie, maladroitement décrits par les voyageurs, fussent des hommes d'une race inconnue, plutôt que courir le risque de contester la nature humaine à des êtres qui la posséderaient »¹³⁴. Rousseau est à ses yeux l'un des premiers à reconnaître la variété de l'espèce humaine, en y intégrant des formes jusqu'alors vues comme animales. La solution rousseauiste a pourtant ses revers. Premièrement, le mouvement de réduction de la station droite en bipédie dessine un mouvement de naturalisation de l'humain qui est à la fois ambigu, puisqu'il aboutit finalement à la conservation du *topos* métaphysique associé à la station droite, et inachevé, puisque le critère de définition de l'humain privilégié par Rousseau avec le concept de perfectibilité demeure métaphysique. Deuxièmement, le geste inaugural du *Discours* – supposer l'humain « conformé de tout temps, comme je le vois aujourd'hui »¹³⁵ – a une postérité philosophique considérable. Alors qu'il est motivé par l'insuffisance des connaissances scientifiques¹³⁶, le précepte rousseauiste est en effet appliqué à la lettre par les philosophes des siècles suivants, qui – sauf exceptions – ne s'intéresseront à l'humain qu'achevé, biologiquement complet.

1.2.3 Une taxinomie désordonnée ?

Le problème posé par l'incertitude des critères de démarcation entre l'humain et l'animal, doublement alimentée par la bipédie des singes anthropomorphes et la quadrupédie des enfants sauvages, aboutit à deux solutions opposées. La première voie, rousseauiste, consiste à étendre le concept d'humain à ceux qui en possèdent les attributs distinctifs. La seconde voie consiste au contraire à restreindre le concept d'humain en le redéfinissant de manière plus étroite : ce

131. *Ibid.*, p. 64

132. Voltaire, *Correspondance*, tome IV, Paris, Pléiade, 1978, p. 539

133. Rousseau, J.-J. (1755), *op. cit.*, p. 156

134. Lévi-Strauss, C. (1973). « Jean-Jacques Rousseau, fondateur des sciences de l'homme », in *Anthropologie structurale deux*, Paris, Plon, p. 45-56.

135. Rousseau, J.-J. (1755), *op. cit.*, p. 64

136. *Ibid.*, p. 64 : Rousseau estime que « l'Anatomie comparée a encore fait trop peu de progrès » pour que la conformation physique de l'homme en son état de nature puisse être établie avec certitude.

sera la voie employée par Buffon. Qu'en est-il de Linné ? L'auteur du *Système de la nature*, qui consacre en 1758 l'espèce *Homo sapiens*¹³⁷, n'emprunte ni l'une ni l'autre de ces deux voies. D'un côté, le naturaliste suédois intègre dans le genre *Homo* des singes anthropomorphes possédant la station droite : l'espèce *Homo troglodytes*¹³⁸, correspondant à l'orang outan décrit par Bontius, est caractérisée en 1758 par son « corps à la démarche droite »¹³⁹ ; l'espèce *Homo lar*, introduite en 1771¹⁴⁰ et correspondant au gibbon, est « sans queue, marchant debout, de taille humaine ». Pourtant, la station droite ne constitue pas pour autant un critère distinctif d'appartenance au genre *Homo* ni même à l'espèce *Homo sapiens* : en 1758, Linné décrit en effet *Homo ferus*, une variété sauvage d'*Homo sapiens*, comme « marchant à quatre pieds, muet, couvert de poils »¹⁴¹, tandis qu'en 1766, l'espèce *Simia satyrus* – correspondant au chimpanzé actuel – est caractérisée par son « corps bipède, droit »¹⁴². Ainsi, ni la bipédie, ni la station droite ne constituent des critères d'appartenance au genre *Homo*, pas plus qu'ils ne fournissent des critères de démarcation entre les genres *Homo* et *Simia*. On trouve donc dans la taxinomie linnéenne des humains quadrupèdes et des singes bipèdes pourvus de la station droite. Le projet consistant à classer en un tableau systématique l'ensemble des êtres naturels semble ici buter sur une redoutable difficulté. Faut-il en déduire que la station droite est la source d'un embarrassant désordre dans la taxinomie ? Ou bien cet apparent désordre n'est-il que la conséquence de la méthodologie propre à la taxinomie linnéenne ?

« En conséquence de mes principes d'histoire naturelle, je n'ai jamais su distinguer l'homme du singe »¹⁴³, confesse Linné en 1746. Le constat d'échec formulé par l'illustre naturaliste est frappant. Cependant, c'est à la première partie de cette déclaration, c'est-à-dire aux principes d'histoire naturelle réglant son système qu'il faut se reporter pour expliquer l'aveu de Linné et comprendre pourquoi ni la bipédie, ni la station droite ne constituent à ses yeux des critères de démarcation entre les genres *Homo* et *Simia*. La méthode de classification linnéenne se construit en effet contre la zoologie aristotélicienne, qui privilégiait les caractéristiques immédiatement visibles et fonctionnellement importantes. L'inventeur de la nomenclature binominale entend au contraire classer les animaux à partir de critères numériques, reposant sur des caractères quantifiables. Sur le modèle des caractères sexuels retenus dans son système de classification des plantes, il privilégie donc une division fondée sur le nombre et la disposition des dents¹⁴⁴. Ainsi, dans la première édition du *Système de la nature*, en 1735, reprenant à Ray la catégorie des Anthropomorphes, Linné en donne cette description laconique, uniquement fondée sur les dents : « Quatre dents incisives de chaque côté : ou bien aucune »¹⁴⁵. Dans la dixième édition de 1758, lorsqu'il substitue à l'ordre des Anthropomorphes celui des Primates, Linné s'en tient toujours

137. Linné, C. (1758), *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, 10e édition, Laurentius Salvius, Stockholm

138. *Ibid.*, p. 24. *Homo troglodytes* est aussi qualifié de *nocturnus*, par opposition à *Homo sapiens diurnus*

139. *Ibid.*, p. 24 : « corpus incesso erectum »

140. Linné, (1771), *Mantissa plantarum altera generum editionis VI. et specierum editionis II*, Laurentius Salvius, Stockholm, p. 520

141. Linné, C. (1758), *op. cit.*, p. 20 : « tetrapus, mutus, hirsutus »

142. Linné, C. (1766), *Systema naturae*, 12e édition, p. 34 : « corpus bipedale, erectum »

143. Linné, C. (1746), préface de la *Fauna Svecica*, Laurentius Salvius, Stockholm, p.3-4. Voir aussi la lettre de Linné à Johann Georg Gmelin (1747), citée par Barsanti G. (1995), *op. cit.* : « Je vous demande et je le demande à tout le monde de me montrer un seul caractère qui permette de distinguer l'homme du singe anthropomorphe ; ce qui est sûr, c'est que moi je n'en connais pas ».

144. Broberg, G. (1983), « *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man », in T. Frängsmyr (éd.), *Linnaeus : The man and his work*, p. 156-194, Berkeley : University of California Press. p. 169

145. Linné, C. (1735), *Systema naturae*, 1e édition, p. 12 : « denta primores 4. utrinque : vel nulli »

à des caractères strictement quantitatifs : « Dents supérieures incisives IV. Mamelles pectorales II »¹⁴⁶.

Toutefois, pourquoi la bipédie, relative au nombre de pieds, ne pourrait-elle pas s'intégrer en tant que critère quantitatif dans cette méthode de classification ? Deux arguments s'y opposent. D'une part, Linné entend s'affranchir de la méthode de classification aristotélicienne fondée sur le nombre de pieds. A la famille des Quadrupèdes, dans laquelle il intégrait en 1735 l'ordre des Anthropomorphes et donc le genre *Homo*, il substitue en 1758 la famille des Mammifères¹⁴⁷. Or, en dépit de cette nouvelle terminologie, les Primates – *Homo* y compris – restent fondamentalement aux yeux de Linné des animaux à quatre pieds. « Les mammifères terrestres ont quatre pieds, dont les antérieurs sont munis de paumes, qui sont parfois comme des mains avec le pouce écarté (*Primates, Didelphis*) »¹⁴⁸, écrit la naturaliste. Et chez certains d'entre eux, poursuit-il, les pieds postérieurs « s'appuient sur des talons, pour se tenir plus solidement (*Homo, Ursus*) »¹⁴⁹. La bipédie du genre *Homo*, sur le même plan que celle de l'ours, se trouve ici redéfinie comme une quadrupédie perpendiculaire. Dans la description d'*Homo sapiens*, Linné souligne ainsi que cette espèce a « des mains à la place des pieds de devant et des pieds postérieurs »¹⁵⁰. La bipédie humaine, n'étant que l'une des formes génériques de la capacité à se servir des pieds et des mains, caractéristique de l'ordre des primates, ne reçoit donc aucune valeur discriminante chez Linné. Quant à la station droite, elle ne constitue pas un caractère anatomique à strictement parler, puisqu'elle n'est pas quantifiable : elle ne saurait donc être utilisée comme critère de définition. Linné mentionne toutefois cette caractéristique dans la description de l'espèce *Homo sapiens*, faisant état de son « corps droit, nu »¹⁵¹. Or, cette caractéristique a perdu sa valeur distinctive : la station droite échoue à fournir le critère d'une définition naturaliste de l'humain, puisqu'elle n'est plus même considérée comme propre à l'humain : « on trouve des singes moins velus que l'homme, au corps érigé, qui marchent comme lui sur ses deux pieds et rappellent la forme humaine dans l'usage qu'ils font de leurs mains et de leurs pieds »¹⁵², écrit ainsi Hoppius, élève de Linné, dans sa thèse sur les singes anthropomorphes.

C'est donc l'espèce *Homo sapiens* que consacre le *Système de la nature*¹⁵³, et non pas *Homo erectus*, qui est une invention bien plus tardive¹⁵⁴. Si les principes d'histoire naturelle de Linné permettent d'expliquer pourquoi ni la bipédie, ni la station droite ne constituent à ses yeux des critères recevables de définition de l'humain, ces mêmes principes aboutissent aussi à l'impossibilité d'une définition naturaliste de l'humain à partir de caractères seulement anatomiques, sans mentionner de qualités psychiques. C'est pourquoi le genre *Homo*, dès la première édition

146. Linné, C. (1758), *op. cit.*, p. 20

147. Ces changements de dénomination sont notamment motivés par les nombreuses critiques opposées à la classification initiale de l'humain comme quadrupède, ainsi qu'à sa désignation comme anthropomorphe : on objecte à Linné que l'homme ne peut pas être dit semblable à lui-même. Voir Broberg G. (1983), *op. cit.*

148. Linné C. (1758), *op. cit.*, p. 14 : « terrestribus sunt pedes IV, quorum anteriores palmis instruuntur, interdum tamquam manus remoto pollice divisae (Primatibus, Didelphibus) »

149. *Ibid.*, p. 14 : « talis innixi, ut firmiter persistenterent (Homini, Urso) »

150. Linné C. (1758), *op. cit.*, p. 23 : « ARTUS ex manibus loco pedum anteriorum et pedibus posterioribus »

151. *Ibid.*, p. 22 : CORPUS erectum, nudum »

152. Linné, C. (1760-1789), *Amoenitates Academicae, seu Dissertationes variae physicae, medicae, botanicae*, Erlangen, 1789, t. VI, p. 64.

153. Linné, C. (1758), *op. cit.*, p. 20

154. L'espèce *Homo erectus* est définie en 1944 par Ernst Mayr. Voir : Mayr, E. (1944), « On the concepts and terminology of vertical subspecies and species », *Common Problems of Genetics, Paleontology and Systematics Bulletin*, 2, p. 11–16

du *Système de la nature*, se trouve défini par la seule formule *Nosce te ipsum*, « Connais-toi toi-même ». En reprenant le précepte gravé à l'entrée du temple de Delphes (« *gnôthi seauton* »), Linné touche aux limites de son système, fondé uniquement sur des caractères anatomiques. On peut en effet comprendre soit que l'injonction à se connaître soi-même renvoie en effet à la face métaphysique, non quantifiable d'*Homo*, soit qu'elle constitue une invitation à considérer les particularités physiques de l'homme, pour éprouver la vanité de toute définition de l'humain uniquement fondée sur de telles caractéristiques¹⁵⁵. Dans les deux cas, la définition est métaphysique¹⁵⁶. La station droite des singes anthropomorphes confronte donc la taxinomie linnéenne à un problème fondamental, qui tient à l'impossibilité de donner une différence à la fois essentielle et naturelle (correspondant à des caractères anatomiques quantifiables) entre l'humain et les animaux qui lui ressemblent le plus. Les critères anatomiques de distinction entre l'humain et les singes sont tous équivoques : pour trouver une différence d'essence, il faut recourir à des critères métaphysiques. Le paradoxe de la taxinomie linnéenne est que si l'humain occupe la première place dans le système de la nature (le genre *Homo* est le premier de l'ordre des primates), il est pourtant indéfinissable à partir de critères strictement naturalistes.

1.2.4 *Homo duplex*

Face au problème posé par la bipédie des singes anthropomorphes, nous avons évoqué la solution rousseauiste, consistant à étendre le concept d'humain aux êtres qui en possèdent les caractères distinctifs, et la voie linnéenne, consistant à redéfinir l'humain en admettant que ni la bipédie, ni la station droite ne sont des caractères absolument distinctifs. Mais il existe encore une autre voie pour traiter ce problème, ou plutôt pour le dissoudre en montrant qu'il s'agit d'un faux problème : c'est la voie explorée par Buffon dans *L'Histoire naturelle*. Contrairement à Linné, Buffon considère que l'être humain est indéfinissable par des caractères uniquement physiques, parce qu'il est un être double, *Homo duplex*¹⁵⁷ : parce que l'humain est l'union d'un corps et d'une âme, de la matière et de l'esprit, la définition de l'humain implique de prendre en compte des caractéristiques métaphysiques. Ce dualisme métaphysique professé dans le *Discours sur la nature de l'homme* conduit Buffon à considérer la ressemblance extérieure entre singes anthropomorphes et humains comme un faux problème, posé à partir de principes philosophiques erronés : si « l'homme ressemble aux animaux par ce qu'il a de matériel »¹⁵⁸, concède bien volontiers Buffon, « le juger par cette ressemblance matérielle, c'est se laisser tromper par l'apparence et fermer volontairement les yeux à la lumière qui doit nous la faire distinguer de la réalité »¹⁵⁹. Linné, qui s'est avoué incapable de donner un seul caractère naturel entièrement distinctif des humains, est ici évidemment visé, et sa méthode, fondée sur les structures visibles, condamnée. Buffon considère que la ressemblance entre la démarche des singes et celle des humains n'a rien de surprenant, en s'appuyant sur la thèse cartésienne de l'animal-machine dans le *Discours de la méthode*. Comme

155. Broberg, G. (1983), *op. cit.*, p. 172

156. Sur les enjeux méthodologiques sous-jacents à cette définition du genre *Homo*, on se référera aux analyses de Thierry Hoquet, qui expose une tension dans le système linnéen entre la discontinuité issue de la juxtaposition des genres *Homo* et *Simia* et la concession de transitions, notamment entre *Homo troglodytes* et *Simia satyrus*. Voir Hoquet, T. (2007), *Buffon / Linné, éternels rivaux de la biologie*, Paris, Dunod, p. 87.

157. Buffon, G.-L. (1753), *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy*, tome IV, « Discours sur la nature des animaux », p. 69

158. Buffon, G. L. (1749), *Histoire naturelle*, tome II, « Histoire naturelle de l'homme », p. 437

159. *Ibid.*, p. 443-444

Descartes, Buffon identifie une ressemblance seulement mécanique entre l'humain et l'animal : « étant conformé comme l'homme, le singe ne peut que se mouvoir comme lui ; mais se mouvoir de même n'est pas agir pour imiter ; qu'on donne à deux corps bruts la même impulsion ; qu'on construise deux pendules, deux machines pareilles, elles se mouveront de même, et l'on aurait tort de dire que ces corps bruts ou ces machines ne se meuvent ainsi que pour s'imiter »¹⁶⁰.

Le dualisme métaphysique du *Discours sur la nature de l'homme* permet de comprendre pourquoi Buffon, dans la *Nomenclature des singes* (dans le XIV^e tome de l'*Histoire naturelle* paru en 1766), concède sans difficulté la plus grande ressemblance entre l'anatomie de ses singes et celle des humains – puisque la signification de cette ressemblance est limitée par son dualisme. Le singe y est défini comme « un animal sans queue, dont la face est aplatie, dont les dents, les mains, les doigts et les ongles ressemblent à ceux de l'homme, et qui, comme lui, marche debout sur ses deux pieds »¹⁶¹. La grande ressemblance paradoxalement reconnue par Buffon – puisqu'il lui dénie toute signification – est également sensible dans la gravure de Jacques-Eustache De Sève venant illustrer la description du Jocko (actuel chimpanzé), aussi désigné comme « l'orang-outang », dont le naturaliste nous dit que, comme le gibbon¹⁶², il « marchait toujours debout sur ses deux pieds »¹⁶³. Buffon se fend même d'une pseudo-définition naturaliste de l'humain : « l'homme et l'orang-outang sont les seuls qui aient des fesses et des mollets, et qui par conséquent soient faits pour marcher debout »¹⁶⁴. Or, cette déclaration d'inspiration aristotélicienne ne peut être qu'ironique, car pour le naturaliste, les fesses et les mollets ne sauraient rendre compte de ce qu'est réellement l'humain.

Buffon identifie néanmoins un certain nombre de caractères par lesquels l'orang-outan se distingue de l'espèce humaine : « le corps et les membres diffèrent en ce que les cuisses sont relativement trop courtes, les bras trop longs, les pouces trop petits, la paume des mains trop longue et trop serrée, les pieds plutôt faits comme des mains que comme des pieds humains »¹⁶⁵. Les différences révélées par la dissection anatomique sont aussi intérieures : « à l'intérieur, cette espèce diffère de l'espèce humaine par le nombre des côtes ; l'homme n'en a que douze, l'orang-outang en a treize ; il a aussi les vertèbres du cou plus courtes, les os du bassin plus serrés, les hanches plus plates »¹⁶⁶. Buffon admet toutefois que « les seules différences essentielles entre le corps de cet animal et celui de l'homme, se réduisent à deux, savoir, la conformation des os du bassin et la conformation des pieds »¹⁶⁷. Ces différences anatomiques sont à leur tour reflétées par la différence locomotrice repérée entre l'orang et l'humain : « comme les doigts de ses pieds sont fort longs, et que son talon pose plus difficilement à terre que celui de l'homme, il court plus facilement qu'il ne marche, et il aurait besoin de talons artificiels plus élevés que ceux de nos souliers, si l'on voulait le faire marcher aisément et longtemps »¹⁶⁸. S'il existe des différences anatomiques permettant de distinguer un pied de singe d'un pied humain, mais aussi une dissemblance locomotrice permettant de repérer au premier coup d'œil le singe de l'humain, d'où

160. Buffon, G.L. (1766), *Histoire naturelle*, tome XIV, « Nomenclature des singes », p. 39

161. *Ibid.*, p. 2

162. *Ibid.*, p. 4

163. *Ibid.*, p. 53

164. *Ibid.*, p. 61

165. *Ibid.*, p. 60

166. *Ibid.*, p. 61

167. *Ibid.*, p. 70

168. Buffon, G.-L. (1766), *op. cit.*, p. 37-38

vient que la station debout des singes anthropomorphes est apparue si problématique aux naturalistes ? L'anthropomorphisme est la cause, selon Buffon : la ressemblance n'est pas réellement dans les êtres, elle y est importée par l'esprit humain. Le singe « nous ressemble, a-t-on dit, tant à l'extérieur qu'à l'intérieur ; il doit donc non seulement nous imiter, mais faire encore de lui-même tout ce que nous faisons »¹⁶⁹.

Ce dualisme métaphysique a des conséquences méthodologiques sur la démarche du naturaliste, qui mobilise habituellement sur la voie de la comparaison, comme le montre Thierry Hoquet¹⁷⁰. Cette méthode de comparaison mise en œuvre dans l'*Histoire naturelle* a d'abord eu pour conséquence de mettre en évidence l'animalité de l'homme, en révélant cette « vérité peut-être humiliante pour l'homme ; c'est qu'il doit se ranger lui-même dans la classe des animaux »¹⁷¹. Or, dans le *Discours sur la nature de l'homme*, la voie de comparaison, d'abord réaffirmée¹⁷², aboutit à la voie de la négation quand on en vient à la confrontation entre humanité et animalité¹⁷³. Buffon déclare en effet : « l'homme est un être raisonnable, l'animal est un être sans raison ; et comme il n'y a point de milieu entre le positif et le négatif, comme il n'y a point d'êtres intermédiaires entre l'être raisonnable et l'être sans raison, il est évident que l'homme est d'une nature entièrement différente de celle de l'animal »¹⁷⁴. La méthode de la négation, qui conduit à définir l'animal comme un « animal sans raison » se substitue ici à la voie de la comparaison habituellement employée par le naturaliste, car la comparaison implique des degrés ; or, entre l'humanité et l'animalité, il n'y a aucune gradation. Cette différence d'essence ou de nature que le naturaliste reconnaît entre l'humain et l'animal marque un coup d'arrêt dans son approche continuiste, qui le conduit d'habitude à identifier systématiquement des formes intermédiaires entre les animaux, par exemple entre les différents genres de singes : « comme la Nature ne connaît pas nos définitions, qu'elle n'a jamais rangé ses ouvrages par tas, ni les êtres par genres, que sa marche au contraire va toujours par degrés, et que son plan est nuancé partout et s'étend en tout sens, il doit se trouver entre le genre du singe et celui du babouin, quelque espèce intermédiaire qui ne soit précisément ni l'un ni l'autre, et qui cependant participe des deux ». De fait, Buffon identifie une espèce intermédiaire entre le singe et le babouin, à savoir le magot, « qui tient en même temps de la nature des deux »¹⁷⁵. Mais cette gradation continue s'arrête à l'homme : « si l'homme était de l'ordre des animaux, il y aurait dans la Nature un certain nombre d'êtres moins parfaits que l'homme et plus parfait que l'animal, par lesquels on descendrait insensiblement et par nuances de l'homme au singe ; mais cela n'est pas, on passe tout d'un coup de l'être pensant à l'être matériel »¹⁷⁶. Comme l'écrit Thierry Hoquet, « Buffon qui établit l'empire de la loi des nuances comme ne souffrant aucune exception introduit ici, de façon totalement imprévisible, un hiatus infranchissable de l'homme à l'animal »¹⁷⁷. Ainsi, alors que Linné, par fidélité à ses principes

169. *Ibid.*, p. 69

170. Hoquet, T. (2005), *Buffon : histoire naturelle et philosophie*, Paris, Honoré Champion, p. 189-194

171. Buffon, G.-L. (1749), *op. cit.*, tome I, « De la manière », p. 12. Voir Hoquet T. (2005), *op. cit.*, p. 713

172. Buffon, G.-L. (1749), *op. cit.*, tome II, « Discours sur la nature de l'homme », p. 431 : « ce qui est absolument incomparable, est entièrement incompréhensible ». Voir Hoquet T. (2005), *op. cit.*, p. 189

173. Hoquet, T. (2005), *op. cit.*, p. 713

174. Buffon, G.-L. (1749), *op. cit.*, tome II, « Histoire naturelle de l'homme », p. 443

175. Buffon, G.-L. (1766), *op. cit.*, p. 6-7. De la même manière : « comme la Nature est constante dans sa marche, qu'elle ne va jamais par sauts, et que toujours tout est gradué, nuancé, on trouve entre les babouins et les guenons une espèce intermédiaire, comme celle du magot l'est entre les singes et les babouins » : cette forme intermédiaire entre babouins et guenons est un singe de Sumatra appelé singe à queue de cochon ou singe à queue de rat. p. 7

176. Buffon, G.-L. (1749), *op. cit.*, p. 443

177. Hoquet, T. (2005), p. 716

méthodologiques, aboutit à l'impossibilité d'une définition naturaliste de l'humain, Buffon est amené à rompre avec ses principes méthodologiques pour définir l'humain dans ce qui le sépare absolument du singe.

Cette différence d'essence entre humanité et animalité conduit Buffon à nier l'existence de toute forme intermédiaire entre le singe et l'humain. « Si l'on ne faisait attention qu'à la figure », note-t-il, l'orang-outan pourrait être considéré « comme le premier des singes ou le dernier des hommes »¹⁷⁸ ; « s'il y avait un degré par lequel on pût descendre de la nature humaine à celle des animaux, si l'essence de cette nature consistait en entier dans la forme du corps et dépendait de son organisation, ce singe se trouverait plus près de l'homme que d'aucun animal », souligne encore Buffon au terme de sa description de l'orang-outan¹⁷⁹. Or, cette hypothèse est exclue par la différence d'essence mise en évidence dans le *Discours sur la nature de l'homme* : « l'intervalle qui l'en sépare réellement n'en est pas moins immense ; et la ressemblance de la forme, la conformité de l'organisation, les mouvements d'imitation qui paraissent résulter de ces similitudes, ni ne le rapprochent de la nature de l'homme, ni même ne l'élèvent au-dessus de celle des animaux »¹⁸⁰. Toutefois, si le naturaliste s'interdit la méthode de comparaison concernant le rapport entre l'homme et l'animal, c'est en se comparant aux animaux qui lui ressemblent le plus que l'humain peut éprouver cette différence de nature : « cet orang-outang ou ce pongo n'est en effet qu'un animal, mais un animal très singulier, que l'homme ne peut voir sans rentrer en lui-même, sans se reconnaître, sans se convaincre que son corps n'est pas la partie la plus essentielle de sa nature »¹⁸¹. L'enseignement à tirer de la station droite des singes anthropomorphes serait ainsi l'insignifiance relative de cette caractéristique physique pour l'humain.

S'il ne saurait y avoir de gradation du singe à l'humain, en dépit de leur posture et de leur locomotion fort similaires, il est pourtant nécessaire de disposer d'une terminologie précise pour désigner leurs caractéristiques respectives. C'est pourquoi Buffon affirme que « l'homme est le seul qui soit à la fois biman et bipède »¹⁸². Cette assertion ne constitue en aucune manière une définition de l'humain : dans un vocabulaire dualiste, on dira qu'elle n'est qu'une caractérisation de sa substance matérielle. Avec le néologisme « biman », construit par rapport au terme de « quadrumane » introduit par Tyson en 1699, Buffon introduit un outil épistémologique précieux : la définition de l'humain comme biman est un enjeu déterminant dans l'anthropologie du XIXe siècle. La nouvelle terminologie introduite par Buffon s'inscrit dans le constat de l'insuffisance de l'antique catégorie des quadrupèdes : comme Ray et Linné, le naturaliste souhaite s'affranchir de cette catégorie aristotélicienne devenue trop hétéroclite, sans sacrifier aux « anthropomorphes », ni aux « primates ». Car cette catégorie des quadrupèdes, déplore Buffon, en est venue à regrouper tous les animaux terrestres. « Si les exceptions n'étaient qu'en petit nombre, nous n'attaquerions pas l'application de cette dénomination »¹⁸³, puisque les dénominations ne sont pour ce penseur nominaliste que des outils fabriqués par l'esprit humain : « nous avons dit, et nous savons que nos définitions, nos noms, quelque généraux qu'ils puissent être, ne comprennent jamais tout, qu'il existe toujours des êtres en deçà ou au-delà ; qu'il s'en trouve de mitoyens »¹⁸⁴. Or, dans le cas des

178. Buffon, G.-L. (1766), *op. cit.*, Tome XIV, p. 30

179. *Ibid.*, p. 70

180. *Ibid.*, p. 71

181. *Ibid.*, p. 4

182. *Ibid.*, p. 18

183. *Ibid.*, p. 17

184. *Ibid.*, p. 17

quadrupèdes, les exceptions sont si nombreuses que le nom même n'a plus lieu d'être : « le nom de quadrupède suppose que l'animal ait quatre pieds ; s'il manque de deux pieds comme le lamantin, il n'est plus quadrupède ; s'il a des bras et des mains comme le singe, il n'est plus quadrupède ; s'il a des ailes comme la chauve-souris, il n'est plus quadrupède »¹⁸⁵. Face à l'« abus de cette dénomination générale »¹⁸⁶, il convient désormais de substituer à la catégorie de quadrupèdes des dénominations plus précises : « pour qu'il y ait de la précision dans les mots, il faut de la vérité dans les idées qu'ils représentent. Faisons pour les mains un nom pareil à celui qu'on a fait pour les pieds, et alors nous dirons avec vérité et précision, que l'homme est le seul qui soit biman et bipède, parce qu'il est le seul qui ait deux mains et deux pieds ; que le lamantin n'est que biman ; que la chauve-souris n'est que bipède, et que le singe est quadruman »¹⁸⁷.

A la catégorie trop générale, donc abstraite, des quadrupèdes, Buffon substitue les quatre catégories de biman, bipède, quadruman et quadrupède – cette catégorie étant conservée après avoir été réduite de moitié¹⁸⁸. Ces dénominations plus précises sont des outils épistémologiques permettant d'appréhender la continuité de la nature. « Les quadruman remplissent le grand intervalle qui se trouve entre l'homme et les quadrupèdes ; les biman sont un terme moyen dans la distance encore plus grande de l'homme aux cétacées : les bipèdes avec des ailes font la nuance des quadrupèdes aux oiseaux, et les fissipèdes qui se servent de leurs pieds comme de mains, remplissent tous les degrés qui se trouvent entre les quadruman et les quadrupèdes »¹⁸⁹. Or, cette continuité s'arrête à l'humain : « l'homme est d'une nature différente », « seul il fait une classe à part »¹⁹⁰, revendique le discours sur *La Nature de l'Homme*. Comme nous le verrons dans le prochain chapitre, cette revendication sera scandée, tout au long du XIXe siècle, par un courant de l'anthropologie réclamant la promotion de l'ordre des Biman, comme expression taxinomique de la séparation entre l'humain et le singe, contre l'ordre des Primates. Mais il faudra pour cela que le dualisme métaphysique de Buffon prenne la forme d'un dualisme méthodologique constitutif de la science naturelle de l'homme.

1.3 La reconquête de l'unicité humaine dans l'anthropologie

1.3.1 Une nouvelle métaphysique de la station droite

A la fin du XVIIIe siècle, la station droite a donc cessé d'être considérée comme le propre de l'humain. Parmi les trois voies ouvertes face à l'incertitude sur les caractères différentiels de l'humain, aucune n'a permis d'accorder à la station droite le statut d'un critère de définition naturaliste de l'humain. Tandis que la voie rousseauiste a réduit la station droite en bipédie, pour étendre cette caractéristique aux singes anthropomorphes, la voie linnéenne a renoncé à faire de la bipédie comme de la station droite des critères de démarcation entre les genres *Homo* et *Simia* ; quant à la voie buffonienne, elle interdit par son dualisme de faire de cette caractéristique physique un critère de définition de l'humain. L'histoire naturelle de l'homme vient ainsi buter

185. *Ibid.*, p. 18

186. *Ibid.*, p. 18

187. *Ibid.*, p. 18

188. Buffon réduit de moitié les 200 espèces de quadrupèdes alors reconnues

189. Buffon G.-L. (1766), *op. cit.*, p. 21

190. Buffon G.-L. (1749), *op. cit.*, p. 443

sur l'impossible naturalisation de la station droite : dès lors qu'elle se trouve réduite à un fait strictement anatomique, cette caractéristique perd sa valeur distinctive ; affranchie de son support métaphysique, elle cesse de coïncider avec le propre de l'humain. Ce moment critique marque une discontinuité fondamentale, qui nous conduit à remettre en question l'invariance d'une conception naturaliste de la verticalité humaine ¹⁹¹.

Or, c'est précisément par la réhabilitation du critère de la station droite que passe la reconquête de l'unicité humaine amorcée à la fin du XVIIIe siècle, dans la perspective du projet anthropologique qui s'emploie à fonder une définition naturaliste de l'humain jusqu'alors introuvable. Cette réhabilitation de la station droite est-elle liée à un tournant épistémologique, résultant d'une connaissance plus approfondie de l'anatomie des singes anthropomorphes ? Ou bien cette reconquête consiste-t-elle principalement en un geste philosophique ? Cette reconquête suppose en tout cas la mise à distance du problème posé par la station droite des singes anthropomorphes, qui avait conduit à bannir cette caractéristique comme possible critère d'une définition naturaliste de l'humain. Les conditions de possibilité de cette réhabilitation de la station droite sont en premier lieu d'ordre épistémologique : les travaux de Vosmaer ¹⁹² et de Camper ¹⁹³ sur l'anatomie de « l'orang-outang » ont en effet contribué à relativiser sa ressemblance posturale et locomotrice à l'humain. Camper s'emploie ainsi à démontrer que les caractéristiques anatomiques de ce singe le destinent à une vie arboricole et non terrestre. « Toute la forme de cet animal nous fait connaître qu'il est destiné à vivre sur les arbres ; c'est pourquoi la nature lui a donné de plus longs pieds et des orteils plus longs qu'à tout autre quadrupède » ¹⁹⁴. Selon ce naturaliste hollandais, Tyson et Buffon, en représentant ce singe avec « les genoux tendus comme chez l'homme » ¹⁹⁵, ont cédé à l'anthropomorphisme, en voulant « rapprocher davantage ces animaux de l'espèce humaine » ¹⁹⁶. C'est donc d'abord la redécouverte de caractères anatomiques différentiels entre l'humain et les singes anthropomorphes qui rend possible la démonstration de l'unicité physique de l'humain.

Toutefois, cette réhabilitation de la station droite correspond aussi à un geste philosophique. Car le projet d'une définition naturaliste de l'humain, loin de consacrer la naturalisation de la station droite, va aboutir à la résurgence d'une métaphysique de la station droite. Or, il ne s'agit plus ici d'interpréter à partir de principes métaphysiques les caractéristiques physiques propres à l'humain, comme le faisait Aristote, mais, au contraire, d'inférer de ces seules caractéristiques physiques la dimension métaphysique de cette unicité. Est ainsi instituée une seconde métaphysique de la station droite, forgée par la voie de l'induction et non plus par la voie de la déduction. La résurgence d'une métaphysique de la station droite coïncide avec la naissance de l'anthropologie, lorsque l'humain devient un objet de connaissance séparé. C'est en effet sous la plume de Herder, considéré comme le fondateur de l'anthropologie philosophique, que cette métaphysique de la station droite fait son grand retour. Dans le premier tome de ses *Idées pour une philosophie de l'histoire de l'humanité*, paru en 1784 ¹⁹⁷, le philosophe allemand consacre à la station droite

191. Nous ne partageons donc pas la lecture proposée par W. Stoczkowski, qui souligne « l'existence d'un lien direct entre la pensée des Lumières et la tradition antique » : voir Stoczkowski, W. (1995), *op. cit.*, p. 26

192. Vosmaer, A. (1778), *Description de l'orang-outan*, Amsterdam, Meijer

193. Camper P. (1779), *De l'orang-outan et de quelques autres espèces de singes* in *Œuvres de Pierre Camper qui ont pour objet l'histoire naturelle*, tome I, Paris, Jansen, 1803, p. 5

194. *Ibid.*, p. 60-61

195. *Ibid.*, p. 62

196. *Ibid.*, p. 62

197. Herder, J. G. von (1784), *Idées sur la philosophie de l'histoire de l'humanité*, tome I, traduction E. Quinet, Paris, Levrault, 1827

des pages vibrantes, dans lesquelles Elisabeth de Fontenay perçoit à juste titre l'expression d'une « métaphysique de la station debout »¹⁹⁸. Pourtant, Herder a très explicitement annoncé qu'il entend démontrer l'unicité humaine sans recourir à des principes métaphysiques, mais en s'appuyant sur des faits strictement physiques : « laissant donc de côté toute métaphysique, nous nous bornerons à la physiologie et à l'expérience »¹⁹⁹, déclare-t-il en préambule de son exposé sur la station droite. Le philosophe entend en effet appliquer à l'humain la « méthode naturelle », consistant à observer « à la fois la structure externe et interne de l'animal, pour les comparer avec son mode de vie, et découvrir son caractère et le degré qu'il occupe dans l'échelle »²⁰⁰. C'est donc une démarche strictement comparative qui permettra de produire la différence anthropologique : « l'anatomie comparée est le guide qui doit nous y conduire pas à pas »²⁰¹.

L'anthropologie naturaliste prônée par Herder suppose un double programme : il s'agit à la fois de démontrer que la station droite est propre à l'humain, mais aussi qu'elle lui est naturelle. La première proposition à démontrer est donc la suivante : « *L'attitude de l'homme est droite ; en cela, il a sur la terre un caractère distinctif* »²⁰², énonce Herder. La démonstration implique la mise à distance des deux registres de faits qui avaient conduit au XVIIIe siècle à remettre en question cette caractéristique anthropologique, à savoir la station droite des singes anthropomorphes et la quadrupédie des enfants sauvages. Premièrement, la station droite du singe, comme celle de l'ours, n'est qu'occasionnelle ; seule la station droite humaine est permanente : « bien que l'ours ait aussi un pied large, et qu'il se tienne droit quand il combat ; bien que le singe et le pygmée se mettent quelquefois à marcher et à courir, le corps dressé, l'espèce humaine est la seule pour laquelle cette position soit naturelle et constante ». De plus « toute la différence que la dissection découvre entre ces deux êtres [l'orang-outan et l'humain] paraît consister dans les *parties appropriées à la marche* »²⁰³. Seul le corps humain est marqué par une série de caractères anatomiques et physiologiques directement associés à la station droite, dont le singe est au contraire dépourvu. En effet, « le pied de l'homme est plus ferme est plus large ; son gros orteil est court et long, tandis que le singe n'a qu'un pouce opposable ; en même temps son talon est de niveau avec la plante du pied »²⁰⁴ ; enfin, « tous les muscles dont le concours est nécessaire sont appropriés à ce mode de station »²⁰⁵. Herder évoque également les cas d'enfants sauvages dépourvus de la station droite, au mode de locomotion inclassable : il s'attarde tout particulièrement sur le cas d'une jeune fille de Champagne dont les « pouces surtout étaient si forts et si allongés, qu'elle s'élançait d'arbre en arbre comme un écureuil » ; « son pas rapide n'était pas celui de la marche ; elle semblait fuir en sautillant et en glissant ; à peine pouvait-on distinguer le mouvement de ses pieds »²⁰⁶. Le traitement réservé par Herder à ces cas d'enfants sauvages rappelle celui de Rousseau : comme ce dernier, il en fait des exceptions, puisqu'« on n'a trouvé sur terre aucune nation qui marchât sur les pieds et sur les mains »²⁰⁷. Ces exceptions sont donc susceptibles de confirmer la règle de la station droite humaine plutôt que de la mettre en défaut : les nations « les plus sauvages,

198. De Fontenay, E. (1998), *Le silence des bêtes*, Paris, Fayard, « Métaphysique de la station debout », p. 509-515

199. Herder, J. G. von (1784), *op. cit.*, p. 156

200. Herder, J. G. von (1784), *op. cit.*, p. 93

201. *Ibid.*, p. 93

202. *Ibid.*, p. 156

203. *Ibid.*, p. 166

204. *Ibid.*, p. 156

205. *Ibid.*, p. 156

206. *Ibid.*, p. 158

207. *Ibid.*, p. 159

quelque rapprochées qu'elles soient des animaux dans leurs formes et leurs manières de vivre, en diffèrent toutes par le mode de station »²⁰⁸. Se rapprochant là encore de Rousseau, Herder considère que ces cas d'enfants sauvages n'ont d'autre signification que d'exprimer la plasticité de l'anatomie humaine : la quadrupédie des enfants sauvages atteste que « la démarche la plus incommode à l'homme n'est pas impraticable à sa nature flexible »²⁰⁹.

La démarche comparative impliquée par la méthode naturelle que revendique Herder se manifeste par l'exposition spéculative des gradations nécessaires pour qu'un singe devienne humain : du singe à l'humain, « le gras de la jambe s'arrondit ; le bassin se retire en arrière ; l'épine du dos est moins courbée ; la poitrine s'élargit ; les épaules ont des clavicules ; les mains ont des doigts exercés au toucher : pour couronner son organisation, la tête, en se retirant, s'élève sur les muscles du cou »²¹⁰. L'ordre de la description, qui procède de bas en haut, n'est pas anodin : pour Herder, l'ensemble des caractéristiques physiques et métaphysiques propres à l'humain peuvent être inférées à partir de ses deux pieds, formés pour la station droite. Ce mouvement ascendant conduit à la tête, ce « diadème de notre destinée », qui vient « couronner [notre] organisation », martèle le philosophe²¹¹. La tête « est intérieurement et extérieurement organisée pour un centre particulier de gravité » déterminé par la station droite²¹², si bien que la forme extérieure de la tête suffit à distinguer l'humain du singe anthropomorphe : « de la forme même de la tête [...], il résulte que le singe n'est qu'un animal, quelque grande que soit sa ressemblance avec l'homme »²¹³. La déclaration est doublement anti-buffonienne, puisque Herder affirme que non seulement que la différence anthropologique peut être déterminée à partir des seules caractéristiques physiques, mais aussi que la comparaison est la seule méthode qui permette de mettre en évidence cette unicité. Herder s'inscrit ici dans le sillage de Daubenton, dont l'essai de 1764 *Sur les différences de la situation du trou occipital chez l'homme et les animaux*²¹⁴ mettait en application la méthode de la comparaison anatomique pour déterminer un caractère objectif de distinction entre l'humain et les autres animaux : la position du trou occipital, par lequel le crâne repose sur la colonne vertébrale, est un caractère crânien lié chez l'humain à la position verticale²¹⁵. Susceptible d'être mesurée, l'inclinaison du plan du trou occipital constitue un caractère crâniométrique²¹⁶. En effet, selon les mesures de Daubenton, l'angle occipital (qui recevra en anatomie le nom d'« angle de Daubenton ») est quasi nul chez l'homme (3 degrés), quand il est de 37 degrés chez « l'orang » d'Afrique et de 90 degrés chez le cheval. Chez Herder, ce caractère crâniométrique est mis au service d'une esthétique des variations, le philosophe suggérant qu'une légère variation dans le centre de gravité de la tête provoque un changement de la forme tout entière ; selon que l'on fait pencher vers l'avant ou vers l'arrière l'articulation de la tête, c'est un humain ou un singe qu'on obtiendra. Cette approche esthétique des variations présente des affinités avec le

208. Herder, J. G. von (1784), *op. cit.*, p. 159

209. *Ibid.*, p. 158

210. *Ibid.*, p. 156

211. *Ibid.*, p. 162

212. *Ibid.*, p. 170

213. *Ibid.*, p. 168

214. Daubenton, L. [1764], « Mémoire sur les différences de la situation du grand trou occipital dans l'homme et dans les animaux », in *Histoire de l'Académie royale des sciences, année 1764*, Paris, Imprimerie royale, 1767, p. 568-575

215. Nous verrons que la position avancée du trou occipital est utilisée en paléanthropologie comme un critère d'interprétation pour établir la station verticale.

216. Blanckaert, Claude (1987), « Les vicissitudes de l'angle facial » et les débuts de la craniométrie (1765-1875). *Revue de synthèse*, 108(3-4), p. 417-453.

travail de Camper sur le critère de l'angle facial, élaboré à partir de 1768 et développé en 1791 dans la *Dissertation physique* qu'il consacre aux « différences réelles que présentent les traits du visage chez les hommes de différents pays et différents âges »²¹⁷. Le critère de l'angle facial alimente chez Camper un classement hiérarchique des races humaines, mais il soutient aussi une séparation stricte entre les singes et les humains. Mais pour Herder, « *cette forme d'organisation est commune à toute son espèce, dont elle est le caractère distinctif* »²¹⁸.

Vient ensuite le deuxième volet de la démonstration : après avoir montré que la station droite est un caractère distinctif de l'humain, il reste à prouver qu'elle lui est aussi naturelle. Il reste donc à démontrer, selon l'éloquente formule de Herder, que « *l'attitude droite de l'homme n'est naturelle qu'à lui* »²¹⁹. La naturalité désigne ici l'origine, comme chez Rousseau. Toutefois, à la différence de ce dernier, Herder n'opère aucune réduction de la station droite en bipédie et ne demande donc pas si les humains sont originellement des bipèdes, mais s'ils possèdent originellement la station droite. Puisqu'il s'est employé à démontrer que celle-ci constituait une différence anthropologique, cela revient à demander « comment l'homme est arrivé à cette différence ; si elle est naturelle, ou circonstancielle et acquise ? »²²⁰. Si Rousseau, en 1755, avait examiné, pour la repousser, l'hypothèse d'une quadrupédie humaine originelle, cette hypothèse a depuis été soutenue d'une manière beaucoup plus radicale par Pietro Moscati, professeur d'anatomie à l'université de Pavie. En 1770, Moscati publie en effet une conférence sur « les différences corporelles essentielles entre la structure des animaux et des hommes »²²¹, dans laquelle il soutient non seulement que les humains sont par nature des quadrupèdes, mais même que la station droite est pour eux contre-nature : celle-ci occasionne en effet toute une série de désagréments, allant de l'affaissement du cœur aux difficultés de la grossesse et de l'accouchement, en passant par les problèmes de circulation sanguine et la nécessité de devoir apprendre à nager, quand les autres mammifères en ont la capacité innée. Tous ces éléments indiquent, selon Moscati, que la structure du corps humain est par nature celle d'un quadrupède et que la position bipède est donc contre-nature. Outre Moscati, Delamétherie²²² et Monboddo²²³ ont eux aussi envisagé l'hypothèse de la transformation d'un humain quadrupède en humain bipède²²⁴.

Or, cette hypothèse d'une nature originellement quadrupède de l'humain est pour Herder littéralement impensable : « je ne puis concevoir, comment l'espèce humaine, si elle n'a reçu de la nature qu'une attitude abjecte et horizontale, a pu jamais s'élever à une attitude si contrainte

217. Camper, P. (1791), *Dissertation physique de M. Pierre Camper sur les différences réelles que présentent les traits du visage chez les hommes de différents pays et différents âges : Sur le beau qui caractérise les statues antiques et les pierres gravées (publiée de manière posthume par son fils)*, trad. Denis Bernard Quatremere d'Isjonval, Wild et Altheer, Utrecht

218. Herder, J. G. von (1784), *op. cit.*, p. 159

219. *Ibid.*, p. 159

220. *Ibid.*, p. 155

221. Moscati P. (1770), *Delle corporee differenze essenziali che passano fra la struttura de'bruti, e la umana*, Milan, Galeazzi. Le texte est traduit en 1771 en allemand, sous le titre : *Von dem körperlichenwesentlichen Unterschiede zwischen der Structur der Thiere und der Menschen, übersetzt von Johann Beckmann*, Göttingen, Vandenhoeck.

222. Delamétherie, J.-C., (1787), *Principes de la philosophie naturelle*, 2e édition, tome II, Paris, Coursier, p. 113-114.

223. Monboddo, L. J. B. (1774), *Of the origin and progress of language*, vol. 1, Balfour, Edimbourg

224. Sur ces scénarios de transformation d'humains quadrupèdes en bipèdes, voir Stoczkowski W. (1995), « Portrait de l'Ancêtre en Singe : L'Hominisation sans Evolutionnisme dans la Pensée Naturaliste du XVIIIe siècle », in Corbey, R.H.A., Theunissen, B. (éd.), *Ape, Man, Apeman : Changing Views since 1600*, p. 141-146 ; voir également notre chapitre 2, section 2.1.2.

et si compliquée. [...] De la condition de l'animal qui le courbait vers la terre, comment eût-il pû s'élever à l'état d'homme, et avant qu'il ne fût homme, inventer la parole humaine ? »²²⁵. S'il dramatise à l'envi le caractère contre-nature d'une quadrupédie humaine originelle, le philosophe ne fournit pourtant aucun argument pour réfuter cette hypothèse. Uniquement humaine et doublement naturelle, puisqu'elle est à la fois physiquement déterminée et originelle, la station droite conduit à la conclusion que « l'homme est par son organisation un animal raisonnable »²²⁶. En revient-on ici à la conception aristotélicienne de la station droite ? Si l'on aboutit à nouveau à l'institution d'une métaphysique de la station droite, la démarche herdérienne procède à l'inverse de la démarche aristotélicienne : si Aristote suggère que c'est parce qu'il est raisonnable que l'homme se tient droit, Herder considère, lui, que l'homme est raisonnable parce qu'il se tient droit²²⁷. De cette caractéristique physique qu'est la station droite se trouvent donc inférées les autres caractéristiques distinctivement humaines que sont la raison et le langage. La station droite abrite en puissance toutes les autres qualités qui lui sont propres, comme le confirme le contre-exemple du singe avancé par Herder : celui-ci est « formé comme pour la station droite ; aussi est-il plus semblable à l'homme que ses frères ; mais il n'est pas formé en entier pour cela, et cette différence semble le priver de tous ses autres avantages »²²⁸. Au contraire, tout à la fois naturelle et propre à l'humain, la station droite en porte à elle seule la genèse : « nous remarquerons avec admiration quel nouvel ordre de pouvoirs commença avec l'attitude droite de l'homme, et comment par cela seul l'homme devint HOMME »²²⁹. Comment comprendre cette anthropogenèse évoquée ici ? Loin de faire de Herder un précurseur de Lamarck, cette mention du devenir humain signifie que c'est ici parce qu'il se tient droit que l'humain a acquis la raison et le langage, devenant ainsi pleinement humain.

Cette nouvelle institution d'une métaphysique de la station droite conduit à la résurgence d'un monisme naturaliste dans lequel l'anthropomorphisme se conjugue de nouveau à l'anthropocentrisme. Herder développe en effet une philosophie de la nature fondée sur l'unité des formes vivantes, sur « une certaine unité d'organisation »²³⁰ dans laquelle on reconnaît le motif de l'anatomie transcendantale développée au XIXe siècle. Cette unité, fondée sur la « ressemblance dans la structure osseuse de tous les animaux terrestres »²³¹, est définie par « un type exemplaire »²³², qui est l'humain. « Plus les créatures se rapprochent de l'homme, plus elles ont de ressemblance avec lui dans leur forme générale ; et la nature, dans la variété infinie qu'elle aime, semble avoir construit toutes les créatures vivantes sur notre terre d'après un seul et même type d'organisation »²³³. Herder prône donc un anthropomorphisme généralisé, dans une série anatomique qui converge vers la station droite humaine. Mais cet anthropomorphisme explicite se conjugue à une perspective résolument anthropocentrée : « l'homme semble être parmi les animaux cette parfaite créature centrale qui, sans briser l'individualité de sa destinée, réunit en

225. Herder, J. G. von (1784), *op. cit.*, p. 160

226. *Ibid.*, p. 165

227. Je nuancerai sur ce point l'interprétation proposée par Elisabeth de Fontenay, qui situe avec Herder le « moment où se réinstaura en partie sur une base explicitement aristotélicienne le propre bipédique et langagier de l'homme ». Voir De Fontenay, E. (1998), *op. cit.*, p. 512

228. Herder, J. G. von (1784), *op. cit.*, p. 166

229. *Ibid.*, p. 162

230. *Ibid.*, p. 89

231. *Ibid.*, p. 90

232. *Ibid.*, p. 89

233. *Ibid.*, p. 91

elle le plus grand nombre possible de rayons et de formes »²³⁴. L'humain est ici au centre du cercle des vivants, à la place que lui assigne la station droite, tandis qu'autour de lui, les animaux se répartissent selon leur degré de ressemblance. Selon Herder, cette place centrale est désignée par Dieu, dont il formule ainsi le commandement anthropologique : « Marche la tête levée, et sois le Dieu des animaux »²³⁵.

1.3.2 La station droite comme destin physique

La réhabilitation de la station droite comme caractéristique propre à l'humain, mais aussi son institution comme critère d'une définition naturaliste de l'humain, sont aussi le projet de l'anthropologie physique développée par Blumenbach à la fin du XVIIIe siècle. A ses yeux, la prétendue impossibilité d'une définition naturaliste de l'humain n'est que la conséquence d'une méthodologie erronée. La méthode de Linné, qui opère les « séparations les plus contre nature » et procède à des « rapprochements singuliers »²³⁶ est particulièrement visée : la classification linéenne, fondée sur le nombre de dents, produit des « systèmes artificiels, c'est-à-dire, des systèmes formés d'après quelques caractères particuliers qui servent de fondement à la classification »²³⁷. Blumenbach, au contraire, entend définir une méthode naturelle privilégiant les caractères qui sont à la fois les plus évidents pour l'observateur et les plus habituels pour l'animal : c'est la raison pour laquelle il a « fondé particulièrement [s]es ordres sur les organes du mouvement, parce qu'ils frappent le plus les yeux, et que généralement ils répondent exactement à l'habitude totale de l'animal »²³⁸. Contre Linné, le naturaliste allemand est le théoricien d'une approche fonctionnelle rapportant systématiquement la structure anatomique aux fonctions qui lui sont associées et qui se manifestent dans « l'habitude » de l'animal. Cette approche fonctionnelle vise aussi les spéculations purement anatomiques de Camper sur le critère différentiel de l'angle facial, qui a notamment été utilisé en 1795 par Cuvier et Geoffroy Saint-Hilaire dans leur description de « l'orang-outang » (désignant ici le Pongo de Batavia ou « Pongo des Indes orientales » décrit par Von Wurmb en 1780)²³⁹ : dans cette nomenclature des singes fondée sur l'angle entre la « ligne horizontale » et la « ligne faciale », l'orang est classé parmi les babouins (avant-dernier degré dans l'échelle des singes) en raison de son angle facial aigu²⁴⁰ – cette classification est généralement adoptée jusqu'à sa remise en question par Owen en 1835²⁴¹.

L'anthropologie physique élaborée par Blumenbach mobilise cette méthode fonctionnelle, dont il entend démontrer la supériorité sur celle de Linné, qui ne permettait pas de distinguer l'humain du singe et conduisait à l'impossibilité d'une définition strictement naturaliste de l'humain. Au

234. *Ibid.*, p. 91

235. *Ibid.*, p. 152

236. Blumenbach, J.F. (1799), *Manuel d'histoire naturelle*, 6e édition, trad. Soulange Artaud, tome I, Metz, Collignon, 1803, p. 65

237. *Ibid.*, p. 65

238. *Ibid.*, p. 66

239. Geoffroy Saint-Hilaire, E., Cuvier, G. (1795), « Histoire naturelle des orangs-outangs », *Magasin Encyclopédique* I (3), p. 451-463

240. Barsanti G. (1989). « L'orang-outan déclassé. Histoire du premier singe à hauteur d'homme (1780-1801) et ébauche d'une théorie de la circularité des sources ». In : *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, Nouvelle Série. Tome 1 fascicule 3-4, pp. 67-104.

241. Owen, R. (1835) « On the osteology of the chimpanzee and orang utan », *Transactions of the Zoological Society of London*, 1, p. 343-379

contraire, Blumenbach affirme pouvoir énoncer « les caractères extérieurs d'après lesquels on peut distinguer l'homme, non seulement de tous les animaux, mais même du singe, qui lui ressemble le plus »²⁴², annonçant ainsi la dissolution du problème de la ressemblance qui avait causé tant de tourment à ses prédécesseurs. L'anthropologie physique développée dans le traité sur l'*Unité du genre humain et ses variétés* le double programme exposé par l'anthropologie philosophique de Herder : « il faut démontrer : 1e. Que la station verticale est appropriée à la structure de l'homme. 2e. Qu'elle lui est exclusive »²⁴³. C'est à l'adéquation entre structure et fonction qu'il revient ici de faire la preuve de la naturalité de la station droite humaine : « la structure de l'homme démontre que la station verticale lui est naturelle »²⁴⁴. L'approche fonctionnelle de Blumenbach va donc le conduire à démontrer que l'humain est physiquement destiné à se tenir droit sur ses deux pieds : « la conformation de l'homme, et particulièrement les os de ses hanches en forme de bassin, la proportion de ses cuisses à ses bras, la largeur de plantes de ses pieds, tout indique qu'il est destiné à se tenir sur ses deux pieds »²⁴⁵. La structure anatomique humaine se voit ici désignée comme une démonstration « *a priori* »²⁴⁶ de la naturalité de la station droite. Ce n'est qu'afin de réfuter la thèse, jugée extravagante, de Moscati, selon laquelle la station droite est contre-nature, que Blumenbach consent à déployer les arguments anatomiques impliqués dans cette démonstration *a priori*. Quatre arguments sont principalement mis en avant, à commencer par une caractéristique anatomique qui « démontre au premier coup d'œil que la nature a formé l'homme pour qu'il gardât la station verticale »²⁴⁷ : les proportions du corps humain, dans lequel les membres inférieurs et supérieurs sont plus longs que le tronc. Viennent ensuite les deux pieds humains : la force des extrémités inférieures (les mains) est moindre que celle des extrémités supérieures (les pieds), ces dernières étant seules « destinées à soutenir le poids du corps »²⁴⁸. De plus, « l'ostéogénie » (qu'on désignerait aujourd'hui comme l'ostéogénèse, c'est-à-dire sur l'étude du développement des os au cours de la croissance) indique que l'ossification des os du pied (les os du tarse et en particulier le calcaneum, qui est l'os du talon) est achevée bien avant celle des os de la main (les os du carpe). Ce sont en outre les muscles situés à l'arrière de la jambe (muscle soléaire et muscles jumeaux), formant le mollet, qui « semblent destinés par la nature à maintenir l'homme dans la station verticale »²⁴⁹. Enfin, Blumenbach souligne l'unicité du pelvis humain, puisqu' « on ne trouve vraiment de bassin que dans le squelette de l'homme » : chez l'orang-outan et l'éléphant, les deux seuls mammifères dont le pelvis a selon lui quelque « analogie » avec l'humain, la forme est différente²⁵⁰. L'humain est donc « destiné à marcher à deux pieds », martèle Blumenbach²⁵¹ : toute sa structure « s'oppose évidemment à ce qu'il puisse jamais prendre la démarche des quadrupèdes »²⁵². Même les enfants, souligne-t-il, « ne s'avancent dans cette attitude que les genoux fléchis »²⁵³. Quant à la démonstration *a posteriori*

242. Blumenbach J. F. (1799), *op. cit.*, p. 8

243. Blumenbach, J. F. (1795), *De l'unité du genre humain et de ses variétés*, 3e éd., trad. Frédéric Chardel, Paris, Allut, 1804, p.45

244. Blumenbach, J. F. (1795), *op. cit.*, p. 47

245. Blumenbach, J. F. (1799), *op. cit.*, p. 70

246. Blumenbach, J. F. (1795), *op. cit.*, p. 45

247. *Ibid.*, p.48

248. *Ibid.*, p. 50

249. *Ibid.*, p.51

250. *Ibid.*, p. 53

251. *Ibid.*, p.51

252. *Ibid.*, p. 49

253. *Ibid.*, p. 49

de la naturalité de la station droite « par le témoignage unanime de toutes les nations »²⁵⁴, elle ne fait guère difficulté : ces histoires d'enfants quadrupèdes sont « très douteuses »²⁵⁵ ; au contraire, « on trouvera dans celles avérées qu'ils se tenaient habituellement debout »²⁵⁶.

Si l'humain est physiquement destiné à se tenir droit, il reste à démontrer que lui seul est dans ce cas et que les naturalistes ont donc eu tort d'accorder aussi la station droite aux singes anthropomorphes. Blumenbach reprend la catégorie des quadrumanes, forgée par Tyson et reprise par Buffon, pour montrer que la structure anatomique des singes est incompatible avec la station droite : « le singe et les animaux que l'on nomme habituellement anthropomorphes [...] ne sont réellement ni bipèdes ni quadrupèdes, mais quadrumanes. Ils ont aux mains de derrière un véritable pouce »²⁵⁷. Or, cette différence de structure implique une fonction locomotrice différente, manifestée par l'habitude arboricole des quadrumanes : la main de l'orang-outan et des autres anthropomorphes « démontre que la nature les a formés pour vivre principalement sur les arbres »²⁵⁸, tandis que « l'homme, destiné seul à se tenir debout, est pourvu d'un gros orteil »²⁵⁹. Du reste, « la progression dans la station verticale n'est chez les singes que le produit de l'éducation »²⁶⁰, note Blumenbach : l'attitude droite paraît être pénible à l'orang-outan, tel que l'ont représenté Tyson et Vosmaer, appuyé sur un bâton. Au contraire, « l'homme est le seul des mammifères qui dans cette situation puisse conserver l'équilibre en se portant d'un pied sur l'autre ». Ainsi, conclut Blumenbach, « la station verticale lui convient tellement que la nature la lui a exclusivement accordée »²⁶¹.

Cette réhabilitation de la station droite permet à Blumenbach de faire de cette caractéristique le critère d'une définition naturaliste de l'humain, dans laquelle la station droite constitue un critère taxinomique : il est le premier à proposer une définition du genre *Homo* fondée sur des caractéristiques anatomiques, ce qui contribue à faire de ce naturaliste une figure fondatrice de l'anthropologie physique. Dès 1775, dans la dissertation « sur la variété naturelle du genre humain », trois caractéristiques distinctives sont placées au premier plan : l'attitude verticale (*situs erectus*), la possession de deux mains (*manus duae*) et de deux pieds (*pedes bini*)²⁶² – la présence ou l'absence de pouce opposable étant le critère de distinction entre une main et un pied. Mais c'est dans le *Manuel d'histoire naturelle* que Blumenbach fait de ces caractéristiques un instrument taxinomique permettant de placer dans un ordre séparé le genre *Homo*, que Linné avait classé dans l'ordre des Primates. En 1779, la première édition du *Manuel d'histoire naturelle* consacre l'ordre *Inermis*, c'est-à-dire l'ordre du « sans armes ». Cet « ordre premier » est dédié au « genre premier », *Homo*, qui abrite à son tour l'unique espèce *Homo sapiens* : il comprend uniquement « l'homme avec deux mains »²⁶³, tandis que l'ordre des *Pitheci* rassemble les « animaux à quatre mains »²⁶⁴. Le genre *Homo* s'y trouve défini de la manière suivante : « animal

254. Blumenbach, J. F. (1795), *op. cit.*, p. 45

255. *Ibid.*, p. 46

256. *Ibid.*, p.46

257. *Ibid.*, p. 59

258. *Ibid.*, p. 61

259. *Ibid.*, p. 59

260. *Ibid.*, p. 61

261. *Ibid.*, p.62

262. Blumenbach, J. F. (1775), *De Generis humani varietate nativa*, 1e édition, Göttingen, Rosenbusch, p. 25-26

263. Blumenbach, J. F. (1779), *Handbuch der Naturgeschichte*, 1^oéd., Göttingen, Dieterich, p. 57 « der Mensch mit zwei Händen »

264. *Ibid.*, p. 65-69 : l'ordre des *Pitheci*, caractérisé par son mode de vie arboricole, comprend les genre *Simia*,

rationnel, parlant, érigé, bimane » (« *animal rationale, loquens, erectum, bimanum* »)²⁶⁵. L'ordre « Sans armes » est remplacé dans la quatrième édition de 1791 par l'ordre Bimane (*Bimanus*)²⁶⁶, tandis que les singes sont rassemblés dans l'ordre des Quadrumanes (*Quadrumana*)²⁶⁷. Le genre *Homo* y est désormais défini comme un « animal érigé, bimane, sans armes, rationnel, parlant » (« *Animal erectum, bimanum, inerme, rationale, loquens* »)²⁶⁸. Blumenbach ajoute à cette définition du genre *Homo* des caractères des dents : quatre incisives en haut et en bas,²⁶⁹. Enfin, à partir de la cinquième édition, en 1797, le genre *Homo* est défini par une formule plus ramassée (« *Erectus, bimanus* »), ainsi que par son menton saillant et ses « dents également rapprochées, à canines inférieures droites »²⁷⁰.

En classant l'humain dans l'ordre séparé des Bimanes, abritant un seul genre et une seule espèce, Blumenbach est l'inventeur de l'isolationnisme taxinomique, consistant à isoler l'humain des autres animaux, et en particulier des singes, par une série de barrières taxinomiques : il revient ici à la classification de refléter l'unicité humaine. On notera d'autre part que la réhabilitation de la station droite conduit à la consécration de la bimanie par rapport à la bipédie. « Il résulte de ce que j'ai dit jusqu'ici sur la station verticale de l'homme, que le grand avantage de cette conformation est le libre exercice des mains les plus parfaites »²⁷¹, note ainsi Blumenbach : les deux pieds ne sont qu'une condition anatomique de la station droite, alors que les deux mains en sont la conséquence. On notera, enfin, que la métaphysique de la station droite se trouve réinstituée dans son motif topique du visage tourné vers le ciel, qui réapparaît ici à travers la citation de Boèce par laquelle le naturaliste clôt sa démonstration : « l'homme seul vers le ciel lève son front hardi, et debout, le corps droit, dans sa démarche altière, du haut de son dédain il regarde la terre »²⁷². La définition naturaliste de l'humain par la station droite aboutit donc également dans l'anthropologie physique de Blumenbach à la résurgence d'une métaphysique de la station droite, attestant de l'impossible naturalisation de la station droite.

1.3.3 Les difficultés de la caractéristique anthropologique

Ayant retrouvé sa valeur absolument distinctive, le critère de la station droite joue un rôle fondamental dans la construction d'une anthropologie fondée sur le projet d'une définition naturaliste de l'humain, qui s'appuie sur des propriétés anatomiques susceptibles d'exprimer l'humain tout entier, dans l'ensemble de ses caractéristiques physiques et métaphysiques. Cependant, cette définition naturaliste donne lieu à la constitution d'une seconde métaphysique de la station droite, consistant non plus à interpréter cette caractéristique physique à partir de principes métaphysiques, mais à inférer de cette seule caractéristique physique le statut métaphysique de l'humain. Dans ce cadre, le *topos* métaphysique de la station droite a été réinstauré, au sein d'une philosophie moniste de la nature. Or, cette reconquête d'une unicité essentielle, fondée dans la nature,

Papio, Cercopithecus et Lemur.

265. *Ibid.*, p. 60

266. Blumenbach, J. F. (1791), *Handbuch der Naturgeschichte*, 4^e édition, Göttingen, Dieterich, p. 49

267. *Ibid.*, p. 49

268. *Ibid.*, p. 52

269. *Ibid.*, p. 52 : « Dentes primores incisores supra et infra 4. laniarii longitudine reliquis aequales, approximati ».

270. Blumenbach, J. F. (1797), *Handbuch der Naturgeschichte*, 5^e édition, p. 59 : « Mento prominuto. Dentibus aequaliter approximatis ; incisuris inferioribus erectis »

271. Blumenbach, J. F. (1795), op. cit., p. 58

272. *Ibid.*, p. 62

se heurte à de graves difficultés. Kant, qui publie en 1784 une recension des *Idées* de Herder, pointe durement les erreurs inhérentes à un tel projet. Selon lui, il est en effet impossible d'inférer le caractère raisonnable de l'être humain à partir de sa seule station verticale, comme prétend le faire Herder. L'interprétation spéculative de la station droite développée par ce dernier relève selon Kant d'une métaphysique illégitime, qui est produite par inférence à partir des caractères physiques²⁷³. Dans cette critique de l'anthropologie herdérienne, Kant démontre que ce n'est pas l'organisation physique qui détermine l'humain à être raisonnable ; c'est au contraire la rationalité qui détermine la verticalité du corps et sa position sur deux pieds²⁷⁴.

Ce rapport entre rationalité et bipédie est établi par Kant à partir de sa lecture de Moscati, dont il a fait une recension très positive en 1771²⁷⁵. De cette lecture, Kant retient que l'homme est par nature quadrupède : la structure quadrupède du corps humain indique que la nature a pourvu « à la conservation de l'homme en tant qu'animal, *pour soi et pour son espèce* »²⁷⁶. Mais il retient aussi « qu'un germe de raison a également été placé en l'homme, qui, s'il se développe, le détermine pour la *société*, et lui fait adopter durablement la position la plus appropriée à cette fin, à savoir la position *bipède*, grâce à laquelle il l'emporte infiniment sur les animaux »²⁷⁷. Le philosophe ne nous donne pas plus d'indices ici sur la relation qu'il suppose entre la rationalité, la sociabilité et la bipédie. On comprend toutefois que Kant fait du passage de l'aptitude raisonnable à la rationalité effective la cause de l'adoption de la bipédie : il décrit la transformation d'un humain quadrupède en bipède, sous l'effet du développement de la raison.

C'est à l'*Anthropologie du point de vue pragmatique* qu'il faut se reporter pour glaner quelques indices sur le lien que Kant établit entre les caractéristiques physiques de l'homme et l'exercice de la raison. Toutefois, le philosophe annonce d'emblée que son anthropologie ne sera pas une « connaissance physiologique de l'homme », consistant à étudier « ce que la *nature* fait de l'homme », mais une « connaissance pragmatique de ce que l'homme, en tant qu'être de libre activité, fait ou peut et doit faire de lui-même »²⁷⁸. En effet, une anthropologie du point de vue physiologique impliquerait une connaissance des « causes naturelles »²⁷⁹, sans laquelle on est réduit à une vaine spéculation théorique. Sans doute la même objection vaut-elle à l'encontre d'une hypothétique anthropologie du point de vue anatomique. On trouve pourtant, dans la deuxième partie de l'ouvrage, intitulée « La caractéristique anthropologique », quelques éléments relatifs à ce que l'homme fait de ses caractéristiques physiques, dans la section consacrée au « caractère de l'espèce ». Kant part du constat que la caractéristique anthropologique, portée au niveau de l'espèce, constitue une tâche impossible. « L'indication du caractère de l'espèce humaine » est un « problème de toute façon insoluble »²⁸⁰. En effet, pour caractériser les êtres

273. Kant, E. (1784), « Rezension zu Johann Gottfried Herder : Ideen zu einer Philosophie der Geschichte der Menschheit », in *Schriften zur Anthropologie, Geschichtsphilosophie, Politik und Pädagogik II*, éd. W. Weischedel, Francfort, 1977, p. 781-794

274. *Ibid.*

275. Kant, E. (1771), « Compte-rendu de l'écrit de Moscati sur "La différence essentielle entre la structure des animaux et des hommes" », in *Ecrits sur le corps et l'esprit*, traduit par Grégoire Chamayou, GF, 2007, pp 104-106. Kant commence son compte-rendu ainsi : « Nous avons là l'homme naturel remis sur ses quatre pattes : un anatomiste perspicace l'y fait retomber, là où le pénétrant Rousseau a échoué en philosophe », p. 104

276. *Ibid.*, p. 106

277. *Ibid.*, p. 106 : les désagréments liés à la station droite selon Moscati apparaissent ainsi comme la contre-partie de ce que l'homme a « si fièrement hissé sa tête au-dessus de ses anciens camarades »

278. Kant, E. (1800), *Anthropologie du point de vue pragmatique*, seconde édition, Paris, Vrin, 2009, p. 83

279. *Ibid.*, p. 83

280. *Ibid.*, p. 253

d'une espèce, il faut pouvoir les comparer avec d'autres êtres avec lesquels ils ont quelque chose en commun ; ce par quoi ils se distinguent pourra alors être utilisé comme une propriété distinctive. Or, selon Kant, cette démarche comparative ne peut pas être utilisée pour l'espèce humaine : si le concept qui lui correspond est celui d' « être *terrestre* raisonnable »²⁸¹, la comparaison est impossible, « car nous n'avons pas, d'êtres raisonnables non terrestres, une connaissance qui permettrait d'indiquer leur propriété et de caractériser ainsi cette espèce terrestre parmi les autres espèces raisonnables en général »²⁸². Comme Buffon, Kant conclut à l'impossibilité de comparer l'humain à des êtres dépourvus de raison.

Le philosophe se sort de cette difficulté en reprenant la voie de l'anthropologie pragmatique, consistant à examiner ce que l'homme fait de ses propriétés naturelles : « pour assigner à l'homme sa classe dans le système de la nature, il ne reste que ceci : il a un caractère qu'il se crée à lui-même, car il a le pouvoir de se perfectionner selon des buts qu'il a choisis lui-même »²⁸³. L'humain se voit donc caractérisé comme « un animal capable de raison (*animal rationabile*) », qui « peut faire de lui-même un animal raisonnable (*animal rationale*) »²⁸⁴. Le passage de l'aptitude rationnelle à la rationalité dépend pour partie de ce que Kant appelle la « disposition technique » : définie comme l'« aptitude mécanique doublée de conscience »²⁸⁵, celle-ci concerne les caractéristiques physiques que l'homme est susceptible d'exploiter en faisant usage de sa raison. Or, c'est la main et non le pied qui se trouve ici consacrée. La main humaine est désignée comme le support du passage de l'aptitude rationnelle à la rationalité : elle constitue la « disposition technique » humaine par excellence. Kant considère en effet que « ce qui caractérise l'homme comme animal raisonnable se trouve dans la forme et l'organisation de sa main, de ses doigts et de ses dernières phalanges et réside en partie dans leur structure, en partie dans la délicatesse de leur sensibilité ; en cela la nature a rendu l'être humain capable, non d'un seul type mais de toutes les formes de manipulation, et l'a rendu par conséquent susceptible d'utiliser la raison, montrant par là que sa disposition technique ou son habileté sont celles d'un animal raisonnable »²⁸⁶. Selon Kant, ce n'est donc pas parce qu'il est raisonnable que l'homme a des mains, ni parce qu'il a des mains qu'il est raisonnable : c'est un être susceptible de devenir raisonnable selon l'usage qu'il fait de ses mains.

La bipédie occupe apparemment un statut secondaire dans l'interprétation kantienne de la disposition anatomique humaine. Kant se garde d'ailleurs d'apporter ici la moindre réponse aux deux questions qu'il mentionne quant au caractère naturel et distinctif de la bipédie humaine : « L'homme était-il destiné à marcher à quatre pattes (comme le suggère Moscati, peut-être à titre de simple thèse pour une dissertation) ou sur ses deux pieds ? Le Gibbon, l'Orang-Outang ou le Chimpanzé ont-ils cette destination (sujet de polémique entre Linné et Camper) ? »²⁸⁷. Bien que les deux mains soient ici consacrées comme la caractéristique anthropologique de l'espèce, c'est bien l'adoption de la bipédie, que Kant relie au développement de la raison, qui constitue la condition de possibilité du libre usage des mains et donc de l'exercice effectif de la raison. Toutefois, loin d'amorcer une naturalisation de la station droite, la caractérisation kantienne de

281. Kant, E. (1800), *op. cit.*, p. 253

282. *Ibid.*, p. 253

283. *Ibid.*, p. 253

284. *Ibid.*, p. 253

285. *Ibid.*, p. 253

286. *Ibid.*, p. 254

287. *Ibid.*, p. 254

l'humain comme créature bimanne parce que bipède consacre dans la rationalité, en lieu et place de la divinité, la cause du redressement de l'humain sur ses deux pieds.

Chapitre 2

Forme, fonction, évolution : trois philosophies du pied humain

Sommaire

2.1	L'accentuation des différences dans l'approche fonctionnelle	54
2.1.1	La perfection fonctionnelle du pied humain	54
2.1.2	La transformation fonctionnelle d'une main de singe en pied humain . .	58
2.2	L'approche structuraliste des ressemblances	62
2.2.1	L'anatomie humaine excentrée par la théorie des analogues	62
2.2.2	Unité morphologique, unicité anthropologique	65
2.2.3	Divergences méthodologiques sur le pied, convergence métaphysique sur la main	69
2.3	La généalogie du pied humain	72
2.3.1	Y a-t-il eu une révolution darwinienne en anthropologie?	72
2.3.2	Les ressemblances et les différences rapportées à la communauté d'origine	75
2.3.3	La réhabilitation de l'ordre des Primates contre l'ordre des Bimanes . .	78

Au XIXe siècle, la bipédie est mise au service d'une définition naturaliste de l'humain, fondée sur des critères strictement anatomiques. En conséquence d'un dualisme méthodologique réservant à la science naturelle l'étude de l'humain sous son seul aspect physique, la station droite est naturalisée : elle cesse d'être considérée comme le support d'attributs métaphysiques pour être envisagée comme le support des caractéristiques physiques distinctives de l'humain que sont ses deux pieds et ses deux mains. Pourtant, dans le cadre de cette définition naturaliste, le pied humain constitue l'objet de philosophies anatomiques adverses : il est tantôt considéré, dans une perspective fonctionnaliste d'inspiration aristotélicienne, comme l'expression de l'unicité fonctionnelle de la station droite humaine, tantôt, dans une perspective structuraliste d'inspiration platonicienne, comme l'expression d'une unité structurelle dont participe la station droite humaine. A ce premier débat sur la nature de pied humain s'en ajoute un second, qui questionne l'origine de la bipédie humaine et sa possible acquisition dans le temps. Ces deux niveaux d'interrogation sont le terrain problématique sur lequel s'installe l'anthropologie évolutionniste dans la seconde moitié du XIXe siècle. Si ce conflit entre différentes philosophies anatomiques du pied humain intéresse notre analyse, c'est aussi parce qu'il est toujours d'actualité dans la paléoanthropologie contemporaine, où se disputent deux grands courants d'interprétation de la bipédie, l'un attentif aux particularités fonctionnelles et aux adaptations spécialisées, l'autre sensible à l'unité de structure et aux caractères généraux.

2.1 L'accentuation des différences dans l'approche fonctionnelle

2.1.1 La perfection fonctionnelle du pied humain

L'humain est-il destiné à marcher en se tenant droit sur ses deux pieds ? Il revient désormais à l'anatomie comparée de démontrer que l'humain est physiquement destiné à cette posture et à cette locomotion. Tel était déjà le projet développé par Blumenbach. Néanmoins, l'approche fonctionnelle privilégiée par ce dernier avait conduit, comme nous l'avons exposé dans le chapitre précédent, à consacrer des caractéristiques anthropologiques excédant le seul registre physique et donc métaphysiques, telles que la rationalité, le langage ou la vulnérabilité. Au contraire, l'approche fonctionnelle également privilégiée dans l'anatomie comparée de Cuvier doit permettre de démontrer que « l'homme est destiné à marcher debout »¹ en s'en tenant à l'étude de ses caractères anatomiques et de la fonction posturale et locomotrice qui leur est associée. C'est dans le premier tome de ses *Leçons d'anatomie comparée*, publié en 1800, que Cuvier développe l'étude de la fonction locomotrice humaine. Si la génération, la nutrition et la mort sont les trois grandes fonctions communes à tous les corps organisés, la locomotion (la « faculté de se mouvoir à volonté », mobilisant les organes du mouvement) constitue (avec la « faculté de sentir », mobilisant les organes de la sensation et liée au système nerveux) une caractéristique fondamentale des animaux, qui détermine à son tour des fonctions vitales telles que la digestion, la circulation et la respiration². Cette hiérarchie des fonctions repose sur le principe de « subordination des caractères », défini en botanique par Jussieu et appliqué par Cuvier au règne animal³, afin de classer les organismes selon leur manière d'exercer les fonctions propres au vivant, en suivant les

1. Cuvier, G. (1798), *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*, Paris, Baudouin, p. 76

2. Cuvier, G. (1800), *Leçons d'anatomie comparée*, 1ère édition, tome I, Paris, Crochard, p. 11

3. *Ibid.*, p. 20

modifications des organes qui desservent ces fonctions.

En faisant de l'unité fonctionnelle de l'organisme le principe de son anatomie comparée, Cuvier s'inscrit dans une filiation aristotélicienne explicitement revendiquée, puisqu'il reconnaît à Aristote le mérite d'avoir rangé « les faits, non point selon les espèces, mais selon les organes et les fonctions, seul moyen d'établir des résultats comparatifs »⁴. La fidélité de Cuvier à la méthode aristotélicienne va plus loin : il en reprend l'orientation anthropocentriste, consistant à voir en l'humain « un exemple de l'organisation la plus parfaite et la plus compliquée »⁵. Il en reprend également la méthodologie anthropomorphiste, consistant à prendre l'humain comme modèle auquel sont comparés les autres animaux. « Nous suivrons dans les autres animaux les différents degrés par lesquels ils se rapprochent plus ou moins de la simplicité »⁶, annonce ainsi l'anatomiste en préambule de son *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. Les *Leçons d'anatomie comparées* restent fidèles à cet ordonnancement, en réservant la première place à l'anatomie humaine, à laquelle est ensuite comparée celle des mammifères, des oiseaux, des reptiles et des poissons. Ces animaux vertébrés, définis par la forme « qui est celle de l'homme et des animaux qui lui ressemblent le plus »⁷, représentent l'un des quatre grands embranchements du règne animal⁸, aux côtés des animaux mollusques, des animaux articulés (comme les insectes et les vers) et des animaux rayonnés (ou zoophytes).

Si elle se situe dans un héritage aristotélicien, cette anatomie comparée fondée sur les fonctions se trouve aussi directement dirigée contre la méthode des naturalistes du siècle précédent. Selon Cuvier, ces derniers se sont fourvoyés en se contentant de la forme extérieure pour établir leurs classifications. Ainsi, ils se sont laissés égarer par la ressemblance extérieure entre les singes et les humains. Or, la seule forme extérieure est insuffisante pour l'anatomiste : il convient en premier lieu de « faire connaître la structure intérieure »⁹ des organes, pour ensuite considérer ces mêmes organes « en action ». Après avoir exposé la structure des organes du mouvement, Cuvier s'intéresse donc aux « organes du mouvement considérés en action »¹⁰, selon deux aspects fonctionnels, l'un statique ou postural, l'autre dynamique ou locomoteur : la station, « produite uniquement par l'action soutenue des muscles extenseurs de toutes les articulations »¹¹, se trouve en effet distinguée de la marche, qui implique les muscles fléchisseurs des jambes.

L'étude de « l'organisation de l'homme »¹² vise à démontrer l'adéquation entre la structure anatomique et la fonction posturale et locomotrice : elle doit ainsi permettre de mettre en évidence l'unité fonctionnelle du corps humain en même temps que son unicité, permettant de le distinguer du type fonctionnel des singes. Le type fonctionnel humain correspond à la « station sur deux pieds, à corps vertical »¹³. A cette fonction, Cuvier associe quatre conditions anatomiques nécessaires au maintien de l'équilibre vertical du corps, du point de vue statique ou postural.

4. Cuvier, G. (1811), article « Aristote », in *Biographie universelle*, Paris, Michaud, t. II, p. 456-464

5. Cuvier, G. (1798), *Tableau élémentaire*, p. 6

6. *Ibid.*, p. 6

7. Cuvier, G. (1817), *Règne animal*, tome 1, Paris, Deterville, p. 57

8. *Ibid.*, p. 57 : « il existe quatre formes principales, quatre plans généraux, si l'on peut s'exprimer ainsi, d'après lesquels tous les animaux semblent avoir été modelés »

9. Cuvier, G. (1800), *Leçons d'anatomie comparée*, p. 470

10. *Ibid.*, p. 471

11. *Ibid.*, p. 472

12. *Ibid.*, p. 478

13. *Ibid.*, p. 473

« Pour qu'un corps puisse se tenir dans une position verticale », il faut en effet : 1) « que toutes ses parties soient disposées de manière à être facilement maintenues en équilibre » ; 2) « que les muscles aient la force d'en corriger continuellement les mouvements d'aberration » ; 3) « que la ligne de gravité du corps entier tombe dans les bornes du plan qu'occupent les appuis du corps, ou ses pieds » ; 4) « que les pieds eux-mêmes soient disposés de manière à saisir, pour ainsi dire, les inégalités du sol, et à s'y cramponner ». Or, affirme Cuvier, « l'homme est le seul animal qui réunisse toutes ces conditions au degré nécessaire »¹⁴.

Toutefois, il ne suffit pas de montrer que l'humain est le seul animal capable de se tenir droit sur ses deux pieds : il faut encore montrer que toutes les parties de sa structure anatomique le destinent à ce mode de station. Les « conditions nécessaires » au maintien de la station verticale sur deux pieds se trouvent en effet desservies par une série de caractères anatomiques répartis sur l'ensemble du corps, ordonnés selon les trois parties principales du type d'organisation humain que sont les pieds, le bassin et la tête. Chacune de ces parties est fonctionnellement liée aux autres, si bien que la structure de l'une permet d'inférer celle des autres. La totalité fonctionnelle formée par les différentes parties du squelette locomoteur humain fournit une parfaite illustration du principe de la « corrélation des formes », présenté par Cuvier comme le principe de l'anatomie comparée, au moyen duquel, en paléontologie, « chaque sorte d'être pourrait, à la rigueur, être reconnue par chaque fragment de chacune de ses parties »¹⁵. Appliqué à la paléontologie, ce principe de corrélation des caractères permet à Cuvier d'affirmer qu'il est capable de reconstituer un squelette entier à partir d'une seule de ses parties : « tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont toutes les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une action réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi ; et par conséquent chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres »¹⁶. Cette méthode constitue selon l'anatomiste « une marque plus sûre que toutes celles de Zadig »¹⁷.

Le pied humain vient illustrer de manière paradigmatique le principe de la corrélation des formes, selon lequel la partie permet de restituer le tout et toute partie peut être déduite d'une autre. Destinés à maintenir l'équilibre du corps en posture verticale, les deux pieds se trouvent en effet associés à quatre caractéristiques distinctives de la structure anatomique humaine, appréhendée en tant que totalité fonctionnelle. Tout d'abord, la structure musculaire du pied conditionne la structure musculaire de la jambe et des fessiers : les muscles extenseurs du talon, qui permettent à la jambe d'être « maintenue dans l'état où il faut qu'elle soit pour sa station »¹⁸, se prolongent dans les muscles de la jambe, formant le mollet, et dans les muscles fessiers, formant la fesse. L'unicité fonctionnelle du pied humain permet ainsi de déduire deux autres caractéristiques anatomiques propres à l'humain : « l'homme est le seul animal qui ait de véritables fesses, comme il est le seul qui ait de vrais mollets »¹⁹, souligne Cuvier à la suite d'Aristote. Ensuite, les deux pieds humains sont fonctionnellement associés à la largeur du bassin ainsi qu'à la longueur et à l'obliquité du col du fémur, impliqués dans le maintien de la ligne de gravité du corps dans

14. *Ibid.*, p. 473

15. Cuvier, G. (1812), *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes*, tome 1, « Discours préliminaire », Paris, Deterville, p. 58

16. *Ibid.*, p. 58

17. *Ibid.*, p. 63

18. Cuvier, G. (1800), *Leçons d'anatomie comparée.*, p. 473

19. *Ibid.*, p. 473

l'espace compris entre les deux pieds²⁰. Enfin, on peut déduire de la forme du pied humain la position verticale de la tête au sommet du corps, qui dépend de la position du trou occipital, de la direction des yeux et de la bouche et de la faiblesse du ligament cervical²¹. Cette corrélation anatomique vient donc illustrer chez Cuvier la perfection fonctionnelle du pied humain, dont la « forme avantageuse »²² permet d'appuyer l'ensemble du pied au sol, « ce qu'aucun autre animal ne fait aussi parfaitement »²³.

Le principe cuviériste des corrélations se trouve illustré d'une manière plus spectaculaire encore par le statut accordé à une seule partie du pied humain : le gros orteil, qui permet à lui seul de déduire l'ensemble de la structure anatomique humaine, parce qu'il est la marque la plus emblématique de son unicité fonctionnelle. Cette partie du pied détermine en effet la structure anatomique différenciée de l'humain et des singes, exprimant à elle seule la dissemblance de leur destinée fonctionnelle. « Le principal *caractère* qui distingue [les singes] de l'homme », écrit Cuvier, « c'est que les pouces de leurs pieds de derrière sont écartés des autres doigts comme ceux des mains ; de là vient qu'on les nomme *quadrumanes* »²⁴. Ainsi donc, le gros orteil du pied humain permet d'établir que « l'homme est destiné à marcher debout »²⁵, tandis que les singes « sont destinés à marcher à quatre pieds »²⁶. Ce destin locomoteur fixé dans l'anatomie implique que l'humain ne peut pas être quadrupède et que les singes ne peuvent pas être bipèdes. En effet, « l'homme ne pourrait marcher à quatre : ses yeux seraient dirigés contre terre : n'ayant point de ligament cervical, il ne pourrait soutenir sa tête ; ses extrémités inférieures seraient trop élevées à proportion de ses bras, et ses pieds trop courts pour qu'il pût les ployer commodément comme les animaux, qui n'appuient que les doigts ; sa poitrine, trop large, empêcherait le mouvement fixe de ses bras »²⁷. Au contraire, la bipédie en station droite est malaisée pour les singes : la « ressemblance dans les organes fait qu'ils imitent nos gestes et notre adresse ; mais leur bassin étroit, leurs talons peu saillants, les muscles de leurs cuisses et de leurs jambes trop faibles, ne leur permettent pas de se tenir debout aisément. Par contre, ils grimpent aux arbres avec beaucoup d'agilité, en empoignant les branches avec leurs quatre pieds »²⁸. Chaque être organisé, par sa structure anatomique, est destiné à une certaine fonction dans un certain milieu : ainsi, la main des singes, munie de longs doigts, « qui leur est si commode pour saisir les branches, leur nuit sur un sol plat »²⁹.

Ces destinées fonctionnelles divergentes de l'humain et du singe viennent également illustrer le principe des « conditions d'existence » – principe « vulgairement nommé des causes finales »³⁰, ajoute Cuvier – qui détermine les possibilités fonctionnelles en exigeant une combinaison d'organes viable³¹. Or, cette perfection fonctionnelle qu'on peut désigner, même si Cuvier n'emploie

20. *Ibid.*, p. 473

21. *Ibid.*, p. 473

22. *Ibid.*, p. 474

23. *Ibid.*, p. 474

24. Cuvier, G. (1798), *Tableau élémentaire*, p. 95

25. *Ibid.*, p. 76

26. Cuvier, G. (1800), *Leçons d'anatomie comparée*, p. 369

27. *Ibid.*, p. 475

28. Cuvier, G. (1798), *op. cit.*, p. 95

29. Cuvier, G. (1800), *op. cit.*, p. 475

30. Cuvier, G. (1817), *Règne animal*, p. 6

31. Cuvier, G. (1800), *op. cit.*, p. 51 : « c'est une des conditions de l'existence de tout animal que ses besoins soient proportionnés aux facultés qu'il a pour les satisfaire ». Voir également Cuvier, G. (1817), *op. cit.*, p. 6 : « comme rien ne peut exister s'il ne réunit les conditions qui rendent son existence possible, les différentes parties

pas ce terme, comme l'adaptation parfaite de chaque être organisé à son milieu, fournit aussi l'argument principal du fixisme défendu par l'anatomiste, qui réfute l'hypothèse d'une transformation des espèces : si la structure anatomique est parfaitement appropriée à l'exercice des fonctions vitales dans un milieu déterminé, aucune transformation de la structure anatomique en rapport avec un hypothétique changement de fonction n'est envisageable. Ce raisonnement s'applique *a fortiori* à l'anatomie humaine, qui incarne l'excellence de l'adéquation entre structure et fonction. Ainsi, la conviction qu'« il n'y a point d'os humains fossiles »³² semble être aussi motivée par la perfection du type d'organisation humain, dont le pied fournit l'illustration paradigmatique.

2.1.2 La transformation fonctionnelle d'une main de singe en pied humain

De ce que l'humain soit destiné, par sa structure anatomique actuelle, à se tenir droit sur ses deux pieds, s'ensuit-il qu'il l'ait toujours été ? Ces deux niveaux d'interrogation sur la nature de la bipédie humaine, dont l'un concerne l'organisation, l'autre, l'origine de cette organisation, se trouvent étroitement articulés chez Lamarck. Il considère en effet que l'organisation actuelle du corps humain a été acquise et qu'elle résulte de la transformation d'un singe quadrumane en humain bipède et biman. Cette hypothèse est ancrée dans la réflexion conduite par Lamarck sur le concept d'organisation, dont témoignent les *Recherches sur l'organisation des corps vivants* en 1802. L'organisation y est définie comme un principe d'ordre propre au vivant : « chaque ordre de choses dans les animaux est dépendant de l'état d'organisation où se trouve chacun d'eux »³³. La manière dont sont ordonnés les organismes permet aussi d'ordonner les vivants entre eux : le concept d'organisation est un critère permettant de hiérarchiser les organismes du plus simple au plus complexe, selon le degré de perfection de leur organisation. En effet, « l'ordre qui est supérieur à tous les autres en organisation, l'est proportionnellement en extension de moyens, en variabilité d'actions, et par suite en facultés intellectuelles »³⁴. Cette relation entre le degré d'intelligence et le degré d'organisation trouve en l'humain son illustration exemplaire. Lamarck affirme en effet que « l'homme est fortement distingué des quadrumanes par une grande supériorité d'intelligence ; mais il l'est aussi considérablement par plusieurs traits d'organisation qui le caractérisent »³⁵. Trois traits caractéristiques de l'organisation humaine sont convoqués pour illustrer cette supériorité : 1) la position du trou occipital à la base du crâne, qui maintient la tête droite sur la colonne verticale tout en permettant de pivoter : « cette position de la tête de l'homme qui peut tourner facilement de différents côtés, lui fait voir un bien plus grand nombre d'objets à la fois, que la situation très inclinée de la tête des autres mammiaux ne leur permet d'apercevoir »³⁶ ; 2) « la mobilité remarquable des doigts des mains » ; 3) la station et la marche debout, qui constitue la condition de possibilité de ces deux autres caractéristiques distinctives. « Par l'état de son organisation, l'homme est fait pour se tenir et pour marcher debout »³⁷, écrit Lamarck, qui ne soucie guère de produire la liste des caractères anatomiques impliqués

de chaque être doivent être coordonnées de manière à rendre possible l'être total, non seulement en lui-même, mais dans ses rapports avec ceux qui l'entourent »

32. Cuvier, G. (1812), *Recherches sur les ossements fossiles*, p. 82

33. Lamarck, J.-B. (1802), *Recherches sur l'organisation des corps vivants*, Maillard, Paris, p. 131

34. *Ibid.*, p. 131

35. *Ibid.*, p. 132

36. *Ibid.*, p. 132-133

37. *Ibid.*, p. 133

dans cet état d'organisation : « il a pour cette attitude, qui lui est naturelle, de gros muscles aux extrémités inférieures qui lui suffisent pour cela »³⁸. S'il s'agissait seulement de démontrer que l'humain est destiné, par son organisation, à la station et à la marche debout, l'argument anatomique serait un peu court.

Or, c'est l'origine des différences d'organisation entre l'humain et les singes qui est ici en question : « ne pourrait-on pas penser que cet état particulier de l'organisation de l'homme a été acquis peu à peu à la suite de beaucoup de temps, à l'aide des circonstances qui s'y sont trouvées favorables ? ». L'hypothèse selon laquelle l'organisation propre à l'humain a été acquise par un processus de transformation est ici prudemment avancée – « quel sujet de méditation pour ceux qui ont le courage de s'y enfoncer ! », s'exclame alors Lamarck. Dans la *Philosophie zoologique*, en 1809, le scénario de la transformation de singes quadrumanes en humains bipèdes et bimanés est bien plus explicite : « si une race quelconque de quadrumanes, surtout la plus perfectionnée d'entre elles, perdait, par la nécessité des circonstances, ou par quelque autre cause, l'habitude de grimper sur les arbres et d'en empoigner les branches avec les pieds, comme avec les mains, pour s'y accrocher, et si les individus de cette race, pendant une seule génération, étaient forcés de ne se servir de leurs pieds que pour marcher et cessaient d'employer leurs mains comme des pieds, il n'est pas douteux, d'après les observations exposées dans le chapitre précédent, que ces quadrumanes ne fussent à la fin transformés en bimanés et que les pouces de leurs pieds ne cessassent d'être écartés des doigts, ces pieds ne leur servant plus qu'à marcher ».

Toute la distance entre le concept lamarckien et le concept cuviériste d'organisation se trouve ici exprimée. Tandis que l'organisation, chez Cuvier, est un système clos, régi par la loi des conditions d'existence, l'organisation est chez Lamarck susceptible d'une différenciation sous l'effet du comportement. Contre la conception cuviériste de la fonction, ce dernier souligne en effet que « ce n'est point la forme, soit du corps, soit de ses parties, qui donne lieu aux habitudes et à la manière de vivre des animaux. [...] Ce sont, au contraire, les habitudes, la manière de vivre, et toutes les autres circonstances influentes qui ont, avec le temps, constitué la forme du corps et des parties des animaux »³⁹. Le scénario de transformation d'un singe quadrumane en humain bipède et bimané se lit en effet comme une parfaite illustration de la double loi d'influence des circonstances sur l'habitude et de l'habitude sur l'organisation, exposée par Lamarck au cœur de sa *Philosophie zoologique*⁴⁰. En effet, ce scénario suppose, en vertu d'un changement inaugural indéterminé, un changement de l'habitude locomotrice qui détermine un changement de l'organisation, consacré par la transformation des deux mains postérieures du singe en deux pieds humains.

La transformation d'une quadrumanie en bipédie n'est toutefois que la première étape d'un processus aboutissant à la marche bipède en station droite. En effet, « il faut, pour modifier chaque système intérieur d'organisation, un concours de circonstances plus influentes et de bien plus longue durée, que pour altérer et changer les organes extérieurs »⁴¹. C'est pourquoi Lamarck considère qu'une génération suffit pour que des mains se transforment en pied, par changement d'usage, tandis que plusieurs générations sont nécessaires pour que l'état d'organisation soit com-

38. *Ibid.*, p. 133

39. *Ibid.*, p. 222-223

40. Lamarck, J.-B. (1809), *Philosophie zoologique*, p. 221

41. *Ibid.*, p. 109

plètement modifié : en effet, poursuit-il, si ces singes devenus bimanus, « mus par le besoin de dominer et de voir à la fois au loin et au large, s'efforçaient de se tenir debout et en prenaient constamment l'habitude de génération en génération, il n'est pas douteux encore que leurs pieds ne prissent insensiblement une conformation propre à les tenir dans une attitude redressée, que leurs jambes n'acquissent des mollets et que ces animaux ne pussent alors marcher que péniblement sur les pieds et les mains à la fois. Enfin, si ces mêmes individus cessaient d'employer leurs mâchoires comme des armes [...], il n'est pas douteux que leur angle facial ne devînt plus ouvert »⁴².

L'humain est fait pour se tenir debout : si Cuvier et Lamarck s'accordent sur ce point, leurs conceptions de la fonction les conduisent à deux perspectives opposées sur le pied humain. Tandis que l'adéquation parfaite entre structure et fonction implique chez Cuvier une conception fixiste du pied humain, l'influence de la fonction sur la structure conduit Lamarck à l'hypothèse d'une transformation d'une main de singe en pied humain. L'hypothèse présentée dans la *Philosophie zoologique* constitue en effet le premier scénario de transformation d'un singe en humain. Avant 1809, l'hypothèse d'une humanité originellement quadrupède a certes déjà été envisagée par Moscati, Delamétherie⁴³ ou encore Monboddo⁴⁴. Lacépède, consacrant son discours d'ouverture du cours de zoologie de 1798 à « l'histoire naturelle de l'homme »⁴⁵, a lui aussi envisagé l'hypothèse d'un premier homme quadrumane, vivant dans les forêts. Toutefois, l'hypothèse de la quadrupédie originelle s'inscrit pour tous ces auteurs dans les bornes d'une histoire naturelle de l'homme : que l'humain ait commencé par marcher à quatre pattes n'implique pas de le considérer comme un singe transformé. Selon la terminologie proposée par W. Stoczkowski, ces scénarios d'« hominisation sans évolutionnisme »⁴⁶ reposent sur une théorie « modificationniste », supposant que la forme de l'espèce se modifie continuellement, bien que son existence soit pérenne⁴⁷. Ils se distinguent donc de la théorie transformationniste exposée dans la *Philosophie zoologique*.

Ainsi, Lamarck est bien le premier à envisager la transformation d'un singe en humain et donc à considérer le singe comme l'ancêtre de l'humain. Plus précisément, c'est le chimpanzé – qu'il connaît par la description qu'en donne Grandpré dans son récit de voyage en Afrique⁴⁸ – qui constitue à ses yeux le modèle de l'état d'organisation dont est issu l'humain. Selon Lamarck, si un chimpanzé prenait l'habitude de marcher constamment debout, il finirait par être transformé en bimanus : « plus le jocco⁴⁹ contractera l'habitude de marcher debout, moins il aura de

42. *Ibid.*, p. 350

43. Delamétherie, J.-C. (1778), *Essai sur les principes de la philosophie naturelle*, (II, 113-114).

44. Monboddo, L. J. B. (1774). *Of the origin and progress of language* (Vol. 1). J. Balfour ; Monboddo (1795), *Antient Metaphysics*

45. Lacépède, B.-G. (1800), « Sur l'histoire naturelle de l'homme » (Discours d'ouverture du cours de zoologie, 30 juin 1798), *Séances des écoles normales*, 8, pp. 175-194.

46. Stoczkowski, W. (1995), « Portrait de l'Ancêtre en Singe : L'Hominisation sans Evolutionnisme dans la Pensée Naturaliste du XVIIIe siècle », in Corbey, R.H.A., Theunissen, B. (éd.), *Ape, Man, Apeman : Changing Views since 1600*, p. 141-146

47. Stoczkowski, W. (1995), *Ibid.*

48. Grandpré, L.-M.-J. (1801) *Voyage à la Côte occidentale d'Afrique*, Paris, Dentu, tome I, p. 26. Lamarck en cite les passages suivants, qui décrivent un chimpanzé femelle : elle « marche ordinairement debout, appuyé sur une branche d'arbre en guise de bâton » ; « l'épine du dos se terminait chez elle par une courbure intérieure, comme dans l'espèce humaine » : c'est « nécessairement à cette disposition qu'elle était redevable de la faculté de marcher debout ». Lamarck, J.-B. (1802), *op. cit.*, p. 136-138

49. Le « jocco », comme « l'orang d'Angola », sont des termes utilisés pour désigner le chimpanzé. Voir Barsanti, Giulio, (1995), « Le singes de Lamarck », in Corbey, R. H. A., Theunissen, B. (éd.), *Ape, man, apeman : changing views since 1600*, p. 101-116

mobilité dans les doigts de ses pieds ; en sorte que les pouces de ces extrémités, qui sont déjà beaucoup plus courts que les autres doigts, cesseront graduellement de se mettre en opposition avec ces autres doigts, et d'être propres à saisir les corps. Les muscles et ses extrémités inférieures acquerront proportionnellement plus d'épaisseur et plus de force. Enfin l'exercice augmenté ou plus fréquent des doigts de ses mains, développera des houppes nerveuses à leur extrémité, et y rendra le sens du toucher d'autant plus délicat »⁵⁰. Selon Lamarck, l'hypothèse transformationniste se trouve précisément étayée par l'état d'organisation actuel des grands singes, dont la modification n'a été qu'amorcée par leur bipédie seulement occasionnelle. En effet, le chimpanzé et l'orang-outan « se tiennent debout dans bien des occasions ; mais comme ils n'ont point de cette attitude une habitude soutenue, leur organisation n'en n'a pas été suffisamment modifiée, en sorte que la station pour eux est un état de gêne fort incommode »⁵¹. Sitôt envisagé comme ancêtre de l'humain, le singe serait-il condamné à être considéré comme un humain en puissance, imparfaitement achevé ?

Il convient au contraire de se demander si la structure anatomique humaine, dans la perspective lamarckienne, est considérée comme complètement appropriée à la station debout. L'auteur de la *Philosophie zoologique* formule la question en ces termes : « pour être devenue plus facile à l'homme, la *station* lui est-elle donc tout à fait naturelle ? »⁵². La réponse apportée par Lamarck est négative : sans aller jusqu'à soutenir, à la manière de Moscati, que la station droite est contre-nature, il relativise ici l'hypothèse défendue en 1802, selon laquelle l'humain est « fait pour se tenir et marcher debout ». Il s'appuie ici sur l'analyse physiologique de Richerand, qui souligne les difficultés suscitées par le maintien de l'équilibre du corps en station verticale, dans la mesure où le poids de la tête et des viscères tend à entraîner le corps vers l'avant⁵³. La station droite impliquant un risque de chute, le maintien de l'équilibre exige un perpétuel effort. Si l'homme « ne peut que se tenir debout dans ses déplacements, cette attitude n'en est pas moins pour lui un état fatigant, dans lequel il ne saurait se maintenir que pendant un temps borné et à l'aide de la contraction de plusieurs de ses muscles », note Lamarck⁵⁴, découvrant ici une conséquence inattendue de sa théorie transformationniste : de ce que la station droite résulte d'une acquisition, il s'ensuit que sa conservation demande un effort. La notion matérialiste d'effort déployée dans la *Philosophie zoologique* trouvera d'ailleurs un écho dans la notion idéaliste de volonté employée par Hegel, écrivant dans l'*Esthétique* : « se tenir droit est un effet de la volonté. Car si nous cessons de vouloir, notre corps se laissera aller et retombera sur le sol »⁵⁵.

La station droite est-elle naturelle pour l'humain ? Cette question incidemment posée au terme des « observations relatives à l'homme » entraîne Lamarck dans de redoutables difficultés. Envisagé du seul point de vue de son organisation, l'humain est intégralement naturalisé, puisque ses caractéristiques distinctives résultent, comme celle des autres espèces naturelles, de la transformation d'états antérieurs d'organisation. Mais par la même occasion, la station droite a cessé d'être naturelle, n'étant plus ni originelle, ni parfaitement appropriée à son organisation. Lamarck découvre ici une conception matérialiste de l'humain, considéré comme le produit de mécanismes matériels s'appliquant universellement à l'ensemble des êtres vivants : « cette disposition des

50. Lamarck, J.-B. (1802), *op. cit.*, p. 135-136

51. Lamarck, J.-B. (1809), *Philosophie zoologique*, p. 352

52. *Ibid.*, p. 353

53. Richerand, B.-A. (1802), *Nouveaux éléments de physiologie*, Paris, Caille et Ravier

54. Lamarck, J.-B. (1809), *op. cit.*, p. 353

55. Hegel, G.W.F. (1835), *Esthétique*, tome I, Paris, Germer-Baillière, 2e édition, 1875, p. 325

parties qui fait que la station de l'homme est un état d'action et par suite fatigant, au lieu d'être un état de repos, décèlerait donc aussi en lui une origine analogue à celle des autres mammifères, si son organisation était prise seule en considération »⁵⁶. Or, sitôt émise l'hypothèse selon laquelle l'humain résulte des mêmes mécanismes modelant chacune des formes animales, Lamarck y renonce, en faisant valoir le plan de l'intelligence contre le plan de l'organisation. S'il faisait dépendre, en 1802, le degré d'intelligence du degré d'organisation, il fait à présent jouer ces deux plans l'un contre l'autre, pour déclarer que l'homme est « hors de rang, à cause de l'extrême supériorité de son intelligence, relativement à son organisation »⁵⁷. Dans cette redéfinition naturaliste de l'humain, Lamarck semble hésiter entre un monisme matérialiste dans lequel l'intelligence dépend de l'organisation et un dualisme opposant plan d'organisation et plan d'intelligence, qui le conduit à conclure prudemment : « telles sont les considérations que l'on pourrait faire si l'homme, considéré ici comme la race prééminente⁵⁸ en question, n'était distingué des animaux que par les caractères de son organisation et si son origine n'était pas différente de la leur »⁵⁹. Ainsi, bien que Cuvier et Lamarck développent deux approches fonctionnelles différentes, conduisant le premier à considérer le pied humain comme l'illustration d'une adéquation parfaite entre la structure et sa fonction, supposant sa fixité, le second, comme le produit d'une transformation fonctionnelle d'une main de singe, tous les deux s'accordent sur la supériorité du type d'organisation humain.

2.2 L'approche structuraliste des ressemblances

2.2.1 L'anatomie humaine excentrée par la théorie des analogues

La redéfinition naturaliste de l'humain à partir de ses deux pieds s'opère selon une voie fonctionnelle, explorée à la fois par Cuvier et Lamarck, consistant à démontrer l'unicité du type humain d'organisation. Or, il est au XIXe siècle une tout autre manière d'appréhender les caractéristiques anatomiques humaines : fondée non plus sur la fonction, mais sur la structure anatomique, cette approche structuraliste s'intéresse moins aux différences fonctionnelles qu'à l'unité de structure reliant entre elles, par un secret rapport de ressemblance, la variété des formes et la diversité des fonctions observables chez les êtres vivants. Ces deux conceptions adverses de l'anatomie comparée aboutissent au grand débat sur « l'unité de plan » qui oppose en 1830 Cuvier à Geoffroy Saint-Hilaire, à partir d'une polémique sur l'organisation des mollusques. Toutefois, la structure anatomique humaine, à travers la problématique de la définition du pied et de la main, est au cœur de ce débat.

« L'organisation des animaux vertébrés peut-elle être ramenée à un type uniforme ? ». Telle est la question qu' E. Geoffroy Saint-Hilaire propose à la réflexion dans sa *Philosophie anatomique*, parue en 1818⁶⁰. Pour montrer que la diversité des types d'organisation peut être rapportée à

56. Lamarck, J.-B. (1809), *Philosophie zoologique*, p. 354

57. *Ibid.*, p. 138

58. *Ibid.*, p. 351 : « cette race prééminente ayant acquis une suprématie absolue sur toutes les autres, elle sera parvenue à mettre entre elle et les animaux les plus perfectionnés une différence, et en quelque sorte, une distance considérable »

59. *Ibid.*, p. 357

60. Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1818) *Philosophie anatomique. Des organes respiratoires sous le rapport de la*

l'unité de composition des êtres vivants, le corps de l'ouvrage s'appuie sur la comparaison des organes respiratoires chez les poissons et les vertébrés. Mais c'est une autre partie du corps qui constitue le fil conducteur du « Discours préliminaire », dans lequel l'auteur expose les principes de sa *Philosophie anatomique* : la structure du membre antérieur, qui se termine chez l'humain par une main. Ce choix n'est sans doute pas étranger à la conception de l'humain comme biman qui connaît alors son âge d'or (voir 2.3.3) : en suggérant que la partie du corps humain considérée comme la caractéristique anthropologique par excellence peut elle-même être inscrite dans l'unité du plan de composition, Geoffroy Saint-Hilaire entend faire la preuve de la validité universelle de sa théorie. Encore faut-il se mettre d'accord sur ce qu'est une « main » et disposer d'une définition suffisamment générale pour autoriser la recherche d'analogies par-delà l'apparente diversité des formes et des fonctions.

La redéfinition structuraliste de ce que sont le pied et la main engage l'exposition d'une « histoire des analogies »⁶¹ rythmée par la surévaluation successive des ressemblances et des différences entre les animaux, qui s'applique tout particulièrement à la comparaison entre singe et humain. La première étape discernée par Geoffroy Saint-Hilaire est celle de la taxinomie linnéenne, référée à la recherche d'une régularité universelle du vivant, conformément à l'affirmation de Newton selon laquelle « les animaux sont soumis au même mode d'uniformité »⁶² que les êtres inanimés. Or, les naturalistes ont alors trop accordé aux ressemblances : « ils ne suivirent les analogies qu'autant que du premier abord elles étaient nettement discernées »⁶³ et ont été aveuglés par la ressemblance extérieure des formes, tandis que la véritable analogie est cachée. Dans un second temps, l'histoire naturelle a au contraire été prise d'un « engouement pour les détails »⁶⁴ de la part de monographes attachés à mettre en évidence les caractères spécifiques de l'animal qu'ils décrivaient, au détriment de l'analogie. Les méthodistes, qui ont opposé au système artificiel de Linné une méthode naturelle prenant en compte l'ensemble des caractères, se sont alors employés à identifier les caractères généraux d'un organe, permettant de définir des familles, tout en relevant les caractères particuliers du même organe, permettant de définir des espèces. Grâce au principe de subordination des caractères, « ils attachèrent d'abord une idée générale à la chose, pour n'en examiner la forme qu'en second lieu »⁶⁵ : il était ainsi possible de « suivre le même organe dans toutes ses différentes modifications »⁶⁶, ce qui constitue une étape décisive dans la pensée d'une ressemblance structurelle. C'est alors que les naturalistes « commencent à entrevoir ce fait d'une haute importance pour la théorie, qu'un organe, variant dans sa conformation, passe souvent d'une fonction à une autre »⁶⁷. Dans cette troisième étape, la diversité des fonctions se découvre sous la modification des formes : on peut « suivre le pied de devant aussi bien dans ses divers usages que dans ses nombreuses métamorphoses, et le voir successivement appliqué au vol, à la natation, au saut, à la course, etc. ; être ici un outil à fouiller, là des crochets pour grimper, ailleurs des armes offensives ou défensives ; ou même devenir, comme dans notre espèce, le principal organe du toucher, et, par suite, un des moyens les plus efficaces de nos facultés

détermination et de l'identité de leurs pièces osseuses. Paris, J.-B. Baillière. « Discours préliminaire », p. XV

61. Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1818), *Philosophie anatomique*, p. XVI

62. *Ibid.*, p. XVI

63. *Ibid.*, p. XVIII

64. *Ibid.*, p. XXI

65. *Ibid.*, p. XXII

66. *Ibid.*, p. XXII

67. Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1818), *Philosophie anatomique*, p. XXII

intellectuelles »⁶⁸. Dans l'*Origine des espèces*, Darwin se souviendra de ce passage, en donnant une tout autre signification à la modification des formes et à la diversification des fonctions.

C'est ainsi, écrit Geoffroy Saint-Hilaire, que « de proche en proche le champ de l'histoire naturelle fut fécondé par les études philosophiques »⁶⁹ pour étudier les rapports entre les êtres. Mais il manque encore un langage adéquat pour exprimer ces rapports de ressemblance. Toute la difficulté est d'« attacher une idée générale à un organe, sans rien y faire entrer des notions de sa forme et de son usage »⁷⁰. Peut-on définir ce que sont un pied ou une main sans faire intervenir aucun critère morphologique ni fonctionnel ? Selon Geoffroy Saint-Hilaire, cette contrainte méthodologique est nécessaire à la démarche comparative. En effet, si l'on définit un organe par sa forme ou par sa fonction particulières, on s'empêche d'en reconnaître l'analogie, sous une autre forme et une autre fonction. Si l'on demande aux naturalistes de définir ce qu'est un pied sans recourir à sa forme ni à sa fonction, « étonnés de la demande, ils vous répondront : *ce pied, nous le concevons ; c'est assez dire* »⁷¹. Or, selon Geoffroy Saint-Hilaire, toute partie de la structure anatomique peut être définie comme un ensemble de rapports : « ainsi la portion de jambe, appelée la main dans l'homme (ce qui est généralement entendu par le nom de pied) est la quatrième partie du rameau dont se compose le membre antérieur ; la portion terminale de cette tige, la plus éloignée du centre de l'individu et la plus susceptible de variations ; la partie la plus spécialement affectée aux communications de l'être avec tout ce qui l'entoure ; le tronçon enfin qui vient à la suite de l'avant-bras »⁷². La main humaine n'est donc qu'un pied, mais ce terme lui-même, insuffisamment général, doit être éliminé au profit de la seule indication de la position occupée dans la structure anatomique. Geoffroy expose ici le principe des connexions, consistant à caractériser une structure anatomique par « la position, les relations et les dépendances des parties »⁷³. A la loi de la « corrélation des formes » défendue par Cuvier se trouve opposé le principe de la « connexion des parties », sur lequel Geoffroy Saint-Hilaire fonde sa « théorie des analogues »⁷⁴ : alors que le concept de corrélation aboutit à l'accentuation des différences fonctionnelles entre le pied humain et la main du singe, le concept de connexion met en évidence les analogies structurelles des extrémités des membres.

Cette philosophie anatomique fondée sur les ressemblances analogiques accorde à la structure anatomique humaine une place bien différente de celle que lui est réservée dans la philosophie fonctionnelle d'un Cuvier. Habituellement, en effet, « l'anatomie comparée fait de l'homme son point de départ »⁷⁵ : l'humain constitue le modèle auquel sont comparés les autres vivants, afin de d'étudier comment les mêmes organes « se diversifient, se déforment et s'altèrent »⁷⁶. Tel était en effet la méthode adoptée dans les *Leçons d'anatomie comparée*. Au contraire, souligne Geoffroy Saint-Hilaire, « mes nouvelles vues me portent à ne donner la préférence à aucune anatomie en particulier »⁷⁷, mais à « considérer là d'abord les organes où ils sont dans le maximum de leur

68. *Ibid.*, p. XXII-XXIII

69. *Ibid.*, p. XXIII-XXIV

70. *Ibid.*, p. XXIV

71. *Ibid.*, p. XXIV

72. *Ibid.*, p. XXVI

73. *Ibid.*, p. XXV

74. *Ibid.*, p. XXXII

75. *Ibid.*, p. XXXVI

76. *Ibid.*, p. XXXVI

77. *Ibid.*, p. XXXVI

développement »⁷⁸. La méthode anthropocentriste et anthropomorphiste d'anatomie comparée se trouve ici récusée au profit d'une méthode conduisant à excentrer la structure anatomique humaine : « dans le premier cas, celui de l'homme placé au centre d'un cercle, on se rend par un grand nombre de routes ou de rayons divergents à tous les points de la circonférence ; de cette circonférence au contraire, je me porte vers le centre [...] pour faire voir que toutes ces organisations si diverses aboutissent à un tronc commun, et n'en sont que des rameaux plus ou moins différents », poursuit l'auteur de la *Philosophie anatomique*⁷⁹. Dans cette représentation arborescente du vivant, qu'on trouvera développée dans la théorie darwinienne de la descendance avec modification, la structure anatomique humaine perd sa place centrale : elle ne constitue plus le modèle auquel comparer les êtres vivants, mais doit elle-même être rapportée à un modèle dont elle procède. Toutefois, en étant excentrée, la bipédie humaine ne s'assure-t-elle pas d'être placée au sommet de ce modèle arborescent ?

2.2.2 Unité morphologique, unicité anthropologique

Si une secrète unité de composition relie tous les êtres vivants, par-delà leur apparente diversité, l'unicité du squelette locomoteur humain peut-elle encore être affirmée ? La mise en évidence des ressemblances morphologiques – reliant non plus seulement les formes extérieures, mais les structures intérieures – semble en effet mettre en péril le caractère absolument distinctif des traits anatomiques relatifs à la posture et à la locomotion humaines. Ce conflit entre unité et unicité constitue un problème majeur auquel se confronte l'anatomiste britannique Richard Owen. A la différence de Geoffroy Saint-Hilaire, dont la théorie des analogues supposait l'existence d'un plan d'organisation universel s'étendant des mollusques aux humains, Owen distingue deux plans d'organisation différents pour les Vertébrés, caractérisés par une structure endosquelettique, et pour les Invertébrés, dont la structure est exosquelettique⁸⁰. D'autre part, Owen introduit une distinction conceptuelle entre une ressemblance fonctionnelle, qu'il nomme analogie, et une ressemblance structurelle, qu'il nomme homologie : « une partie ou un organe dans un animal qui a la même fonction qu'une autre partie ou organe dans un animal différent » est analogue⁸¹, tandis que « le même organe chez différents animaux sous toute variété de forme et de fonction » est qualifié d'homologue⁸². Par exemple, la patte d'une vache peut être considérée comme analogue à celle d'un crocodile, sans que ces deux organes puissent être reconnus comme homologues, puisque le premier comprend quatre centres d'ossification là où le second n'en compte qu'un⁸³. Le concept d'homologie lui-même recouvre trois relations de ressemblance structurelle : l'homologie spéciale, l'homologie sériale et l'homologie générale⁸⁴. L'homologie spéciale concerne la position et la connexion des parties entre des espèces différentes : elle correspond au « principe des

78. *Ibid.*, p. XXXVI

79. *Ibid.*, p. XXXVI

80. Owen, R. (1849), *On the nature of limbs*, Londres, John Van Voorst. p. 4

81. Owen, R. (1843), *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*, Londres, Longman, Brown, Green et Longmans, p. 374 : « Analogue. A part or organ in one animal which has the same function as another part or organ in a different animal »

82. *Ibid.*, p. 379 : « Homologue. The same organ in different animals under every variety of form and function »

83. Owen, R. (1848), *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*, Londres, Taylor, p. 5

84. La distinction entre ces trois relations d'homologie est exposée en 1846. Voir Owen, R. (1846). *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the Vertebrate animals : delivered at the Royal College of Surgeons of England in 1844 and 1846*, Vol. 1, Longman, Brown, Green, and Longmans, p. 40-41

connexions » étudié par E. Geoffroy Saint-Hilaire. L'homologie sériale concerne la répétition des éléments morphologiques dans le squelette, à l'intérieur d'une même espèce : c'est à ce type d'homologie que s'est intéressée la morphologie transcendantale allemande, à travers les travaux de Goethe, Oken et Carus. Enfin, l'homologie générale concerne la relation de certaines parties d'une structure anatomique à un « type fondamental ou général »⁸⁵, représentant le plan d'organisation sur lequel sont construits tous les Vertébrés.

Cette triple relation d'homologie, qui se trouvait principalement illustrée par la structure des os crâniens dans l'essai *Sur l'archétype et les homologies du squelette des Vertébrés* de 1848, est mise à l'épreuve dans l'essai *Sur la nature des membres* publié en 1849⁸⁶. En s'intéressant cette fois aux membres antérieurs et postérieurs des Vertébrés (qu'il désigne comme les membres thoraciques et pelviens), Owen met en évidence leur relation d'homologie spéciale, sériale⁸⁷ et générale. Il s'agit donc de démontrer la présence d'une ressemblance fondamentale entre les Vertébrés là où elle est la mieux dissimulée : dans la structure des membres locomoteurs, qui manifeste apparemment la plus grande diversité morphologique et fonctionnelle. Des poissons aux oiseaux, en passant par les mammifères, les membres antérieurs et postérieurs des Vertébrés présentent en effet une remarquable diversité, tant dans leur formes extérieures que dans leurs proportions, en rapport avec la grande diversité des modes de locomotion desservis par les organes du mouvement : « plonger et nager, creuser et courir, grimper et voler »⁸⁸. Les membres locomoteurs sont donc « adaptés » à des fonctions extrêmement variées. Owen utilise en effet le concept d'adaptation pour désigner l'adéquation entre un élément anatomique et la fonction qui lui est associée : il se réfère au « principe de l'adaptation spéciale » pour désigner les différentes spécialisations locomotrices qu'on peut observer parmi les Vertébrés⁸⁹. Ainsi, les quatre extrémités des grands singes et des singes sont « spécialement adaptées pour grimper et vivre dans les arbres »⁹⁰. L'espèce humaine se distingue toutefois comme celle qui présente la spécialisation adaptative la plus poussée, en raison de la division entre une paire de membres « expressément organisée pour la locomotion et la station en position érigée » et l'autre « laissée libre pour exécuter les ordres variés de la Volonté rationnelle et inventive »⁹¹. La distinction fonctionnelle entre les pieds et les mains fait donc ces humains les plus adaptés et les plus spécialisés des Vertébrés.

Or, selon Owen, l'observation des spécialisations adaptatives constitue un obstacle, plutôt qu'une étape préalable à l'anatomie comparée, laquelle vise à démontrer l'unité du plan d'organisation : toute spécialisation fonctionnelle constitue un « masque adaptatif »⁹², qui dissimule la généralité de la structure morphologique. Pour démontrer ce point, Owen établit une comparaison entre les adaptations naturelles qui caractérisent l'espèce humaine et les adaptations artificielles que sont les navires ou les ballons à air, par lesquelles « l'Homme aide, ou remplace, ses instruments naturels de locomotion »⁹³. Ces machines sont des mécanismes finalisés, conçus en fonction d'un

85. Owen, R. (1848), *op. cit.*, p. 7

86. Owen, R. (1849). *On the nature of limbs*. Londres, John Van Voorst.

87. Owen inscrit ses travaux sur l'homologie sériale des membres dans la continuité des recherches entreprises par Vicq-d'Azyr au XVIIIe siècle. Voir Vicq-d'Azyr, F. (1774), « Parallèle des os qui composent les extrémités », *Mémoires de l'Académie des Sciences*, p. 519-557

88. Owen, R. (1849), *On the nature of limbs*, p. 5

89. *Ibid.*, p. 9

90. *Ibid.*, p. 9

91. *Ibid.*, p. 9

92. *Ibid.*, p. 41

93. *Ibid.*, p. 9

but bien précis ; toutefois, il n'existe entre ces différentes machines qu'une lointaine analogie, mais on n'y trouvera « aucune communauté de plan ou de structure »⁹⁴. À l'inverse, les membres locomoteurs des Vertébrés sont irréductibles à des mécanismes finalisés : si on les appréhende d'un point de vue mécaniste et finaliste, on est dans l'incapacité d'en fournir une explication unifiée. C'est pourquoi la méthode fonctionnelle cuviériste est présentée comme doublement fautive. D'une part, cette anatomie fonctionnaliste est incapable de rendre compte des ressemblances structurelles présentes chez les Vertébrés, puisqu'elle est condamnée à expliquer l'occurrence d'os similaires par une similarité de fonction⁹⁵. D'autre part, cette méthode est discréditée par son finalisme : Cuvier est ainsi décrit en champion de « l'hypothèse téléologique »⁹⁶, conduisant à multiplier les causes finales pour rendre compte des spécialisations fonctionnelles. À travers le « principe de l'adaptation finale »⁹⁷, l'adaptationnisme, postulant une adaptation systématique de la structure anatomique à sa fonction, se trouve ici critiqué.

C'est précisément l'exemple du pied humain qui est choisi par Owen pour illustrer toute la distance qui sépare sa conception de l'anatomie de celle de Cuvier. Pour l'auteur de l'essai *Sur la nature des membres*, le pied humain constitue certes l'exemple par excellence d'une structure anatomique spécialement adaptée, comme se contentent de le remarquer les tenants de la méthode fonctionnelle. Or, la structure du pied humain porte également la marque de l'archétype général dont elle procède. Le pied humain illustre « la convenance [*fitness*] des parties à leurs fonctions appropriées »⁹⁸, mais il démontre aussi que « cette convenance est obtenue [...] par une structure qui dans le même temps indique la concordance harmonieuse avec un type commun »⁹⁹. Bien plus, cette partie du pied dont Cuvier faisait l'illustration paradigmatique de l'adéquation entre structure et fonction, c'est-à-dire le gros orteil (aussi appelé hallux) devient sous la plume d'Owen l'expression paradigmatique de la généralité de la structure anatomique humaine. En effet, reconnaît l'anatomiste britannique, le gros orteil est « caractéristique du genre *Homo* » ; c'est de cette partie du pied « que dépendent la posture et la démarche érigées de l'homme »¹⁰⁰. Or, le gros orteil n'est pas seulement le doigt le plus spécialisé du pied humain : il est aussi le premier à s'être modifié dans la série des mammifères. Ce n'est qu'en étudiant les ressemblances structurelles reliant le pied humain à d'autres formes, affirme Owen, qu'on peut réellement comprendre la nature de son anatomie et qu'on peut expliquer ses caractéristiques. En effet, le premier doigt du pied humain se caractérise par un nombre de phalanges inférieur à celui des autres doigts du pied. L'explication téléologique cuviériste consiste à supposer que la réduction du nombre de phalanges est une adaptation fonctionnelle liée à la force nécessaire au maintien de la station droite. Pourtant, l'invocation d'une cause finale ne permet pas d'expliquer pourquoi le premier des cinq doigts qu'on retrouve dans le pied de l'éléphant ou dans la nageoire postérieure du phoque présente également un nombre d'articulations différent¹⁰¹. Cette caractéristique distinctive du pied humain ne peut donc être expliquée qu'en prenant en compte la relation d'homologie spéciale et générale qui relie la structure de l'extrémité du membre postérieur humain à celle des Vertébrés et au plan général de leur organisation.

94. *Ibid.*, p. 10

95. Owen, R. (1848), *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*, p. 73

96. *Ibid.*, p. 73

97. Owen, R. (1849), *On the Nature of Limbs*, p. 39

98. *Ibid.*, p. 38

99. *Ibid.*, p. 38

100. *Ibid.*, p. 37

101. *Ibid.*, p. 37

Deux conceptions philosophiques du pied humain se trouvent ici opposées. A l'anatomie fonctionnaliste d'inspiration aristotélicienne développée par Cuvier, Owen oppose en effet une morphologie structuraliste explicitement référée à la théorie des formes platonicienne : pour être intelligibles, les ressemblances et les différences entre les formes anatomiques doivent selon lui être rapportées à une forme idéale, de la même manière que Platon rapportait les réalités sensibles aux Formes ou Idées¹⁰². Cette forme idéale est conçue par Owen comme un archétype général dont procède la diversité des structures anatomiques¹⁰³. « Cause Unique de toute organisation »¹⁰⁴, cet archétype constitue le « patron primaire » [*primal pattern*]¹⁰⁵ sur lequel sont modelées toutes les formes vivantes : il permet de saisir l'« unité de plan qui se trouve au fond de toutes les modifications adaptatives »¹⁰⁶. Cette philosophie anatomique d'inspiration platonicienne conduit Owen à élaborer un concept idéaliste de nature, qu'il définit comme l'ensemble des rapports de ressemblance réellement existant entre les êtres vivants. C'est en ce sens qu'il faut comprendre le titre de son essai sur la « nature des membres » : cet essai, explique-t-il, aurait tout aussi bien pu s'intituler « Sur la signification des membres », « Sur l'idée des membres » (au sens platonicien du terme) ou encore « Sur les homologies générales et sériales des extrémités locomotrices »¹⁰⁷.

Que reste-t-il de l'unicité du pied humain dès lors qu'il est pris dans ce vaste réseau de ressemblances, qui détermine sa signification et sa nature ? Loin d'être mise en péril par la reconnaissance de l'unité du plan d'organisation, l'unicité du squelette locomoteur humain en sort au contraire magnifiée : l'archétype général permet de saisir « l' "idée" ou patron primaire [*primal pattern*] de la charpente humaine supportant les modifications qui l'élèvent à une éminence si supérieure aux autres animaux vertébrés »¹⁰⁸. Owen considère en effet que la structure anatomique humaine est la plus parfaite, parce qu'elle est la plus éloignée de la structure archétypique dont elle porte pourtant les traces. La nature archétypique des membres locomoteurs permet ainsi d'établir une hiérarchie des structures anatomiques les plus simples aux plus complexes, « de la première incarnation de l'idée des Vertébrés, sous son ancien vêtement Ichtyique, jusqu'à son arrangement sous les glorieux atours de la forme Humaine »¹⁰⁹. La mise en évidence des ressemblances conduit donc à exacerber, par effet de contraste, l'expression anatomique de la différence anthropologique.

102. Owen se réfère à la cosmogonie platonicienne pour définir l'archétype comme la « base qui supporte toutes les modifications des parties pour ses pouvoirs spécifiques et ses actions ». Voir Owen, R. (1849), p. 2.

103. Owen, R. (1846), Report on the archetype and homologies of the vertebrate skeleton, *Report of the British Association for the Advancement of Science, Southampton Meeting*, p. 169-340

104. Owen, R. (1849), *On the Nature of Limbs*, p. 38. Comme E. Geoffroy Saint-Hilaire, Owen réfère cette recherche de l'uniformité à la philosophie naturelle de Newton, qu'il considère à ce titre comme le précurseur de « l'anatomie philosophique ». Voir Owen, R. (1849), p. 15.

105. *Ibid.*, p. 2

106. *Ibid.*, p. 34

107. *Ibid.*, p. 2

108. *Ibid.*, p. 119

109. *Ibid.*, p. 86

2.2.3 Divergences méthodologiques sur le pied, convergence métaphysique sur la main

Deux conceptions radicalement différentes du pied humain se sont dégagées au cours de ce chapitre. La première fait du pied humain l'illustration paradigmatique de l'unicité de l'espèce humaine, dont l'organisation distinctive démontre la perfection du rapport entre la structure anatomique et la fonction qu'elle dessert. La seconde fait du pied humain l'illustration paradigmatique de l'unité d'organisation dans laquelle s'inscrit la structure anatomique humaine, démontrant la généralité de cette structure par-delà son apparente spécialisation. Ces conceptions divergentes du pied humain expriment un conflit fondamental entre deux tendances qui s'affrontent en anatomie comparée : en 1916, Edward Stuart Russell a défini ces deux traditions interprétatives comme un courant « fonctionnel ou synthétique », pour lequel la forme « n'est que la manifestation de la fonction ou de l'activité » et un courant « formel ou transcendantal », pour lequel la fonction n'est que « le résultat mécanique de la forme »¹¹⁰. Tandis que l'approche fonctionnelle contribue à accentuer les différences entre les êtres qu'elle compare, l'approche structurelle contribue, de manière générale, à accentuer les ressemblances entre les formes qu'elle considère. Nous avons caractérisé ces deux approches comme des philosophies anatomiques adverses, dont l'une se réfère à l'aristotélisme, l'autre, au platonisme. Or, la source de ce conflit est méthodologique ; c'est à ce titre qu'elle nous intéresse, puisque nous montrerons que le courant fonctionnel aristotélien représenté par Cuvier et le courant formel représenté par Owen continuent à influencer l'interprétation des hominins fossiles en paléanthropologie. Nous verrons en effet que dans l'histoire de cette discipline, le courant fonctionnel contribuera à accentuer les différences fonctionnelles entre les hominins et l'humain, tandis que le courant formel contribuera à accentuer les ressemblances structurelles entre l'humain et les hominins (chapitres 6 et 7).

Pourtant, au XIXe siècle, ce conflit méthodologique, dont témoignent les conceptions divergentes du pied humain qui ont été exposées, semble s'évanouir dès lors qu'on en vient à la place de l'humain dans la classification zoologique. En effet, Cuvier, Lamarck et Owen s'accordent pour donner à l'humain un statut taxinomique séparé, en l'isolant dans l'ordre des Bimanes, qui contient uniquement l'espèce humaine. En dépit de leurs profonds désaccords, ces anatomistes s'accordent donc sur deux points. Premièrement, la différence entre l'humain et le singe est telle qu'elle justifie une distinction taxinomique de niveau ordinal, légitimant la consécration d'un ordre séparé dans lequel l'espèce humaine se trouve isolée : l'ordre des Bimanes, défini par Blumenbach en 1791, s'oppose à l'ordre des Primates défini par Linné en 1758, dans lequel les genres *Homo* et *Simia* se trouvaient juxtaposés. Deuxièmement, si les singes sont des quadrumanes, l'humain, lui, est à la fois bipède et bimane ; or, plus encore que la possession de deux pieds, ce sont les deux mains humaines qui expriment son unicité. Les divergences méthodologiques traduites par l'interprétation du pied humain cèdent ainsi la place à un remarquable consensus sur la main humaine, symbole d'une différence anthropologique qu'il revient à la taxinomie d'exprimer.

L'ordre des Bimanes connaît au XIXe siècle son âge d'or. Cette catégorie taxinomique s'impose en France à partir de deux sources principales. D'une part, ce sont des disciples de Buffon, inventeur du terme « bimane » en 1766, qui diffusent cette dénomination : ainsi, Julien-Joseph

110. Russell, E.S. (1916), *Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology*, Londres, John Murray, p. VI

Virey, dans son *Histoire naturelle du genre humain*, déclare en 1800 que « l'homme seul est biman »¹¹¹. Toutefois, Lamarck est l'un des premiers à reprendre la catégorie taxinomique de l'ordre des Bimanes pour exprimer la différence d'organisation entre le singe et l'humain : « l'homme, quoique voisin des quadrumanes, en est tellement distingué, qu'il constitue lui seul dans la classe des mammaux un ordre particulier, dont il est le genre et l'espèce unique, offrant seulement beaucoup de variétés diverses. Cet ordre sera, si l'on veut, celui des bimanés », écrit-il en 1802¹¹². C'est, d'autre part, l'école cuviériste qui diffuse la tendance à isoler le genre humain dans la taxinomie à travers l'ordre séparé des Bimanes. Cette catégorie, utilisée par André Duméril dès 1806¹¹³, est consacrée par Cuvier en 1817 : dans son *Règne animal*, il reprend presque à l'identique la formule de Buffon (« l'homme est le seul qui soit à la fois bimané et bipède »¹¹⁴), en déclarant que « l'homme est le seul animal vraiment bimané et bipède »¹¹⁵. L'anatomiste y définit l'ordre premier des mammifères sous le terme de Bimanes, considérant que « l'homme ne forme qu'un genre, et ce genre est unique dans son ordre »¹¹⁶. La séparation taxinomique de l'humain dans l'ordre des Bimanes constitue donc un point d'accord entre Lamarck et Cuvier, en dépit de leur opposition théorique sur la fixité des espèces.

La séparation taxinomique de l'humain constitue également un point de convergence par-delà l'opposition méthodologique entre l'approche fonctionnaliste et l'approche structuraliste. En effet, l'unité du plan d'organisation des Vertébrés mise en évidence par Owen aboutit, comme nous l'avons vu, à exacerber l'unicité de la structure anatomique humaine : cette unicité trouve son expression taxinomique à un double niveau, reflétant les deux caractéristiques distinctives que sont le cerveau et la main. D'une part, dans la classification des mammifères établie par Owen en 1857 à partir de la taille et de la conformation du cerveau, l'humain est placé dans la sous-classe séparée des *Archencephala*, en raison des « pouvoirs mentaux particuliers » associés à la supériorité d'organisation du cerveau humain¹¹⁷. D'autre part, dans cette sous-classe fondée sur le critère cérébral, Owen inscrit en 1866 l'ordre des Bimanes, fondé sur le critère postcrânien. Voici en effet comment cette nouvelle séparation se trouve justifiée : « les modifications structurelles dans le genre *Homo*, – seul représentant des *Archencephala* –, plus spécifiquement celles des membres pelviens¹¹⁸, par lesquels la station érigée et la démarche bipède sont maintenues, sont de nature à réclamer pour l'HOMME, à partir de caractères zoologiques purement extérieurs, une distinction ordinale, au moins »¹¹⁹. L'adaptation de la structure anatomique humaine à

111. Virey, J. -J. (1800), *Histoire naturelle du genre humain, ou recherches sur ses principaux fondements physiques et moraux*, vol. 1, Paris, Dufart, p. 24

112. Lamarck, J.-B. (1802), *op. cit.*, p. 134. Voir également Lamarck, J.-B. (1809), *op. cit.*, p. 348 : « On a donné à cette famille le nom de bimanés, parce qu'en effet les mains seules de l'homme offrent un pouce séparé et comme opposé aux doigts ; tandis que dans les quadrumanes, les mains et les pieds présentent, à l'égard du pouce, le même caractère »

113. Duméril, C. (1806). *Zoologie analytique, ou Méthode naturelle de classification des animaux : rendue plus facile à l'aide de tableaux synoptiques*, Paris, Allais. p. 6

114. Buffon, L.-G. (1766), *Histoire naturelle*, t. XIV, p. 18

115. Cuvier, G. (1817), *Règne animal*, p. 82

116. *Ibid.*, p. 81

117. Owen R. (1857), « Of the characters, principles of division and primary groups of the Class Mammalia », *Journal of the Proceedings of the Linnean Society*, 2, p. 1-37, p. 20 : « peculiar mental powers »

118. Les membres pelviens désignent les membres postérieurs (les jambes)

119. Owen, R. (1866), *On the Anatomy of Vertebrates*, vol. II, Londres, Longmans, p. 291-292 : « the structural modifications in the genus *Homo*, – sole representative of the *Archencephala*, – more especially those of the pelvic limbs, by which the erect stature and bipedal gait are maintained, – are such as to claim for MAN, on merely external zoological characters, ordinal distinction, at least »

la bipédie érigée justifie donc son assignation à un ordre séparé. Or, poursuit Owen, dans la sous-classe des Archencéphales, « l'Homme forme un seul genre, *Homo*, et ce genre un seul ordre, appelé BIMANA, à partir du pouce opposable restreint à la paire de membres supérieure »¹²⁰. Si le genre *Homo* se distingue par ses deux pieds dépourvus de gros orteil opposable, c'est la main qui est pourtant consacrée comme le critère taxinomique justifiant son assignation à un ordre séparé. La consécration de l'ordre des Bimanes reflète ainsi un conflit interne à la définition naturaliste de l'humain, qui oppose l'unicité strictement anatomique du pied à l'unicité de la main, par laquelle la métaphysique anthropocentriste de la station droite semble désormais s'exprimer.

La métaphysique de la station droite associée à la promotion de l'ordre des Bimanes n'a du reste pas échappé à l'un de ses plus virulents critiques : Isidore Geoffroy Saint-Hilaire – le fils d'Etienne Geoffroy Saint-Hilaire – attaque cette catégorie taxinomique spécialement réservée à l'humain dès 1842 dans l'article « Bimanes » du *Dictionnaire universel d'histoire naturelle*¹²¹, puis dans le deuxième tome de l'*Histoire naturelle générale des règnes organiques*, en 1859¹²². A ses yeux, l'ordre des Bimanes n'est qu'une traduction taxinomique du *topos* métaphysique consacré par le fameux vers des *Métamorphoses* d'Ovide célébrant le visage tourné vers le haut propre à l'humain. « Que de naturalistes, malheureusement, semblent n'être ici que des traducteurs d'Ovide ! », déplore-t-il¹²³. Toutefois, cette véhémence à l'encontre de l'ordre des Bimanes est dictée par un dualisme radical consistant à opposer la « famille humaine », qui n'étudie que « l'homme physique », c'est-à-dire l'homme en tant qu'animal, et le « règne humain », qui s'intéresse à « l'homme tout entier », en prenant également en compte les capacités intellectuelles qui constituent une différence essentielle avec les autres animaux¹²⁴. La « famille humaine » et le « règne humains » représentent ainsi « deux conceptions inverses, l'une purement zoologique, l'autre anthropologique et philosophique »¹²⁵. Selon I. Geoffroy Saint-Hilaire, il est donc absurde de chercher à exprimer la différence anthropologique dans le cadre d'une classification zoologique. C'est pourquoi l'ordre des Bimanes est à ses yeux « une transaction impossible entre deux systèmes opposés et inconciliables, entre deux ordres d'idées qu'expriment nettement dans la langue de l'histoire naturelle ces deux mots : le *règne humain* et la *famille humaine* »¹²⁶. Ce dualisme épistémologique dans lequel la zoologie se trouve strictement distinguée de l'anthropologie s'inscrit toutefois dans la continuité du dualisme métaphysique professé par Buffon, par lequel se dernier s'interdisait de comparer l'humain et l'animal. En effet, si « l'homme physique » peut être comparé aux autres animaux, « l'homme tout entier », possédant des caractéristiques uniques, ne peut être soumis à comparaison. Et Geoffroy Saint-Hilaire, de fait, s'attriste de ce que « l'Histoire naturelle » et la « Philosophie »¹²⁷ sont responsables de l'« enfance si prolongée de l'anthropologie »¹²⁸, parce qu'elles ont été incapables de concevoir « le même être à deux

120. *Ibid.*, p. 292 : « in this subclass Man forms but one genus, *Homo*, and that genus but one order, called BIMANA, on account of the opposable thumb being restricted to the upper pair of limbs »

121. Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1842), article « Bimanes », *Dictionnaire universel d'histoire naturelle*, tome II, p. 573

122. Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1859), *Histoire naturelle générale des règnes organiques*, tome II, Paris, Victor Masson.

123. *Ibid.*, p. 192

124. *Ibid.* p. 188

125. *Ibid.*, p. 188

126. *Ibid.*, p. 188

127. *Ibid.*, p. 168

128. *Ibid.*, p. 169

points de vue, *homo duplex* »¹²⁹. La reprise de la formule emblématique du dualisme de Buffon semble bien indiquer que le dualisme épistémologique sur lequel a été fondée la science naturelle de l'homme est un prolongement du dualisme métaphysique consistant à opposer l'animal, qui n'est que matière, à l'humain, qui réunit la matière et l'esprit. La critique de l'ordre des Bimanes, telle que la développe I. Geoffroy Saint-Hilaire, est donc la critique d'un anthropocentrisme déplacé, puisque porté sur le terrain zoologique de la taxinomie, mais conduite au nom d'un anthropocentrisme supérieur.

2.3 La généalogie du pied humain

2.3.1 Y a-t-il eu une révolution darwinienne en anthropologie ?

En 1871, la publication de l'opus anthropologique darwinien, *La filiation de l'homme et la sélection liée au sexe*, confère à la bipédie humaine une signification jusqu'alors inédite. En déclarant que « l'homme seul est devenu un bipède »¹³⁰, Darwin consacre dans le pied, au lieu de la main ou du cerveau, la partie du corps à laquelle l'humain doit son origine et sa distinction d'avec les autres primates. Il apparaît ainsi comme l'inventeur d'un concept de bipédie affranchi du critère de la station droite et qu'on peut donc supposer délesté de la signification métaphysique associée à la verticalité humaine, telle qu'elle continuait à s'exprimer dans la célébration de la main humaine. En affirmant que l'espèce humaine résulte comme les autres d'un processus d'évolution par voie de sélection naturelle, l'auteur de *l'Origine des espèces* rompt avec l'anthropocentrisme consistant à supposer une différence d'essence ou de nature entre l'humain et les primates, censée justifier le statut séparé réservé à l'espèce humaine dans les classifications zoologiques proposées au XIXe siècle. Dans cette perspective, toute définition essentialiste de l'humain semble exclue : « dans une série de formes s'élevant par des gradations insensibles d'une créature ressemblant au grand singe à l'homme tel qu'il existe actuellement, il serait impossible de déterminer un point précis à partir duquel le terme "homme" devrait être utilisé »¹³¹.

Toutefois, cette rupture épistémologique marquée par l'anthropologie darwinienne doit aussi être nuancée. Il convient tout d'abord de resituer son originalité par rapport à l'anthropologie évolutionniste dont les jalons ont déjà été posés lorsque Darwin expose en 1871 sa conception de l'évolution humaine. En 1863, dans *La place de l'homme dans la nature*¹³², Thomas Huxley a démontré que les différences anatomiques entre l'humain et les grands singes sont moindres que celle qui existent entre les grands singes et les singes, faisant de cette ressemblance anatomique l'indice de leur communauté d'origine (voir la section 2.3.3, p 78). Dans ses *Leçons sur l'homme*, publiées en 1863 également, Carl Vogt a lui aussi utilisé l'hypothèse darwinienne de la descendance avec modification pour caractériser l'homme comme « le produit du plus haut développement de la série animale progressivement perfectionnée par la sélection naturelle »¹³³.

129. *Ibid.*, p. 168

130. Darwin, C. (1871), *The descent of man, and selection in relation to sex*, Londres, John Murray, 1ère édition, vol. 1, p. 141 : « Man alone has become a biped »

131. *Ibid.*, p. 235 : « in a series of forms graduating insensibly from some ape-like creature to man as he now exists, it would be impossible to fix on any definite point where the term "man" ought to be used »

132. Huxley, T. (1863), *Evidence as to Man's Place in Nature*, New York, Appleton

133. Vogt, C. (1863), *Vorlesungen über den Menschen, seine Stellung in der Schöpfung und in der Geschichte*

Enfin, dans l'*Histoire naturelle de la création* publiée en 1868¹³⁴, Ernst Haeckel a retracé l'arbre généalogique humain, où il fait se succéder les singes anthropoïdes, les « hommes-singes » et les humains¹³⁵ ; il y présente la « théorie pithécœide », faisant du singe l'ancêtre de l'humain, comme une conséquence logique de la « théorie généalogique » darwinienne¹³⁶.

D'autre part, est-il juste de faire de Darwin l'inventeur d'un concept moderne de bipédie, affranchi du critère de la station droite et la bimanie ? Ni Vogt, ni Haeckel ne se sont en effet privés de célébrer dans la station droite la caractéristique anthropologique par excellence. Vogt va jusqu'à affirmer que « la stature droite justifie [...] une situation exceptionnelle », puisque « l'homme se distingue des singes, ses parents les plus proches, d'une manière absolue par cette attitude relevée que le singe ne prend qu'en passant ou lorsqu'il y est forcé par la dressure, mais jamais comme une position qui lui soit naturelle »¹³⁷. Quant à Haeckel, il considère que l'humain s'est différencié de son ancêtre singe par « une parfaite accoutumance à la station verticale et une plus complète différenciation des deux paires d'extrémités »¹³⁸. Or, en caractérisant l'humain comme l'unique primate à être devenu bipède, Darwin accorde à la bipédie le statut d'une condition de possibilité de la station droite : expliquer l'origine de la bipédie humaine revient en réalité à expliquer « comment [l'humain] en est venu à adopter son attitude dressée, qui constitue l'un de ses plus remarquables différences avec ses plus proches parents »¹³⁹. La bipédie humaine est donc la condition de possibilité de la station droite mais aussi de la bimanie humaine, puisque « l'homme n'aurait jamais atteint la position dominante qui est aujourd'hui la sienne dans le monde sans l'usage de ses mains, qui sont si admirablement adaptées à agir conformément à sa volonté »¹⁴⁰. Darwin considère donc que l'humain est aussi l'unique primate à être devenu bimanie, bien que cette dernière caractéristique ne justifie aucunement à ses yeux de placer l'espèce humaine dans l'ordre séparé de Bimanes (se reporter à la section 2.3.3, p 78).

Est-ce alors dans l'explication causale rendant compte de l'acquisition de la bipédie humaine qu'il faut chercher la rupture épistémologique marquée par l'anthropologie darwinienne ? Relisons le célèbre scénario proposé par Darwin en 1871 : « sitôt qu'un ancien membre de la grande série des Primates, du fait d'un changement dans sa manière de se procurer sa subsistance, ou de quelques changements dans les conditions environnantes, se mit à être moins arboricole, son mode habituel de locomotion a dû être modifié : et il a dû devenir ainsi plus strictement quadrupède ou bipède »¹⁴¹. Ces deux possibilités, ajoute-t-il, se trouvent actuellement illustrées par le babouin d'une part, qui a « acquis à peu près la démarche d'un chien », et par l'humain d'autre

der Erde, Giessen, Ricker. Nous nous référons à la traduction française de J.-J. Moulinié revue par l'auteur : Vogt, C. (1865), *Leçons sur l'homme, sa place dans la création et dans l'histoire de la terre*, Paris, Reinwald, p. 600

134. Haeckel, E. (1868), *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, Berlin, Reimer. Nous nous référons à la traduction française de C.-J.-M. Letourneau : Haeckel, E. (1874), *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*, Paris, C. Reinwald, 2e édition

135. Haeckel, E. (1874), 22e leçon, « Origine et arbre généalogique de l'homme », p. 586

136. Haeckel, E. (1874), 24e leçon, « Objections contre la vérité de la théorie généalogique et preuves de cette théorie », p. 642

137. Vogt, C. (1865), *op. cit.*, p. 174

138. Haeckel, E. (1874), 22e leçon, « Origine et arbre généalogique de l'homme », p. 586

139. Darwin C. (1871), p. 141 : « how he has come to assume his erect attitude, which forms one of the most conspicuous differences between him and his nearest allies »

140. *Ibid.*, p. 141 : « Man could not have attained his present dominant position in the world without the use of his hands, which are so admirably adapted to act in obedience to his will »

141. *Ibid.*, p. 140-141

part, puisque « l'homme seul est devenu un bipède »¹⁴². Darwin fait donc dériver la bipédie humaine d'une quadrupédie arboricole pratiquée par une espèce de primates désormais éteinte. Or, en quoi le scénario darwinien d'évolution de la quadrupédie en bipédie se distingue-t-il du scénario lamarckien ? Il existe en effet plusieurs points de similitude entre ces deux scénarios : en supposant un changement relatif au mode de vie (concernant la « manière de se procurer sa subsistance ») ou à l'environnement (concernant les « conditions environnantes »), l'explication darwinienne ne semble guère éloignée de l'explication lamarckienne, qui invoquait un changement dans « l'habitude » ou les « circonstances ». Darwin le souligne d'ailleurs lui-même dans l'introduction de la *Filiation de l'homme* : « la conclusion que l'homme est, avec d'autres espèces, le co-descendant de quelque forme ancienne inférieure et éteinte, n'est en aucune façon nouvelle. Lamarck était, il y a longtemps, arrivé à cette conclusion »¹⁴³.

Est-ce alors dans l'arsenal théorique évolutionniste qu'il faut chercher la réelle originalité de l'anthropologie darwinienne ? Les concepts de sélection naturelle et d'adaptation sont en effet mobilisés pour expliquer le processus d'évolution à l'origine de l'espèce humaine. Le passage de la quadrupédie arboricole à la bipédie terrestre est ainsi présentée comme une adaptation, dont résulte un « avantage » – la libération des mains – susceptible d'être favorisé par la sélection naturelle : « pour conquérir ce grand avantage, les pieds sont devenus plats, et le grand orteil a été particulièrement modifié », en perdant sa capacité de préhension¹⁴⁴. Selon Darwin, ces modifications initiales des pieds et des mains ont entraîné d'autres changements adaptatifs de structure, concernant le bassin, la colonne vertébrale et la tête : « comme les ancêtres de l'homme se redressèrent de plus en plus, avec leurs mains et leurs bras de plus en plus modifiés pour la préhension et d'autres fins, avec leurs pieds et leurs jambes transformés en même temps pour un appui solide et la locomotion, d'autres changements de structure sont enfin devenus nécessaires. Le bassin a dû devenir plus large, l'épine s'incurver d'une façon particulière, et la tête se fixer dans une position différente, autant de changements auxquels l'homme est parvenu »¹⁴⁵. Ce n'est pas dans l'identification des différentes parties du corps associées à la station verticale qu'il faut rechercher l'apport darwinien. L'innovation réside ici dans l'hypothèse d'un mécanisme rétroactif entre les modifications des mains et des pieds : « le libre usage des bras et des mains, en partie cause et en partie résultat de la position redressée de l'homme, paraît avoir conduit d'une manière indirecte à d'autres modifications de structure »¹⁴⁶. Ces modifications secondaires de la structure concernent la réduction de la taille des canines – à mesure que des pierres et des armes sont utilisés pour se défendre – et l'accroissement du volume cérébral, qui produit un effet en retour sur la station droite : « le poids graduellement croissant du cerveau et du crâne a dû influencer, chez l'homme, sur le développement de la colonne vertébrale qui le supporte, plus spécialement tandis qu'il était en train de se redresser »¹⁴⁷.

La rupture épistémologique tiendrait donc au rôle de la sélection naturelle dans l'évolution des caractéristiques anatomiques humaines. Il est tentant, en effet, de voir dans l'acquisition de la bipédie, avec l'ensemble des modifications anatomiques qui lui sont associées, une illustration paradigmatique de l'évolution par voie de sélection naturelle : on aurait là une adaptation de la

142. *Ibid.*, p. 141

143. *Ibid.*, p. 4

144. *Ibid.*, p. 141

145. *Ibid.*, p. 143

146. *Ibid.*, p. 144

147. *Ibid.*, p. 146

structure anatomique à de nouvelles conditions d'existence qui s'avère avantageuse et se trouve favorisée par la sélection naturelle. Pourtant, loin de faire du redressement du corps humain l'illustration paradigmatique de l'action de la sélection naturelle, Darwin signale qu'« il est très difficile de déterminer jusqu'à quel point toutes ces modifications corrélées sont le résultat de la sélection naturelle, et jusqu'à quel point elles sont celui des effets hérités de l'usage accru de certaines parties, ou de l'action d'une partie sur l'autre »¹⁴⁸. L'explication darwinienne par la sélection naturelle compose ici avec l'explication lamarckienne, qui repose sur la transmission héréditaire des caractères acquis. Bien loin de fournir un exemple limpide d'évolution par voie de sélection naturelle, l'acquisition de la bipédie est au contraire l'occasion d'une auto-critique, portant sur les premières éditions de *L'Origine des espèces*. Darwin reconnaît en effet qu'il a « probablement trop attribué à l'action de la sélection naturelle ou survie du plus apte »¹⁴⁹. *L'Origine des espèces*, s'explique-t-il en 1871, avait seulement deux objectifs : montrer que les espèces n'ont pas été créées séparément et que « la sélection naturelle a été l'agent principal du changement, quoique largement aidée par les effets héréditaires de l'habitude, et légèrement par l'action directe des conditions environnantes »¹⁵⁰. Et Darwin de préciser qu'il a limité, à partir de la 5e édition, l'action de la sélection naturelle aux « changements adaptatifs de structure »¹⁵¹ : or, c'est bien dans cette catégorie que s'inscrit le changement de structure relatif au redressement du corps humain. Cette double causalité est remise en jeu dans la *Filiation de l'homme* : comme les autres animaux, les ancêtres de l'homme ont dû « se multiplier au-delà de leurs moyens de subsistance »¹⁵² et « cela dut inévitablement conduire à la lutte pour l'existence et à la sélection naturelle. Ce dernier processus a dû être grandement aidé par les effets héréditaires de l'usage augmenté des parties, et ces deux processus ont dû réagir d'une manière incessante l'un sur l'autre »¹⁵³. La sélection naturelle a donc composé avec l'habitude pour modeler la morphologie actuelle du corps humain. Comme nous le verrons dans les chapitres 4 et 7, la distinction entre la part de la sélection naturelle et l'impact du comportement constitue une problématique majeure dans les débats sur l'évolution du squelette locomoteur en paléanthropologie.

2.3.2 Les ressemblances et les différences rapportées à la communauté d'origine

La rupture épistémologique darwinienne concerne au premier chef la signification des ressemblances anatomiques entre l'humain et les grands singes. En accordant à ces similitudes une signification généalogique, Darwin reformule d'une tout autre manière le problème de la ressemblance, qui avait tant embarrassé les naturalistes du siècle précédent : les ressemblances entre l'humain et les grands singes apparaissent désormais comme des indices de leur communauté d'origine. « Comme nous n'avons pas de registre des lignes de descendance, l'arbre généalogique ne peut être découvert qu'en observant les degrés de ressemblance entre les êtres qui sont à classer »¹⁵⁴, explique Darwin : comme n'importe quel autre être vivant, « l'homme porte dans sa

148. *Ibid.*, p. 143

149. *Ibid.*, p. 152

150. *Ibid.*, p. 152

151. *Ibid.*, p. 152

152. *Ibid.*, p. 154

153. *Ibid.*, p. 154

154. *Ibid.*, p. 237-238

structure corporelle des traces claires de sa filiation à partir de quelque forme inférieure »¹⁵⁵. Ces traces constituent donc des indices qui permettent d'inférer l'anatomie hypothétique d'espèces ancestrales désormais éteintes : cette démarche inférentielle fonde la « méthode de Zadig » présentée par Huxley en 1880 comme un art de la « prophétie rétrospective »¹⁵⁶. L'hypothèse de la communauté d'origine entre l'humain et les grands singes se signale donc par sa valeur heuristique mais aussi par sa valeur explicative : les ressemblances structurelles entre l'anatomie humaine et celle des grands singes reste incompréhensible tant que la signification généalogique de ces similitudes n'est pas prise en compte. Seule l'hypothèse selon laquelle « l'homme est avec d'autres mammifères le co-descendant de quelque forme inconnue et inférieure » rend « intelligibles » certains caractères humains « dont nous avons tout raison de croire qu'ils étaient possédés par ses premiers ancêtres »¹⁵⁷, souligne ainsi Darwin.

Cette reformulation généalogique du problème de la ressemblance remet en jeu les deux grandes philosophies anatomiques déployées au cours du XIXe siècle pour rendre compte des similitudes et des dissemblances entre humains et grands singes : au cours de ce chapitre, la philosophie structuraliste défendue par Geoffroy Saint-Hilaire et Owen a été opposée à la philosophie fonctionnaliste exposée par Cuvier et Lamarck. La position darwinienne, en attribuant une signification généalogique aux ressemblances entre humains et grands singes, permet de dépasser cette opposition. Dans l'*Origine des espèces*, la section sur la morphologie, au chapitre 13, est inspirée par le passage de la *Philosophie anatomique* déjà cité : « quoi de plus curieux que le fait que la main de l'homme, formée pour attraper, celle de la taupe faite pour creuser, la jambe du cheval, la palette du marsouin, et l'aile de la chauve-souris soient toutes construites selon le même patron [*pattern*] et doivent inclure les mêmes os dans les mêmes positions relatives ? »¹⁵⁸, demande Darwin, qui rappelle qu'E. Geoffroy Saint-Hilaire a « fortement insisté sur l'extrême importance de la connexion relative des organes homologues »¹⁵⁹. La ressemblance, la « similarité de patron » entre les membres d'une même classe peuvent certes être expliquées « par l'utilité ou par la doctrine des causes finales »¹⁶⁰. Or, « le caractère désespéré de la tentative a été expressément admis par Owen dans son très intéressant ouvrage sur la *Nature des membres* »¹⁶¹. Cependant, l'explication de la ressemblance proposée par ce dernier est coûteuse : il rapporte la ressemblance à un archétype, représentant le « patron général » dont les représentants d'une même classe. Alors que « si nous supposons que l'ancien progéniteur, l'archétype comme on peut l'appeler, de tous les mammifères, avait les membres construits selon le patron général actuel, quel que soit l'usage auquel ils servaient alors, nous pouvons percevoir d'un coup la signification évidente de la construction homologue des membres à travers toute une classe »¹⁶² : la théorie de l'évolution fournit ainsi une explication moins coûteuse de la ressemblance. Chez Darwin, l'homologie chère à Owen « devenait une preuve de l'ancestralité, et inversement, l'ancestralité devenait le critère de l'homologie »¹⁶³. Comme le signale Darwin dans l'*Origine des espèces*, sa théorie englobe

155. *Ibid.*, p. 34

156. Huxley, T.H. (1880), « On the Method of Zadig : Retrospective Prophecy as a Function of Science », in *Science and the Hebrew Tradition*, Londres, Macmillan.

157. *Ibid.*, p. 236

158. Darwin, C. (1859), *L'Origine des espèces*, trad. T. Hoquet, Paris, Seuil, 2013, p. 399

159. *Ibid.*, p. 399

160. *Ibid.*, 399

161. *Ibid.* p. 400

162. *Ibid.*, p. 400-401

163. Rupke N., (1994), *Richard Owen, Victorian Naturalist*, p. 210. Cité et traduit par Cohen Claudine, « De la biologie au roman : le modèle morphologique et ses variations », *Romantisme* 4/ 2007 (n° 138), p. 47-59

les deux grandes lois rivales jusqu'alors proposées pour rendre compte de la formation des êtres organisés : l'Unité de Type et les Conditions d'Existence¹⁶⁴. En effet, l'Unité de Type, en tant qu' « accord fondamental de structure », « indépendant des habitudes de vie » est « expliquée par l'unité de descendance »¹⁶⁵. Quant à l'expression « conditions d'existence », chère à Cuvier, elle est « entièrement englobée dans le principe de la sélection naturelle »¹⁶⁶.

La reformulation généalogique du problème de la ressemblance opérée par Darwin est cependant loin d'impliquer sa dissolution. Si les ressemblances entre humains et grands singes ont une signification généalogique, il reste encore à établir s'il convient d'accorder à toutes ces ressemblances une valeur égale ou s'il faut au contraire discerner, parmi ces ressemblances, celles qui ont une signification généalogique de celles qui en sont dépourvues. C'est cette deuxième position, impliquant une discrimination entre les ressemblances anatomiques, qui est défendue par Darwin : « chez les êtres organiques, les points de ressemblance ne doivent point consister en adaptations à des habitudes de vie similaires »¹⁶⁷, puisque deux espèces peuvent s'être adaptées à des conditions d'existence identiques sans pour autant être apparentées. Les ressemblances les plus pertinentes pour la généalogie sont donc celles qui ne résultent pas d'adaptations récentes, mais qui concernent des « structures non importantes », susceptibles de révéler « les vieilles lignes de descendance ou d'affinité véritable »¹⁶⁸. Ainsi, selon Darwin, les ressemblances les plus instructives pour établir des affinités généalogiques ne sont pas à chercher dans les caractères adaptatifs mais dans les caractères ancestraux : comme nous le verrons, ce point est toujours discuté actuellement en paléanthropologie.

Cette distinction entre deux catégories de ressemblance, dont l'une indique une communauté d'origine, l'autre, une communauté d'adaptation, a été théorisée en 1870 par Ray Lankaster¹⁶⁹. Selon lui, l'usage évolutionniste de la notion d'homologie forgée par Owen tend à confondre deux sens distincts : d'une part, la notion d'homologie est utilisée dans un sens « homogénéétique », lorsqu'elle désigne les ressemblances entre « des structures qui sont génétiquement apparentées, dans la mesure où elles ont un seul représentant chez un ancêtre commun »¹⁷⁰ ; d'autre part, la notion d'homologie est utilisée dans un sens « homoplastique », lorsqu'elle qualifie des ressemblances structurelles qui ne sont pas imputables à un ancêtre commun, mais « qui dépendent de l'action commune de causes déclenchantes ou du modelage par l'environnement sur les parties homogéniques, ou sur des parties qui pour d'autres raisons présentent une ressemblance »¹⁷¹. Lankaster souligne que la notion d'analogie a un sens plus large que l'homoplasie : « deux organes qui ont la même fonction sont analogues, qu'ils se ressemblent étroitement ou pas dans leur structure et leur relations aux autres parties »¹⁷², alors que « l'homoplasie inclut tous les cas d'étroite

164. Darwin, C. (1859), *op. cit.*, p. 212

165. *Ibid.*, p. 213

166. *Ibid.*, p. 213

167. Darwin, C. (1871), p. 238

168. *Ibid.*, p. 238

169. Lankaster, E. R. (1870), « On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements », *The Annals and Magazine of Natural History*, 6(31), p. 34-43.

170. *Ibid.*, p. 36 : « structures which are genetically related, in so far as they have a single representative in a common ancestor »

171. *Ibid.*, p. 42 « depending of a common action of evoking causes or moulding environment on such homogenous parts, or on parts which for other reasons offer a likeness »

172. *Ibid.*, p. 41 : « Any two organs having the same functions are analogous, wether closely resembling each other in their structure and relations to other parts or not »

ressemblance de forme qu'on ne peut pas attribuer à l'homogénéité, tous les *détails* de concordance qui ne sont pas homogéniques, dans des structures qui sont globalement homogéniques, comme dans des structures dépourvues d'affinité génétique »¹⁷³. La distinction proposée par Lankaster ne consiste donc pas à opposer homologie et homoplasie, mais à distinguer deux catégories d'homologie, toutes deux susceptibles d'intervenir dans une même partie du corps. Si la ressemblance morphologique entre deux organismes peut résulter de deux facteurs distincts, l'un génétique, l'autre comportemental, il apparaît donc que la question de la ressemblance, reformulée dans des termes évolutionnistes, continue à poser un problème fondamental.

2.3.3 La réhabilitation de l'ordre des Primates contre l'ordre des Bimanes

La critique du biais anthropocentriste dans l'anatomie comparée et la taxinomie est au cœur de l'anthropologie évolutionniste. Ce biais anthropocentriste a consisté à exagérer les différences anatomiques entre l'humain et les grands singes, justifiant l'assignation de l'espèce humaine à un ordre séparé. Cette critique est d'abord conduite par Huxley en 1863. Avant de produire les arguments anatomiques qui le conduisent à remettre en cause l'ordre des Bimanes et à réhabiliter l'ordre linnéen des Primates, le disciple de Darwin propose l'expérience de pensée suivante : « imaginons, si vous le voulez bien, que nous sommes de savants habitants de Saturne, parfaitement au courant des animaux qui peuplent la Terre et fort occupés à discuter les relations qu'ils peuvent avoir avec un nouvel et singulier "bipède droit et sans plumes" que quelques voyageurs hardis, surmontant les difficultés de l'espace et de la gravitation, auraient rapporté de cette planète distante, conservé, je suppose, dans un baril de rhum, pour le soumettre à notre examen »¹⁷⁴. Cette créature inconnue, poursuit Huxley, serait rangée parmi les mammifères ; c'est ensuite des singes qu'elle serait jugée le plus proche. Or, « l'homme est-il tellement différent de chacun des singes, qu'il faille constituer un ordre pour lui seul, ou bien diffère-t-il moins d'eux que les singes ne diffèrent l'un de l'autre, et, en conséquence, doit-on le classer avec les singes, dans un même ordre ? »¹⁷⁵. C'est cette deuxième hypothèse qu'illustre le célèbre frontispice représentant côte à côte le gibbon, l'orang-outan, le chimpanzé, le gorille et l'humain (Figure ??). Afin de mettre en évidence leur ressemblance anatomique, Huxley choisit de représenter l'humain et les grands singes en position debout, bien que ces derniers n'adoptent cette posture qu'occasionnellement. La réfutation du biais anthropocentriste se fonde donc sur une représentation anthropomorphiste, qui tend à accentuer les ressemblances entre l'humain et les grands singes dits anthropomorphes, que Huxley désigne par l'expression de « *man-like apes* ». Nous verrons que cette oscillation entre anthropocentrisme et anthropomorphisme caractérise également l'interprétation des vestiges postcrâniens en paléoanthropologie.

Huxley s'emploie donc à démontrer que les singes diffèrent plus entre eux qu'ils ne diffèrent de l'humain, en prenant l'anatomie du gorille comme point de comparaison. En reprenant point par point les caractéristiques anatomiques considérées comme spécifiquement humaines (parmi lesquelles les proportions des membres, la conformation du bassin, la position du trou occipital,

173. *Ibid.*, p. 41 : « Homoplasia includes all cases of close resemblance of form which are not traceable to homogeneity, all details of agreement not homogenous, in structures which are broadly homogenous, as well as in structures having no genetic affinity »

174. Huxley, T. (1863), *op. cit.*, p. 20

175. *Ibid.*, p. 21

la possession de deux mains et de deux pieds), Huxley entend produire la preuve que le gorille, sur chacun de ces points, diffère moins de l'humain qu'il ne diffère des autres singes, y compris les singes anthropomorphes. Puisqu' « on a défini l'homme comme le seul animal qui possédât deux mains à l'extrémité des membres supérieurs et deux pieds terminant ses membres inférieurs »¹⁷⁶, Huxley accorde une attention particulière à la distinction anatomique entre la main et le pied. Il établit que le pied humain se distingue de la main humaine par trois caractéristiques principales : la disposition des os du tarse (situés à l'arrière du pied) ; la présence aux orteils d'un muscle fléchisseur et d'un muscle extenseur courts ; la présence d'un muscle long reliant l'arrière de la jambe à la base du gros orteil¹⁷⁷. Or, ces trois caractéristiques sont également présentes à l'extrémité du membre inférieur du gorille : sa ressemblance avec une main « ne va pas plus loin que la peau »¹⁷⁸. Lorsqu'on passe de la morphologie à l'anatomie, il apparaît que le gorille possède « un véritable pied avec un gros orteil mobile »¹⁷⁹, qui n'est pas une main. Là encore, le pied du gorille diffère moins du pied humain qu'il ne diffère de celui des autres singes, qui pourtant possèdent tous deux pieds et deux mains. C'est donc à tort que les singes ont été considérés comme des êtres à quatre mains et désignés comme des quadrumanes : ayant deux pieds et deux mains, ils sont tous bipèdes et bimanus. Ainsi, conclut Huxley, « les différences anatomiques entre l'homme et les singes anthropomorphes nous autorisent certainement à le considérer comme une famille distincte ; mais comme il diffère moins de ces singes qu'eux-mêmes ne diffèrent d'autres familles du même ordre, il n'y a aucune raison pour le placer dans un ordre distinct »¹⁸⁰. L'ordre des Bimanus, réfuté à partir d'arguments anatomiques, laisse place à la réhabilitation de l'ordre des Primates, dans lequel Huxley distingue sept familles : la famille des Anthropiniens, « qui ne renferme que l'homme seul »¹⁸¹, des Catarrhiniens, des Platyrhiniens, des Arctopithèques, des Lémuriens, des Cheirominiens et des Galéopithéciens¹⁸².

La réhabilitation de l'ordre des Primates, sur la base d'arguments anatomiques destinés à démontrer que l'assignation de l'humain à un ordre taxinomique séparé n'est pas justifiée, est également entreprise par Broca : dans la conférence qu'il donne en 1869 à la Société d'Anthropologie de Paris sur l'ordre des Primates¹⁸³, Broca démontre à son tour que les prétendus singes quadrumanes¹⁸⁴ sont en réalité bimanus et bipèdes, puisqu'ils ont deux pieds et deux mains. Pour établir la distinction entre le pied et la main, Broca s'appuie principalement sur des arguments physiologiques, c'est-à-dire fonctionnels : « Qu'est-ce qu'un pied ? C'est une extrémité qui sert principalement à la station et à la marche. Qu'est-ce qu'une main ? C'est une extrémité qui sert principalement à la préhension et au toucher »¹⁸⁵. Cette définition fonctionnelle du pied se trouve liée à trois caractéristiques d'une anatomie bipède : l'articulation de la hanche, qui effectue des mouvements en avant et en arrière, c'est-à-dire dans le sens de la marche ; les deux os de la jambe,

176. Huxley, T. (1863), p. 48

177. *Ibid.*, p. 55. Ce muscle long, désigné par Huxley comme le « long péronier », est actuellement désigné comme le muscle long fibulaire

178. *Ibid.*, p. 59

179. *Ibid.*, p. 60

180. Huxley, T. (1863), p. 80

181. *Ibid.*, p. 80

182. *Ibid.*, p. 80-81

183. Broca, P. (1869), « L'ordre des primates : parallèle anatomique de l'homme et des singes », *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris*, II^e Série, Tome 4, pp. 228-401.

184. Hervé, G. (1889). « Les prétendus quadrumanes », Sixième conférence Broca, *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris*, 12(1), pp 680-717.

185. Broca, P. (1869), p. 281

le tibia et le péroné, sont unis par des articulations interdisant tout mouvement de pronation et de supination ; la flexion vers l'avant du pied par rapport à l'axe de la jambe, qui présente ainsi une face horizontale au sol¹⁸⁶. Ces trois caractéristiques sont utilisées par Broca pour démontrer que les singes sont anatomiquement bipèdes et bimanues, si bien que rien ne justifie de placer l'humain dans un ordre séparé.

Broca réhabilite donc à son tour l'ordre des Primates défini par Linné, dans lequel il distingue pour sa part cinq familles : les Hominiens, les Anthroïdes, les Pithéciens, les Cébiens et les Lémuriens. La famille des Hominiens, qui ne comprend que le genre *Homo*, est définie par l'« attitude verticale » et la « marche bipède »¹⁸⁷. La famille des Anthroïdes, comprenant le gorille, le chimpanzé, l'orang-outan et le gibbon, est définie par une « attitude oblique, rapprochée de la verticale »¹⁸⁸. Les grands singes sont donc des bipèdes qui se tiennent imparfaitement droit. Or, selon Broca, les grands singes sont aussi des « bipèdes imparfaits »¹⁸⁹ : bien qu'ils soient « incomparablement plus rapprochés du type des bipèdes que de celui des quadrupèdes »¹⁹⁰, leur bipédie est anatomique plus que fonctionnelle, puisqu'ils prennent « habituellement dans la marche un point d'appui auxiliaire sur la face dorsale des doigts, et non sur la paume des mains »¹⁹¹. Ainsi, « les conditions d'un équilibre vertical parfait et d'une marche libre, facile, habituelle sur leurs deux pieds ne sont pas encore complètement réalisées chez eux »¹⁹².

La critique de la définition anthropocentriste de l'humain comme bimanue aboutit donc ici à la consécration de l'humain comme bipède parfait. Certes, il ne s'agit plus d'une perfection métaphysique exprimant une différence d'essence entre l'humain et les grands singes : il ne s'agit plus d'une « perfection absolue que personne ne saurait définir », mais d'une « perfection relative, par rapport à une fonction déterminée »¹⁹³. Pourtant, les cinq familles reconnues par Broca dans l'ordre des Primates composent une grande série anatomique, ordonnée depuis la quadrupédie des Lémuriens jusqu'à la bipédie parfaitement verticale des « Hominiens »¹⁹⁴. Si Broca s'intéresse ici à l'ordre des Primates du seul point de vue de la classification zoologique, ou selon ses termes, sous un angle « zootaxique »¹⁹⁵, il déclare toutefois qu'on peut « suivre dans la série des Primates une sorte d'évolution »¹⁹⁶, dont l'humain est le point culminant : « étant le seul mammifère absolument bipède », il est aussi « le seul dont la main soit parfaite »¹⁹⁷. La perfection du pied humain devient ainsi la condition de possibilité des autres caractéristiques distinctivement humaines que sont la station droite et la main.

186. *Ibid.*, p. 288

187. *Ibid.*, p. 240

188. *Ibid.*, p. 240

189. *Ibid.*, p. 240.

190. *Ibid.*, p. 399

191. *Ibid.*, p. 240. Ce mode de locomotion consistant à marcher en prenant appui sur les phalanges antérieures correspond au « knuckle-walking ».

192. *Ibid.*, p. 399

193. *Ibid.*, p. 400

194. *Ibid.*, p. 241 : les Lémuriens se signalent par une « Attitude et marche quadrupèdes ». Les Pithéciens et les Cébiens sont caractérisés ainsi : « Attitude plus rapprochée de l'horizontale que de la verticale, ou tout à fait horizontale. Marche quadrupède, dans laquelle le membre antérieur appuie sur la paume de la main ». Quant aux

195. *Ibid.*, p. 230. Broca oppose la question « zootaxique » à la question « étologique », qui s'intéresse à la cause des ressemblances et des différences entre l'humain et les autres primates. Cette question est abordée dans la conférence « Sur le transformisme ». Broca, Paul (1870). « Sur le transformisme », *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris*, II^e Série. Tome 5, pp. 168-242

196. *Ibid.*, p. 396

197. *Ibid.*, p. 291

Dans la *Filiation de l'homme*, Darwin se livre à son tour à la réhabilitation de l'ordre des Primates. Toutefois, sa démonstration ne s'appuie pas sur des arguments anatomiques, visant à démontrer que les grands singes possèdent, eux aussi, deux mains et deux pieds : ces derniers continuent d'ailleurs à être désignés par le terme de « quadrumane ». Les arguments mobilisés par Darwin tiennent à sa conception de la classification, en tant que système naturel parce que généalogique. Darwin souligne d'abord que « l'existence de nombreux points de ressemblance est d'une bien plus grande importance que la quantité de similitude ou de dissimilitude existant sur quelques points »¹⁹⁸. Ainsi, l'extrême développement du cerveau humain, qui constitue une différence notoire entre l'humain et les autres primates, ne doit pas masquer les nombreuses ressemblances existant avec les singes anthropomorphes. « En premier lieu, nous devons garder à l'esprit l'insignifiance relative, pour la classification, du grand développement du cerveau chez l'homme »¹⁹⁹. D'autre part, la quantité des différences n'est pas seule mise en jeu. En effet, selon Darwin, les caractères pertinents pour la classification ne sont pas les caractères adaptatifs mais les caractères ancestraux. Cette distinction entre caractères adaptatifs et caractères ancestraux a déjà été mentionnée à propos des ressemblances adaptatives, susceptibles de n'être pas héritées d'un ancêtre commun et de constituer ainsi des homoplasies, selon le concept forgé par Lankaster. Or, cette distinction vaut aussi pour les différences anatomiques susceptibles d'être utilisées comme critères taxinomiques. Selon Darwin, « nous devons nous souvenir que toutes les autres différences, plus importantes²⁰⁰, entre l'homme et les Quadrumanes sont manifestement adaptatives dans leur nature, et se rattachent principalement à la posture érigée de l'homme ; il en va ainsi de la structure de sa main, de son pied, de son bassin, de la courbure de sa colonne vertébrale, et de la position de sa tête »²⁰¹. Si la station droite associée à la bipédie est désignée ici comme la différence adaptative fondamentale dont dérivent toutes les autres, la nature adaptative de cette différence interdit d'en faire un critère taxinomique justifiant l'isolement de l'espèce humaine dans un ordre séparé. Par exemple, explique Darwin, la famille des phoques se caractérise par des différences adaptatives qui la distinguent de tous les autres carnivores bien plus que les humains ne se distinguent des grands singes. Pourtant, ces différences adaptatives n'ont jamais conduit aucun taxinomiste à réclamer la création d'un ordre séparé pour les phoques. Tel est l'exemple qui conduit Darwin à formuler sa célèbre sentence : « si l'homme n'avait pas été l'artisan de sa propre classification, il n'aurait jamais eu l'idée de fonder un Ordre séparé pour sa propre réception »²⁰². La critique de l'anthropocentrisme taxinomique inhérent à l'ordre des Bimanes laisse toutefois ouverte une redoutable difficulté. Parce qu'elle constitue la différence adaptative fondamentale entre l'humain et les grands singes, l'acquisition de la station droite est un critère insuffisant pour isoler l'humain dans un ordre séparé, mais elle se trouve aussi réhabilitée comme la caractéristique propre à l'humain dont dérivent toutes les autres. Cette ambiguïté est révélée par l'usage du critère de la station droite dans l'interprétation des vestiges fossiles à laquelle nous allons maintenant nous intéresser.

198. Darwin, C. (1871), p. 188

199. *Ibid.*, p. 190

200. Il faut comprendre : les différences plus importantes que la taille du cerveau

201. *Ibid.*, p. 190

202. *Ibid.*, pp. 190-191

Chapitre 3

L'embarrassante station droite du « lien manquant »

Sommaire

3.1	Un fémur surdéterminé par la théorie	84
3.1.1	Le concept de « lien manquant »	84
3.1.2	L'homme-singe : ni homme, ni singe	88
3.1.3	Gibbon géant ou <i>Homo sapiens</i> ?	93
3.2	L'invention d'une herméneutique	95
3.2.1	L'émergence de la paléanthropologie	95
3.2.2	« L'homme sauvage », analogue de « l'homme fossile »	96
3.2.3	Le développement ontogénétique comme récapitulation de l'évolution phylogénétique	99
3.2.4	Le pied du grand singe, substitut du pied « préhumain »	101
3.3	Station droite arboricole et bipédie terrestre	102
3.3.1	Le modèle brachiotionniste d'évolution de la bipédie humaine	102
3.3.2	« L'homme arboricole », résurgence d' <i>Homo sylvestris</i> ?	104

*Pithecanthropus erectus*¹ est la première espèce fossile pour laquelle la bipédie a été utilisée comme critère essentiel d'appartenance à la lignée humaine. Décrit à partir de vestiges fossiles mis au jour en Indonésie à partir de 1890, le pithécanthrope a été présenté par son découvreur comme le « lien manquant » entre le singe et l'humain, sous les traits d'un « homme-singe » dont l'humanité tient principalement à la station droite. La description de cet homme-singe est pourtant irréductible à une répétition du problème posé par les singes anthropomorphes au XVIIIe siècle, dont la station droite présumée avait conduit à se demander s'ils étaient humains. L'homme-singe fossile engage une problématique épistémologique distincte de celle du singe anthropomorphe pour trois raisons principales, qui constituent aussi trois problèmes nouveaux. Tout d'abord, la station droite est ici inférée à partir d'un os fossile, dont l'interprétation engage l'élaboration d'une herméneutique, c'est-à-dire l'établissement d'un réseau de significations morphologiques, fonctionnelles et phylogénétiques nécessaire pour faire parler les signes fournis par les caractères du spécimen fossile. Ensuite, si la découverte des singes anthropomorphes avait conduit à remettre en question la station droite comme propre de l'humain, l'utilisation de cette caractéristique comme critère d'interprétation taxinomique et phylogénétique se fonde au contraire sur la définition de l'humain par la station droite. Or, cette définition de l'humain par la station droite est aussi ce qui pose problème à l'interprétation du pithécanthrope comme lien manquant entre le singe et l'humain : selon ses détracteurs, si cette créature se tient droit comme un humain, c'est qu'elle appartient à une variété archaïque de l'espèce *Homo sapiens* ou du moins à une espèce éteinte du genre *Homo*. Dubois s'obstinera donc à démontrer que le fémur du pithécanthrope n'est ni celui d'un humain, ni celui d'un singe, mais bien celui d'un homme-singe, morphologiquement et phylogénétiquement intermédiaire entre les singes et les humains. En effet, si *Pithecanthropus erectus* se distingue d' *Homo sylvestris*, il se distingue aussi d'*Homo erectus*² : il faut se déprendre de ces deux catégories pour cerner l'embarras suscité par la station droite du lien manquant.

3.1 Un fémur surdéterminé par la théorie

3.1.1 Le concept de « lien manquant »

La découverte des vestiges fossiles assignés à *Pithecanthropus erectus* illustrés sur la figure ?? se signale par sa structure narrative, qui présente un réel intérêt épistémologique, puisqu'elle révèle le cadre théorique présidant à la description de cette espèce fossile. C'est en effet avec l'objectif de découvrir une forme de transition entre le singe et l'humain que le néerlandais Eugène Dubois, au terme de ses études d'anatomie comparée, embarque en 1887 comme médecin militaire pour l'Indonésie (qui est alors une colonie néerlandaise)³. A Trinil, sur l'île de Java, il met précisément au jour une molaire et une calotte crânienne, en 1891, puis un fémur en 1892, qu'il présente en 1894 comme le lien manquant entre le singe et l'humain, sous le nom de *Pithecanthropus*

1. Dubois, E. (1894), *Pithecanthropus erectus. Eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java*, Batavia, Landesdruckerei.

2. À partir de 1944, l'espèce *Homo erectus* rassemble les fossiles indonésiens attribués à *Pithecanthropus erectus* et les fossiles chinois découverts à partir des années 1920 et attribués à *Sinanthropus pekinensis*

3. Theunissen, B. (1989), *Eugene Dubois and the Ape-Man from Java : The History of the First Missing Link and Its Discoverer*, Dordrecht, Kluwer Academic Press

erectus. Cette exacte coïncidence entre le cadre théorique qui a guidé ce projet de recherche et la découverte fossile qui en a résulté est troublante. Le ré-examen du fémur de Trinil entrepris dans les années 1970 a en effet suggéré qu'il pourrait s'agir d'un fémur d'*Homo sapiens*, à partir d'une comparaison de ce spécimen avec d'autres fémurs fossiles africains et chinois assignés à l'espèce *Homo erectus*⁴. Dans cette hypothèse, toujours débattue, Dubois aurait ainsi associé un crâne d'*Homo erectus* à un fémur d'*Homo sapiens*. Or, cette erreur, au cas où c'en serait une, est très instructive : qu'un fémur d'*Homo sapiens* puisse être vu et décrit comme un fémur d'homme-singe illustre la manière dont les attentes théoriques déterminent l'interprétation d'un spécimen fossile. Il convient donc de revenir sur le cadre théorique qui a présidé à la description du pithécantrophe. Quelles sont les hypothèses qui ont rendu possible la recherche en Asie d'une forme de transition entre le singe et l'humain ? Le projet de Dubois repose sur trois hypothèses fondamentales issues de l'anthropologie évolutionniste, qui sont articulées dans le raisonnement suivant. 1) Des formes de transitions désormais éteintes ont existé entre l'espèce humaine actuelle et l'ancêtre qu'elle partage avec les grands singes actuels. 2) Or, les vestiges fossiles de ces espèces transitionnelles n'ont pas encore été découverts. 3) Cette lacune paléontologique s'explique parce que ces vestiges fossiles n'ont jusqu'alors pas été cherchés au bon endroit. Examinons les fondements théoriques de ces trois hypothèses mobilisées dans le programme de recherche mis en œuvre par Dubois.

L'existence d'espèces transitionnelles désormais éteintes entre un singe arboricole ancestral et l'espèce humaine actuelle est une conséquence directe de la théorie darwinienne de l'évolution des espèces. Ces formes de transition représentent des « liens manquants » (*missing links*), selon l'expression utilisée en 1863 par Charles Lyell dans *The Antiquity of Man*. Le géologue britannique introduit en effet ce concept en discutant la théorie exposée par Darwin en 1859 dans *Origine des espèces*. Lyell prédit la découverte de vestiges fossiles susceptibles de « combler l'intervalle entre des types spécifiques ou génériques que nous connaissons déjà, fournissant souvent les liens manquants [*missing links*] de la chaîne, qui, si l'on accepte les transmutations, doit avoir été continue »⁵. Le concept de « *missing link* », souvent traduit en français par l'expression de « chaînon manquant » désigne donc un lien manquant dans une chaîne continue. Dans *Descent of Man*, Darwin se réfère pour sa part à l'existence de « liens de connexion fossiles »⁶ entre l'espèce humaine actuelle et ses lointains ancêtres, mais il souligne qu'aucune de ces formes de transition n'a encore été documentée par des découvertes fossiles, constatant « l'absence de vestiges servant à relier l'homme à ses ancêtres ressemblant au grand singe »⁷. Pourtant, tout au long du XIXe siècle ont été mis au jour plusieurs « hommes fossiles », à travers les découvertes d'Engis, de Gibraltar ou encore de Neandertal. Il convient donc d'expliquer pourquoi les penseurs évolutionnistes, qui déplorent l'absence de formes de transition fossiles, se sont unanimement refusé à voir dans ces fossiles les possibles représentants de ces « liens manquants » si avidement recherchés.

Le premier élément d'explication est fourni par Huxley : en 1863, il décrit et discute les caractéristiques des crânes d'Engis et de Neandertal, se demandant si ces crânes fossiles sont susceptibles

4. Day, M. H., Molleson, T. I. (1973), « The Trinil femora », *Symposia of the Society for the Study of Human Biology*, vol. 2, pp. 127-154.

5. Lyell, C. (1863), *The geological evidences of the antiquity of man*, London, Murray, p. 414-415 : « fill up gaps between specific or generic types previously familiar to us, supplying often the missing links of the chain, which, if transmutation is accepted, must once have been continuous »

6. Darwin, C. (1871), *Descent of Man*, p. 285 : « absence of fossil connecting-links »

7. *Ibid.*, p. 201 : « absence of fossil remains, serving to connect man with his ape-like progenitors »

de remplir ou du moins diminuer « l'intervalle structurel existant entre l'Homme et les singes semblables à l'humain »⁸. L'identification du lien manquant suppose donc une étude de la variabilité : pour déterminer si un spécimen fossile appartient ou non à l'espèce humaine actuelle, il convient de déterminer « l'étendue des variations de la structure humaine en général »⁹. On se demandera toutefois pourquoi la discussion des vestiges fossiles de Neandertal a porté quasi exclusivement sur le crâne, alors qu'on dispose également de vestiges postcrâniens et notamment de deux fémurs. Selon Huxley, cette étude de la variabilité est impossible à conduire pour les fémurs de Neandertal dans la mesure où les variations du squelette postcrânien d'*Homo sapiens* sont très mal connues : « nos collections sont malheureusement dépourvues de toutes les parties autres que la tête »¹⁰, déplore l'anatomiste. Au contraire, les variations du squelette crânien ont été abondamment étudiées et indiquent selon Huxley une forte variabilité entre les crânes des différentes « races » humaines. Il conclut donc que le crâne d'Engis s'intègre tout à fait dans la variabilité de l'espèce *Homo sapiens*. Quant au crâne de Neandertal, avec sa forme aplatie et ses énormes arcades sourcilières, il présente certes des « tendances pithécoïdes »¹¹ ; toutefois, sa capacité crânienne, jugée comparable à celle des Polynésiens ou des Hottentots, s'intègre donc également dans la variabilité humaine actuelle. Huxley note également que la hauteur et la proportion des membres locomoteurs correspondent à celles des Européens. Ainsi, les ossements de Neandertal « ne peuvent en aucune façon être considérés comme les vestiges d'un être humain intermédiaire entre l'homme et les singes »¹², bien que ce crâne soit « le plus pithécoïde des crânes humains connus »¹³. Ainsi, ces vestiges « ne nous rapprochent pas de la forme pithécoïde inférieure, par la modification de laquelle il [l'homme] est probablement devenu ce qu'il est »¹⁴. Huxley souscrit donc à l'interprétation proposée par Schaaffhausen, qui a attribué les ossements de Neandertal à une « race barbare et sauvage », représentant les plus anciens habitants d'Europe¹⁵.

Un autre élément d'explication tient au statut secondaire accordé à la preuve paléontologique par rapport à la théorie de l'évolution des espèces. Ainsi, en 1868, Haeckel présente la « théorie généalogique » de Darwin comme la loi inductive fondamentale de la biologie, dont la « théorie pithécoïde » peut être tirée en tant que loi déductive spéciale¹⁶. D'après le biologiste allemand, la « théorie pithécoïde », supposant que l'humain est issu d'une forme éteinte de grand singe, est suffisamment fondée sur le raisonnement et étayée par le triple parallèle établi entre l'anatomie comparée, l'ontogénie et la phylogénie pour que des preuves paléontologiques soient nécessaires. Haeckel raille donc ceux qui, « dépourvus d'une éducation philosophique suffisante, [...] espèrent que l'on découvrira tout à coup, soit une race d'hommes pourvus d'une queue, soit une espèce

8. Huxley, T. (1863), *Evidence as to Man's place in Nature*, p. 165-166 : « the structural interval wich exists between Man and man-like apes »

9. *Ibid.*, p. 166 « the range of variation exhibited by the human structure in general »

10. *Ibid.*, p. 167 « of the skeleton, our Museums are lamentably deficient in every part but the cranium »

11. Huxley, T. (1863), p. 181 : « pithecoïd tendencies »

12. *Ibid.*, p. 181-182 « in no sense, then, can the Neanderthal bones be regarded as the remains of a human being intermediate between Man and Apes »

13. *Ibid.*, p. 183 : « the most pithecoïd of known human skulls ». Huxley attribue ces caractères « pithécoïdes » à un phénomène de réversion

14. *Ibid.*, p. 183 « the fossil remains of Man hitherto discovered do not seem to me to take us appreciably nearer to that lower pithecoïd form, by the modification of which he has, probably, become what he is »

15. L'espèce *Homo neanderthalensis* a été définie par William King en 1864. Toutefois, l'homme de Neandertal est majoritairement considéré comme une variété ancienne de l'espèce *Homo sapiens*.

16. Haeckel, E. (1868), *Natürliche Schöpfungsgeschichte* ; trad. (1874) *Histoire naturelle de la Création*. Paris, Reinwald, 24e leçon, p. 644

simienne douée de la parole, soit une forme intermédiaire quelconque, vivante ou fossile, qui comblera l'étroite lacune existant entre l'homme et le singe »¹⁷. Pourtant, dans le même ouvrage, Haeckel se risque bien à décrire un « chaînon intermédiaire » entre le singe et l'homme, celui des « hommes-singes », auxquels il donne le nom de *Pithecanthropi*¹⁸. Avec cette catégorie, il forge le personnage conceptuel qui inspire le pithécantrophe de Dubois, en décrivant un ancêtre fossile qui s'est différencié des grands singes « par une parfaite accoutumance à la station verticale et par une plus complète différenciation des deux paires d'extrémités »¹⁹. L'humanité de cet homme-singe imaginé par Haeckel tient donc à sa station verticale. Toutefois, cette forme de transition est encore privée de parole : *Pithecanthropus*, qualifié d'*alalus*, n'est donc pas admis dans le dernier degré de l'arbre généalogique dressé par Haeckel, qui s'achève avec l'homme²⁰, mais cet homme-singe « ayant déjà tous les caractères essentiels à l'homme, sauf le langage articulé » doit être admis « dans la chaîne de nos ancêtres »²¹. Le concept d'un lien manquant entre le singe et l'humain, sous la forme d'un homme-singe doté de la station droite, préexiste donc à sa découverte fossile.

L'argument décisif motivant la recherche de Dubois tient à l'hypothèse selon laquelle les formes de transition entre le singe et l'humain n'ont pas encore été cherchées là où elles sont susceptibles de se trouver. Tel est en effet l'argument développé par Lyell dès 1863 : « nous n'avons pas encore recherché ces grandes pages du livre de la nature, dans lesquelles seules nous sommes en droit d'attendre la découverte de traces des liens manquants auxquels nous avons fait allusion »²². Darwin mobilise le même argument en 1871, en renvoyant à l'explication proposée par le géologue britannique²³. Les raisons pour lesquelles Dubois espère trouver en Indonésie le lien intermédiaire tant recherché sont exposées dans un article de 1888, où cinq arguments sont mis en avant²⁴. Premièrement, l'ancêtre fossile des humains doit être recherché dans une zone tropicale, où l'absence de pilosité n'est pas susceptible d'avoir compromis sa survie. Deuxièmement, les grands singes vivent en effet dans des zones tropicales, soit en Afrique, comme le chimpanzé et le gorille, soit en Asie, comme l'orang-outan et le gibbon : c'est donc dans l'un ou l'autre de ces continents que la lignée humaine trouve son origine, conformément à l'hypothèse africaine exposée par Darwin²⁵ et à l'hypothèse asiatique défendue par Haeckel²⁶. Troisièmement, c'est en Asie, à la frontière de l'Inde et du Pakistan, que Lyddeker a découvert en 1878 une mâchoire de grand singe fossile qu'il attribue à l'espèce *Anthropopithecus sivalensis*. Quatrièmement, c'est un grand singe asiatique, le gibbon, qui présente selon Dubois le plus forte similitude anatomique avec l'humain. Enfin, l'Indonésie comporte de nombreuses grottes susceptibles d'abriter des vestiges fossiles.

17. Haeckel, E. (1874), p. 644

18. *Ibid.*, p. 586

19. Haeckel (1874), p. 392

20. *Ibid.*, p. 645. Haeckel explique : « Quoique ces hommes-singes fussent, non seulement par leur conformation extérieure, mais encore par le développement de leurs facultés intellectuelles, plus voisins de l'homme véritable que tous les anthropoïdes, il leur manquait cependant le signe vraiment caractéristique de l'homme, le langage articulé avec le développement de l'intelligence et de la conscience du moi »

21. *Ibid.*, p. 392

22. Lyell (1863), *Antiquity of Man*, p. 498 : « we have not searched yet those pages of the great book of nature, in which alone we have any right to expect to find records of the missing links alluded to »

23. Darwin (1871), *Descent of Man*, p. 201

24. Dubois (1888), «Over de wenschelijkheid van een onderzoek naar de diluviale fauna van Ned. India, in het bijzonder van Sumatra », *Natuurkundig tijdschrift*, vol. 48, p. 48-165. Ce programme de recherche est traduit par B. Theunissen (1989), p. 32-35.

25. Darwin (1871), p. 199

26. Haeckel (1874), *Histoire naturelle de la création*, p. 614

Ce cadre théorique entourant le concept de lien manquant détermine l'interprétation des vestiges attribués à *Pithecanthropus erectus* : en 1894, cette espèce fossile est présentée par son découvreur comme la preuve qu'« une forme de transition a existé entre l'humain et les anthropoïdes conformément à la théorie du développement »²⁷. Ce lien manquant se trouve adoué par deux figures majeures du darwinisme. D'une part, Haeckel, l'inventeur du concept de pithécanthrope, estime que cette espèce « semble réellement représenter le "lien manquant", si ardemment recherché, dans la chaîne des formes de transition »²⁸. D'autre part, Huxley reconnaît lui aussi au pithécanthrope le statut de lien manquant qu'il refusait en 1863 au crâne de Neandertal. « Dans quelles strates géologiques [...] les ossements fossiles d'un Singe plus anthropoïde ou d'un Homme plus pithécoïde qu'aucun de ceux qui sont connus attendent-ils les recherches d'un paléontologue qui n'est pas encore né ? »²⁹, s'interrogeait-il alors dans les dernières lignes de *La place de l'homme dans la nature*. La réponse figure dans une lettre de 1895, dans laquelle Huxley écrit que « le Hollandais semble avoir trouvé quelque chose comme le "lien manquant" à Java »³⁰ et dessine le pithécanthrope sous les traits d'un singe redressé sur ses deux pieds et appuyé sur son bâton (Figure ??). L'iconographie est familière : elle fait écho à la représentation que Tyson donnait en 1699 de son chimpanzé. Le dessin de Huxley situe ainsi l'homme-singe dans la continuité conceptuelle des grands singes qu'il désignait comme « semblables à l'homme » (*man-like apes*). Toutefois, la ressemblance à l'humain va recevoir un statut épistémologique nouveau en devenant un critère d'interprétation des vestiges fossiles.

3.1.2 L'homme-singe : ni homme, ni singe

Le cadre théorique fondé sur le concept de lien manquant joue un rôle déterminant dans l'interprétation du fémur de *Pithecanthropus erectus* proposée par Dubois. La recherche d'une forme de transition phylogénétiquement intermédiaire entre le singe et l'humain conduit en effet à la description d'une forme de transition morphologiquement intermédiaire entre le singe et l'humain. Le concept de lien manquant engage ainsi la description d'une morphologie qui n'est ni celle d'un humain, ni celle d'un singe, mais celle d'un homme-singe. Il est indispensable de se replacer dans ce cadre théorique et dans son contexte historique, sous peine de faire une lecture anachronique de la problématique de l'homme-singe. En effet, la description du fémur de *Pithecanthropus* n'a pas seulement pour enjeu la mise en évidence de ses ressemblances morphologiques avec un fémur humain, comme cela sera le cas pour d'autres spécimens fossiles exposés dans la suite de cette thèse. Ici, l'enjeu consiste au contraire à mettre en évidence la présence de différences morphologiques avec un fémur humain, afin de démontrer que le spécimen fossile excède la variabilité humaine actuelle et donc que le pithécanthrope ne représente ni une variété de l'espèce *Homo sapiens*, ni une espèce du genre *Homo*. L'interprétation ne vise pas alors à dégager des caractères distinctifs de l'humain, mais des caractères distincts de l'humain. Le paradoxe de l'homme-singe est donc le suivant : la reconnaissance de l'ancêtre humain suppose la démonstration de sa différence morphologique avec l'humain.

27. Dubois (1894), p. 31

28. Haeckel, E. (1895), *Systematische Phylogenie der Wirbeltiere*, Berlin, Reimer, p. 633

29. Huxley, T. (1863), p. 184 : « In still older strata do the fossilized bones of an Ape more anthropoid, or a Man more pithecoid, than any yet known await the researches of some unborn paleontologist ? »

30. Huxley L. (1900), *Life and Letters of Thomas Henry Huxley*, New York, D. Appleton and Company, vol. 2, p. 417

Pour reprendre la terminologie de Huxley, le pithécantrophe est décrit comme le singe le plus anthropoïde, plutôt que comme l'humain le plus pithécoïde jamais découvert. On notera du reste que Dubois a initialement considéré que les vestiges fossiles qu'il a mis au jour en 1891 et 1892 sont ceux d'un singe-homme, auquel il a d'abord donné le nom d' *Anthropopithecus erectus*, reprenant ainsi le nom donné au grand singe fossile découvert en Inde par Lyddeker. Le passage du singe-homme à l'homme-singe, consacré par l'appellation *Pithecanthropus erectus*, est scellé en 1893 et motivé par la réévaluation à la hausse de la capacité crânienne du fossile³¹. Le titre donné par Dubois à la description de l'espèce *Pithecanthropus erectus* en 1894 est également éloquent : cette espèce est présentée comme « une forme de transition ressemblant à l'humain »³². Nous avons déjà évoqué l'influence du concept de forme de transition sur la description de cette espèce fossile. Or, le qualificatif « *menschenähnlich* » – littéralement, semblable à l'humain – est également révélateur, car ce terme est précisément celui qui était jusqu'alors utilisé en allemand pour désigner les grands singes considérés comme anthropomorphes (le chimpanzé, le gorille, l'orang-outan et le gibbon)³³. Le pithécantrophe apparaît ainsi comme une forme de transition conceptuelle entre deux figures distinctes : le grand singe anthropomorphe et l'ancêtre fossile.

Le statut phylogénétique et morphologique intermédiaire conféré à l'homme-singe fossile implique de démontrer qu'il ne s'agit ni d'un humain, ni d'un singe. De manière générale, Dubois s'appuie principalement sur le crâne et la dent pour démontrer que *Pithecanthropus* n'est pas humain, tandis qu'il mobilise principalement le fémur pour démontrer qu'il n'est pas non plus un singe. Le statut respectif accordé aux différents spécimens se trouve exposé dans la diagnose, c'est-à-dire la description scientifique de l'espèce destinée à énoncer ses caractères distinctifs. La publication de 1894 s'ouvre en effet sur cette description : « Crâne beaucoup plus volumineux (en valeur absolue et relativement à la masse du corps) que chez les *Simiidae*, moins volumineux cependant que chez les *Hominidae* ; capacité de la boîte crânienne égale aux deux tiers environ de celle de l'humain. Inclinaison du plan nucal de l'os occipital³⁴ significativement plus prononcée que chez les *Simiidae*. Dents, bien qu'en régression, encore du type des *Simiidae*. Fémur semblable dans ses dimensions au fémur humain et disposé comme celui-ci pour la marche en station verticale »³⁵. L'homme-singe est donc présenté comme l'assemblage d'un crâne aux deux tiers humain, d'une dent simienne et d'un fémur humain. Pourtant, Dubois va s'employer à démontrer que chacun des spécimens fossiles diffère à la fois du singe et de l'humain³⁶.

Le concept phylogénétique de forme de transition intermédiaire engage la description de la morphologie du fémur de l'homme-singe dans d'inextricables contradictions. Il s'agit d'abord de

31. Theunissen, B. (1989)

32. Dubois (1894), p. 1

33. Ainsi, le traité de Robert Hartmann sur l'anatomie des grands singes paru en 1883 s'intitule *Die menschenähnlichen Affen und ihre Organisation im Vergleich zur menschlichen*. Les traductions anglaise et française de l'essai de Hartmann consacrent le terme « anthropoïde » pour qualifier les grands singes : Hartmann, R. (1885). *Anthropoid apes*, Kegan Paul, Trench & Co. Hartmann, R. (1886). *Les singes anthropoïdes et leur organisation comparée à celle de l'homme*, Baillière.

34. Cette caractéristique est liée à la position du trou occipital et donc à la station droite

35. Dubois (1894) p. 1

36. Sur ce point, nous nuancions donc l'interprétation proposée par Richard Delisle, qui souligne que Dubois a « utilisé uniquement les primates [non-humains] comme cadre de référence pour situer *Pithecanthropus* dans l'évolution ». Voir Delisle, R. (2000), « Construire l'arbre phylétique de l'Homme : fossiles, théories et cadres interprétatifs », *L'Anthropologie*, 104(4), pp. 489-521, p. 490.

démontrer que ce fémur n'est pas celui d'un grand singe fossile. Dubois commence donc par mettre en avant les caractères qui distinguent son spécimen d'un fémur de grand singe : le fémur du chimpanzé et du gorille est plus épais ; le fémur du gibbon diffère par sa taille comme par la forme des condyles. D'autre part, la description met en évidence les caractéristiques par lesquelles le fémur de *Pithecanthropus* ressemble à un fémur d'*Homo sapiens* : la longueur, l'épaisseur et la forme de l'os sont jugées similaires. La forme de la tête du fémur, l'angle d'obliquité du fémur, la forme comprimée du col du fémur³⁷, ainsi que la forme des trochanters³⁸ et celle de la fosse intercondyloïde³⁹ sont autant de caractères jugés similaires à ceux d'un fémur humain. Ainsi, « au premier regard, le fémur de *Pithecanthropus* ne semble pas du tout se différencier d'un fémur humain »⁴⁰ – et pour cause, puisqu'il s'agit vraisemblablement d'un fémur d'*Homo sapiens*. Toutefois, « en le considérant de plus près, on trouve aussi des différences »⁴¹, affirme Dubois. Ces différences sont en effet théoriquement nécessaires pour démontrer que le fémur de Trinil est celui d'un homme-singe et non pas d'un humain. Trois caractères différentiels sont ainsi mis en avant : l'absence d'angulus medialis⁴², la forme de la surface poplitée (convexe au lieu d'être plate comme chez *Homo sapiens*)⁴³ et la taille de la crête intertrochantérique, plus étroite sur le fémur de *Pithecanthropus* que sur un fémur d'*Homo sapiens*⁴⁴.

L'exagération des différences morphologiques entre le fémur de l'homme-singe et le fémur humain ne sert pas ici à exclure *Pithecanthropus* de l'arbre phylogénétique humain, mais au contraire à l'y inclure : ces différences sont l'indice des modifications envisagées dans la théorie darwinienne de la descendance avec modification. Toutefois, l'interprétation du fémur de l'homme-singe n'est pas seulement déterminée par le concept de lien manquant : elle dépend aussi des autres vestiges postcrâniens connus au moment à cette époque. En effet, si le fémur du pithécantrophe pose problème, c'est qu'il ressemble davantage à un fémur d'*Homo sapiens* que les fémurs néandertaliens, pourtant plus récents, qui ont été décrits auparavant. En 1885, deux squelettes découverts en 1885 à Spy, en Belgique, ont été rapprochés du type néandertalien⁴⁵. Or, les découvreurs de ces vestiges ont mis en avant les différences morphologiques séparant ces fémurs néandertaliens d'un fémur d'*Homo sapiens* : les condyles des fémurs de Spy, tout comme la surface articulaire reliant le fémur au tibia, sont plus larges que ceux d'*Homo sapiens*. L'orientation des condyles fémoraux suggère en outre que le fémur de « l'homme de Spy » était orienté vers l'arrière, si bien que cet homme fossile devait avoir la tête et le haut du corps tournés vers l'avant, pour pouvoir se maintenir en équilibre. Les découvreurs de ces vestiges néandertaliens concluent donc que « l'homme de Spy » se différenciait des humains actuels par sa posture et sa locomotion : avec les genoux fléchis, il ne se tenait pas entièrement droit⁴⁶. La station droite de *Pithecanthropus erectus* est donc problématique, puisqu'elle implique que l'homme-singe est plus « humain » qu'un homme fossile considéré comme le représentant d'une variété archaïque de l'espèce *Homo sapiens*. Dubois tente toutefois de contourner cette difficulté en considérant que les fémurs de Spy

37. *Ibid.*, p. 19

38. *Ibid.*, p. 20

39. *Ibid.*, p. 21

40. *Ibid.*, p. 16-17

41. *Ibid.*, p. 17

42. *Ibid.*, p. 19

43. *Ibid.*, p. 19

44. *Ibid.*, p. 20

45. Fraipont, J., Lohest, M. (1887), « Recherches Ethnographiques sur des Ossements Humaines Découvertes dans le Dépôt d'une Grotte Quaternaire à Spy. », *Archives de Biologie*, 7, 587-757.

46. *Ibid.*, p. 651

sont pathologiques, si bien qu'il peut triomphalement s'exclamer que le Pithécantrophe, parce qu'il se tient parfaitement droit, est « plus humain que l'homme de Spy ! »⁴⁷.

La description du fémur de *Pithecanthropus* se signale donc par une hésitation constante entre le concept évolutionniste de lien manquant, impliquant la mise en évidence de différences morphologiques, et une définition essentialiste de l'humain par la station droite, mobilisée par les ressemblances morphologiques qui rapprochent le fémur de l'homme-singe d'un fémur humain. La stratégie interprétative privilégiée par Dubois pour échapper à cette contradiction consiste à faire valoir un décalage entre la forme et la fonction. Alors même qu'il réaffirme le « principe de l'harmonie parfaite entre la forme et la fonction des os »⁴⁸, Dubois considère que les différences morphologiques qu'il repère entre le fémur de l'homme-singe et le fémur humain sont compatibles avec une similarité fonctionnelle, démontrant que le pithécantrophe « marchait avec la même station redressée que l'humain »⁴⁹. Nous verrons que la stratégie consistant à opposer la dissemblance morphologique à la ressemblance fonctionnelle sera de nouveau utilisée dans l'interprétation des vestiges postcrâniens (chapitre 6). Ce décalage entre forme et fonction, mobilisé pour concilier le statut d'homme-singe et l'humanité de la station droite simultanément revendiqués, est exploré sous un angle à la fois physiologique et mécanique. L'humanité de la bipédie du pithécantrophe se trouve démontrée par l'étude de la signification fonctionnelle des caractères morphologiques du fémur relatifs à l'insertion des muscles. La présence d'une ligne âpre sur le fémur est ainsi mise en avant⁵⁰ : cette ligne, correspondant à la trace laissée par l'insertion de nombreux muscles mobilisés dans la marche bipède en station droite, est considérée comme un caractère distinctif entre *Homo sapiens* et les grands singes⁵¹. La présence d'une tubérosité gluteale sur le fémur de *Pithecanthropus* est également mise en avant, car cette proéminence permet d'inférer la présence d'un puissant muscle *gluteus maximus*, c'est-à-dire du muscle grand fessier mobilisé dans la marche bipède en station droite⁵² : son développement est présenté comme un trait propre à l'humain (*Eigentümlichkeit*), à partir des travaux d'anatomistes comme Bischof et Vrolik indiquant que ce muscle est faiblement développé chez les grands singes⁵³. D'autre part, la « mécanique du squelette » est convoquée pour établir la similarité fonctionnelle du fémur de l'homme-singe et du fémur humain. Le fémur est ici présenté comme « l'os clef de la mécanique du squelette »⁵⁴, exprimant la réponse de l'os aux charges mécaniques qui s'exercent dans la marche bipède en station droite. Dubois mobilise ici la loi formulée en 1892 par l'anatomiste Julius Wolff, stipulant que la forme externe d'un os s'adapte aux contraintes fonctionnelles auxquelles il est soumis⁵⁵, pour démontrer que le fémur du pithécantrophe a le même rôle mécanique que le fémur humain : on observe la même obliquité du fémur destinée à aligner les genoux dans la ligne de gravité du haut du corps. Ces arguments physiologiques et mécaniques sont utilisés pour établir que les différences morphologiques repérées entre le fémur de l'homme-singe et le fémur humain sont insignifiantes du point de vue fonctionnel, permettant ainsi de contourner le problème posé

47. Dubois (1894), p. 38

48. *Ibid.*, p. 28

49. Dubois (1894), p. 31 : « in derselben aufrechten Haltung ging wie der Mensch »

50. *Ibid.*, p. 18

51. Voir Hartmann (1883), *op. cit.*, p. 105

52. Dubois (1894), p. 19

53. Ce muscle occupera une place importante dans l'approche fonctionnelle développée par S.L. Washburn et J. T. Robinson dans la deuxième moitié du XXe siècle.

54. Dubois (1894), p. 16

55. Wolff, J. (1892), *Das Gesetz der Transformation der Knochen*, Berlin, Hirschwald

par l'humanité de la station droite du pithécanthrope.

La contradiction entre le concept évolutionniste d'une forme de transition intermédiaire et la définition essentialiste de l'humain par la station droite, simultanément mobilisés dans la description de *Pithecanthropus erectus*, reste toutefois entière. D'une part, la morphologie intermédiaire des vestiges fossiles assignés à cette espèce est utilisée pour établir son statut phylogénétique intermédiaire : l'espèce *Pithecanthropus erectus* est présentée comme une forme de transition intermédiaire entre l'espèce *Anthropopithecus sivalensis* et l'espèce *Homo sapiens*⁵⁶. Selon Dubois, les quelques caractères par lesquels le fémur fossile se distingue d'un fémur humain, ainsi que les caractères simiens du crâne et des dents, indiquent que le pithécanthrope se situe entre le « type du singe-homme » et le « type humain »⁵⁷. Ce statut morphologique et phylogénétique intermédiaire reçoit également une traduction taxinomique, puisque l'espèce *Pithecanthropus erectus* est placée dans la nouvelle famille des *Pithecanthropidae*, intermédiaire entre la famille des *Simiidae* et celle des *Hominidae*. L'espèce *Pithecanthropus erectus* se trouve donc exclue de la famille des *Hominidae*, réservée à l'espèce humaine actuelle et à ses variétés fossiles⁵⁸, alors même que Dubois établit une synonymie entre la famille des *Hominidae* et la famille des *Erecti*. La station droite est donc utilisée comme un critère d'appartenance à la lignée humaine, tout en étant considérée comme un critère nécessaire mais non suffisant d'appartenance à la famille humaine⁵⁹.

D'autre part, en totale contradiction avec la démarcation instaurée entre l'homme-singe et l'humain, la description de *Pithecanthropus erectus* consacre dans la station droite le propre de l'humain, dont procèdent toutes les autres caractéristiques anthropologiques. De la station droite du pithécanthrope se trouve en effet inférée la libération des mains, celle-ci impliquant à son tour l'utilisation d'outils. Dubois va jusqu'à interpréter la présence d'une excroissance osseuse sur la tige du fémur comme le résultat d'une blessure faite par une flèche, attestant de l'utilisation d'outils. La déformation pathologique du fémur du pithécanthrope devient ainsi l'indice d'une caractéristique propre à l'humain. De l'habileté de la main productrice d'outils est à son tour inférée l'intelligence supérieure du pithécanthrope : Dubois en appelle alors à Anaxagore pour démontrer que les mains du pithécanthrope impliquent le développement de l'intelligence, mais aussi à Darwin, pour établir que le développement cérébral est « une conséquence inéluctable du redressement de la colonne vertébrale »⁶⁰. Le pithécanthrope apparaît bien ici comme une forme de transition conceptuelle entre la figure de l'homme-singe, cette forme intermédiaire nettement démarquée de l'humain, et l'ancêtre fossile, cet humain en puissance dont la station droite implique toutes les autres caractéristiques anthropologiques.

56. Dubois (1894), p. 38

57. *Ibid.*, p. 31

58. Dubois emploie donc la catégorie des *Hominidae* dans un sens sensiblement différent de Gray : en 1825, celui-ci regroupait (sur le critère des dents) les deux tribus *Hominina* (*Homo*) et *Simiina* (*Troglodytes* et *Hylobates*) dans la famille des *Hominidae*. Voir Gray J.E. (1825), « An outline of an attempt at the disposition of the Mammalia into tribes and families with a list of the genera apparently appertaining to each tribe », *Annals of Philosophy*, New Series, 10, pp. 337- 344

59. Léonce Manouvrier, de la Société d'anthropologie de Paris, considère pour sa part que le pithécanthrope fait partie de la famille des « Hominiens », estimant qu' « une espèce jouissant de l'attitude verticale, de la marche bipède et d'un volume cérébral au moins double de celui des anthropoïdes à taille égale, sort complètement de la famille des Anthropoïdes et possède les caractères fondamentaux distinctifs de la famille humaine ». Voir Manouvrier L. (1895), « Deuxième étude sur le *Pithecanthropus erectus*, comme précurseur de l'homme », *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris*, IV^o Série, tome 6, pp. 553-651 : p. 633-634

60. Dubois (1894), p. 32

3.1.3 Gibbon géant ou *Homo sapiens* ?

Le statut morphologique et phylogénétique intermédiaire conféré au pithécantrophe par son découvreur suscite une vaste polémique, qui atteint son apogée entre 1895 et 1900, période durant laquelle Dubois présente sa découverte dans les institutions scientifiques européennes. Le scepticisme rencontré par son interprétation tient d'abord à la mise en doute de l'association entre la calotte crânienne et le fémur⁶¹, ainsi qu'aux interrogations sur leur datation⁶². Toutefois, la signification taxinomique et phylogénétique de la station droite du pithécantrophe est également au cœur de ce débat. La très grande majorité des anatomistes refusent en effet de considérer que le fémur découvert par Dubois est celui d'un homme-singe, les uns considérant qu'il s'agit d'un fémur de singe, les autres, d'un fémur humain. Toutefois, ces deux interprétations concurrentes ne sont pas fondées sur le même plan : l'une repose sur un clivage théorique, l'autre, sur une objection méthodologique.

L'hypothèse selon laquelle le fémur attribué à *Pithecanthropus erectus* appartiendrait à un grand singe fossile résulte en effet d'une opposition théorique à l'évolutionnisme, consistant à réfuter la signification généalogique des ressemblances entre grands singes et humains. Cette objection anti-évolutionniste est notamment défendue par l'anatomiste allemand Virchow⁶³, qui considérait les ossements fossiles de Neandertal comme des vestiges pathologiques d'*Homo sapiens*⁶⁴. S'agissant de *Pithecanthropus erectus*, l'objection vise à réfuter l'argument évolutionniste selon lequel la station droite constitue un critère d'appartenance à la lignée humaine. En effet, Virchow ne conteste pas que le fémur fossile découvert par Dubois reflète une aptitude à la station droite : il conteste que cette caractéristique soit interprétée comme nécessairement humaine, puisque le gibbon est également capable de se déplacer en se tenant droit sur ses deux pieds. Cette objection met bien en évidence le fait que l'équivalence entre « bipède » et « humain » constitue, selon ses détracteurs, un argument typiquement évolutionniste. Selon l'anatomiste allemand, le fémur attribué au pithécantrophe est donc un fémur de gibbon. Dans cette perspective, *Pithecanthropus erectus* représente une espèce de gibbon fossile non affiliée à l'humain : cette interprétation est aussi défendue par Bumüller, qui attribue les vestiges fossiles indonésiens à une espèce fossile de gibbon géant, *Hylobates giganteus*⁶⁵.

L'hypothèse selon laquelle le fémur de *Pithecanthropus* n'est pas celui d'un homme-singe, mais d'un humain, est quant à elle fondée sur une objection méthodologique : l'exagération des différences morphologiques entre l'homme-singe et l'humain résulterait d'une méconnaissance de la variabilité du fémur d'*Homo sapiens*. Dans cette perspective, le fémur fossile découvert par Dubois est considéré comme un fémur d'*Homo sapiens*, puisqu'il s'intègre dans la variabilité de cette espèce : il ne peut donc être attribué à une forme intermédiaire entre le singe et l'humain. Or, en admettant que ce fémur fossile soit humain, le crâne fossile du pithécantrophe doit lui aussi être considéré comme celui d'un humain. Deux arguments concurrents sont mobilisés pour

61. Cette objection est notamment défendue par Krause, W. (1895), « Discussion of Dubois' *Pithecanthropus erectus*, eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java », *Zeitschrift für Ethnologie*, 27, p. 78-81

62. Keith, A. (1895), « *Pithecanthropus Erectus* ; a brief Review of Human Fossil Remains », *Science Progress*, 3, 17

63. Virchow, R. (1895), « Sur le Pithecanthropus », *Zeitschrift für Ethnologie*, 27, p. 435-440.

64. Virchow R. (1872), « Untersuchung des Neanderthal-Schädels », *Zeitschrift für Ethnologie*, 4, p. 157-165

65. Bumüller, J. (1899), *Das menschliche Femur nebst Beiträgen zur Kenntnis der Affen-femora* (thèse de doctorat, université de Munich).

étayer cette interprétation. Selon Lyddeker le crâne attribué à *Pithecanthropus* serait celui d'un idiot microcéphale⁶⁶ : l'argument pathologique est ici mobilisé pour expliquer l'association d'un fémur humain et d'un crâne simien. Selon Cunningham, le « soi-disant lien manquant du Dr Dubois » représente une race humaine archaïque, puisque le fémur attribué à *Pithecanthropus erectus* ressemble davantage à un fémur humain que les fémurs de Neandertal, pourtant considérés comme ceux d'une variété archaïque de l'espèce *Homo sapiens*⁶⁷. Turner considère également que le fémur attribué à *Pithecanthropus erectus* est humain, si bien qu'il n'y a aucune raison de l'attribuer à une forme de transition entre le singe et l'humain : l'explication la plus simple consiste à affirmer qu'il s'agit d'une race humaine primitive⁶⁸. Enfin, selon Keith, le fémur découvert par Dubois « se trouve dans une situation critique exactement parallèle à celle du crâne d'Engis – il se trouve exposé au danger d'être rejeté à cause de sa forme moderne »⁶⁹. Or, ce fémur n'est à ses yeux ni celui d'un homme-singe, ni un fémur d'*Homo sapiens* : il représente une espèce archaïque du genre *Homo*, à laquelle il donnera le nom d'*Homo javanensis*⁷⁰.

Ainsi, la majorité des anatomistes refuse de reconnaître dans les spécimens fossiles découverts par Dubois la forme intermédiaire si avidement recherchée. Leroi-Gourhan avait-il raison de considérer que la paléontologie humaine, guidée par « la recherche de la belle image de transition », est à cette époque « hors d'état d'imaginer autre chose que de prendre la médiane entre les singes qu'elle connaissait et l'*Homo sapiens* »⁷¹ ? On ressent, affirme-t-il, « une sorte de regret chaque fois que l'évidence n'est pas en faveur de la forme intermédiaire »⁷². Or, Dubois est l'un des seuls à raisonner ainsi : la recherche de la forme intermédiaire le pousse à mettre en évidence des caractères à la fois humains et simiens dans chacune des parties de l'anatomie du pithécantrophe, comme en témoigne la reconstitution qu'il réalise pour l'Exposition universelle de 1900, représentant l'homme-singe avec un pied préhensile et des bras plus longs que les jambes. Après 1900, excédé par ses contradicteurs, Dubois refuse l'accès à ses fossiles et entend fournir seul les preuves que le pithécantrophe représente effectivement une forme de transition, ce qui le conduit à accentuer encore davantage les caractères simiens du fémur. La nouvelle étude sur le fémur de Trinil qu'il publie en 1926 multiplie en effet les différences morphologiques mais aussi fonctionnelles avec l'humain : la diaphyse du fémur est désormais jugée plus épaisse que celle d'un fémur humain ; l'attache du grand muscle adducteur illustre désormais un mouvement de rotation du fémur vers l'extérieur ; le grand trochanter du fémur, placé sur le même plan que la diaphyse fémorale (au lieu d'être oblique) conduit désormais à inférer que le pelvis du pithécantrophe différait certainement du pelvis humain⁷³. Dubois en tire des conséquences en totale contradiction avec sa première interprétation, en décrivant désormais le pithécantrophe comme un bipède occasionnel, qui grimpeait fréquemment aux arbres⁷⁴. Cette ultime description du fémur

66. Lyddeker, R. (1895), « Review of Dubois' *Pithecanthropus erectus*, eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java », *Nature* 51, 291

67. Cunningham, D.J. (1895), « Dr Dubois so-called Missing Link », *Nature*, 51, p. 428-429

68. Turner, W. (1895), « On M. Dubois' Description of remains recently found in Java, named by him *Pithecanthropus erectus*. With Remarks on so-called transitionnal forms between apes and man », *Journal of Anatomy and Physiology*, 29, 9, p. 424-445

69. Keith, A. (1895), *op. cit.*

70. Keith, A. (1911), *Ancient types of men*, Londres, New York, Harper, p. 133

71. Leroi-Gourhan A. (1964), *Le geste et la parole*, I. Technique et langage, Paris, Albin Michel, 2008, p. 25

72. *Ibid.*, p. 25

73. Dubois E. (1926), « On the Principal Characters of the Femur of *Pithecanthropus erectus* », *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, vol. 29, p. 730-743.

74. *Ibid.*, p. 741-742

de *Pithecanthropus* par son découvreur en vient donc à déformer la morphologie de ce spécimen fossile pour la faire coïncider avec le concept de forme intermédiaire. Cependant, ce biais qu'on qualifera de pithécomorphiste, qui consiste à accentuer les ressemblances avec les grands singes, révèle l'équivalence entre la station droite et l'humain : la station droite de l'homme-singe est problématique, embarrassante, car elle rend trop humaine cette forme de transition.

3.2 L'invention d'une herméneutique

3.2.1 L'émergence de la paléanthropologie

Si l'on définit la paléanthropologie comme la science qui étudie l'unité et la diversité des humains du passé, on peut considérer que cette discipline émerge au début du XXe siècle, lorsque le registre fossile s'est suffisamment étoffé pour que la diversité humaine du passé devienne objet de connaissance. A la découverte des vestiges fossiles attribués à *Pithecanthropus erectus* succèdent en effet plusieurs découvertes de vestiges fossiles attribués à ce que l'on désigne alors comme le « type de Neandertal ». A Krapina, en Croatie, quelques deux cents fragments de squelettes sont mis au jour et décrits en 1906 dans ce que leur découvreur présente comme une « contribution à la paléanthropologie »⁷⁵ : l'occurrence du terme « paléanthropologie », s'il ne saurait à lui seul attester l'institution de cette discipline scientifique, témoigne néanmoins de l'émergence d'un nouveau champ disciplinaire. En 1908, deux squelettes néandertaliens sont découverts en France, à Le Moustier⁷⁶ et à la Chapelle-aux-Saints⁷⁷. On signalera également la découverte de la mandibule de Mauer, attribuée à l'espèce *Homo heidelbergensis*⁷⁸, pour illustrer la reconnaissance d'espèces fossiles distinctes d'*Homo sapiens* et non plus seulement de variétés archaïques de l'espèce humaine actuelle. A la même époque s'amorce également la reconnaissance des néandertaliens comme espèce distincte d'*Homo sapiens*, à laquelle Schwalbe donne en 1904 le nom d'*Homo primigenius*⁷⁹.

Dans cette paléanthropologie naissante, la bipédie et la station droite jouent un rôle ambigu : tantôt la bipédie est considérée comme la caractéristique dans laquelle doit être recherchée l'unité des humains actuels et passés, tantôt la bipédie, opposée à la station droite, est utilisée pour mettre en évidence la diversité des humains du passé. Nous donnerons deux exemples de ces usages contrastés du critère locomoteur et postural. D'une part, le critère de la bipédie commence à être utilisé pour définir l'unité de la famille humaine : ainsi, Schwalbe considère que *Pithecanthropus erectus*, *Homo primigenius* et *Homo sapiens* « sont membres d'une famille, les Hominidés, qui se différencient de leurs plus proches parents actuellement vivants, les singes-hommes [*Menschenaffen*], par une bipédie authentique [*wahre Bipédie*] »⁸⁰. D'autre part, la

75. Gorjanovic-Kramberger (1906), *Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien. Ein Beitrag zur Palaeoanthropologie*, Wiesbaden.

76. Klaatsch H. (1909), « Preuves que l'Homo Moustériensis Hauseri appartient au type de Neanderthal », *L'Homme Préhistorique*, 7 : 10-16.

77. Boule, M. (1913), *L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints*, Paris, Masson.

78. Schoetensack, O. (1908), *Der Unterkiefer des Homo heidelbergensis : aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Ein Beitrag zur Paläontologie des Menschen*, W. Engelmann, Leipzig.

79. Schwalbe G. (1904), *Die Vorgeschichte des Menschen*, Braunsschweig, Friedrich Vieweg und Sohn

80. Schwalbe, G. (1906), *Studien zur Vorgeschichte des Menschen*, Stuttgart, p. 15

station droite est utilisée comme un critère différentiel pour mettre en évidence la diversité des humains du passé. Ainsi, Boule oppose la station droite de l'espèce humaine actuelle, caractérisée par l'extension des membres postérieurs, à la station imparfaitement droite des néandertaliens, caractérisée par l'extension incomplète des membres postérieurs : « si la conformation du bassin et le grand développement des muscles fessiers indiquent une attitude bipède déjà réalisée, les caractères anatomiques du fémur et du tibia montrent que, vues de profil et dans la station debout, la jambe et la cuisse ne devaient pas se prolonger exactement dans la même direction ; que le fémur devait être oblique de haut en bas et d'arrière en avant ; que le tibia oblique lui-même et en sens contraire, devait faire, avec le fémur, un angle ouvert en arrière. De sorte que, sans être peut-être mécaniquement impossible, l'extension totale du genou ne devait pas être normale et que l'attitude habituelle devait être celle de la demi-flexion »⁸¹. Ainsi, conclut-il, « l'allure ordinaire, normale, de l'*Homo neanderthalensis* devait donc être encore assez différente de la nôtre »⁸².

L'émergence de la paléanthropologie se signale aussi par l'institution d'une méthode : l'étude de l'unité et de la diversité des humains du passé repose sur une évaluation des ressemblances et des différences avec l'espèce humaine actuelle qui mobilise une herméneutique. L'utilisation de ce terme, qui sert habituellement à désigner l'art d'interpréter les textes religieux ou littéraires, est ici pertinent à un double titre. S'il est légitime d'évoquer une herméneutique en paléanthropologie, c'est d'abord parce que les vestiges fossiles sont traités comme des textes, comme des fragments d'une histoire évolutionnaire dont il s'agit de déchiffrer les caractères et d'interpréter la signification. D'autre part, ce travail d'interprétation ne mobilise pas seulement une science des signes ou sémiologie, qu'on définira avec Foucault comme « l'ensemble des connaissances et des techniques qui permettent de distinguer où sont les signes »⁸³, mais bien une herméneutique, qu'on définira avec ce même auteur comme « l'ensemble des connaissances et des techniques qui permettent de faire parler les signes et de découvrir leur sens »⁸⁴. Si l'anatomie comparée a établi une sémiologie du corps humain, en déterminant ses caractères anatomiques distinctifs, la paléanthropologie met en jeu une herméneutique, consistant à faire parler ces signes depuis le texte fossile dans lequel ils sont insérés. Or, cette herméneutique va d'abord consister à mettre en place un réseau de médiations entre les humains actuels et les humains du passé.

3.2.2 « L'homme sauvage », analogue de « l'homme fossile »

Pour faire parler les signes que constituent les caractères morphologiques d'un spécimen fossile, il convient de déterminer jusqu'où vont les ressemblances avec *Homo sapiens* et où commencent les différences. Cette détermination du champ des ressemblances implique une étude des variations, destinée à délimiter l'ampleur des variations existant au sein de l'espèce *Homo sapiens* : il s'agit donc de définir la variabilité de l'espèce humaine actuelle, afin de déterminer si les caractères d'un vestige fossile s'intègrent dans cette variabilité ou l'excèdent. Or, comme nous l'avons signalé, la variabilité du squelette postcrânien n'a jusqu'alors qu'été très peu étudiée. Dans cette perspective, l'anatomie de « l'homme sauvage » devient au tournant des XIXe et XXe siècles un objet d'étude

81. Boule (1913), *L'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints*, p. 181

82. *Ibid.*, p. 182

83. Foucault, M. (1966), *Les mots et les choses*, Paris, Gallimard, Tel, 1990, p. 44

84. Foucault (1966), p. 44

privilegié. « L'homme sauvage » n'est plus l'*Homo ferus* du XVIII^e siècle, allant à quatre pattes : il est désormais incarné par l'humain non-européen, dit de « race sauvage » ou « inférieure ». Toutefois, nous verrons qu'il existe entre ces deux figures certaines affinités.

Les variations du squelette postcrânien sont d'abord étudiées par les anatomistes qui considèrent que le fémur de *Pithecanthropus* est celui d'un humain : selon eux, Dubois a sous-évalué la variabilité du fémur humain, faute d'avoir eu à sa disposition un échantillon comparatif suffisant. Tel est par exemple l'argument avancé par l'anatomiste britannique Turner : « à partir de l'examen d'un grand nombre de fémurs, à la fois européens et exotiques, je peux établir que les caractères que Dubois considèrent ne pas être humains sont des variétés occasionnelles du fémur de l'Homme, si bien qu'ils perdent toute signification en tant que marque de différenciation par rapport au fémur humain »⁸⁵. Un autre anatomiste britannique, Hepburn, procède à une étude comparative de fémurs humains issus de diverses « races sauvages et civilisées » pour démontrer que les traits du fémur découvert par Dubois ne sont pas « uniques »⁸⁶ : l'étude de la variabilité du fémur lui permet d'affirmer que ni la forme convexe de la surface poplitée, ni la forme concave de la ligne intertrochantérique antérieure ne sont des traits exclusifs de *Pithecanthropus*⁸⁷, comme le prétendait son découvreur. La sous-évaluation des variations individuelles de la structure anatomiques d'*Homo sapiens* est également l'argument mis en avant par Keith. D'après lui, « on peut trouver des équivalents aux fémurs massifs et courbés de Spy et Neanderthal dans les collections de squelettes de Patagonie. Le fémur de Bengawan [découvert par Dubois] pourrait facilement être pris pour celui d'une dame londonienne ou d'une femme australienne »⁸⁸.

L'étude des variations du squelette postcrânien vise aussi à distinguer entre les caractères morphologiques qui reflètent l'histoire évolutionnaire et les caractères fonctionnels qui résultent du comportement et ne peuvent donc être utilisés pour identifier des formes de transition. Par exemple, la rétroversion de la tête du tibia a été présentée comme un caractère simien, reflétant une posture fléchie avec les genoux en avant. Ce caractère a été identifié sur le tibia néandertalien de Spy, ainsi que sur le tibia de « l'homme de Chancelade » (aujourd'hui attribué à *Homo sapiens*). Or, objecte Turner, « ces observateurs n'ont pas suffisamment pris en considération l'influence que la position ou l'attitude exerceraient en modifiant les os des membres »⁸⁹ : selon lui, ce caractère est susceptible d'être causé par « l'attitude accroupie adoptée par de si nombreuses races sauvages »⁹⁰. Par conséquent, la rétroversion de la tête du tibia « n'a aucune valeur comme preuve de l'existence d'une forme transitionnelle entre l'homme et les grands singes »⁹¹. L'anatomie de l'homme « sauvage » est donc associée à des variations fonctionnelles inconnues de l'homme « civilisé » : le comportement de « ces races d'homme qui ont l'habitude de grimper aux arbres pour chercher de la nourriture »⁹² implique selon l'anatomiste une série de modifications concernant la forme du pelvis, les courbures de la colonne vertébrale ou encore les muscles de l'épaule. L'homme de « race sauvage » conserve donc quelques affinités avec l'*Homo ferus* du

85. Turner (1895), p. 444

86. Hepburn, D. (1896), « The Trinil Femur (*Pithecanthropus erectus*), contrasted with the Femora of Various Savage and Civilised Races », *Journal of anatomy and physiology*, 31, pp 1-17, p. 3

87. Hepburn (1896), p. 15

88. Keith (1895), p. 368

89. Turner (1895), p. 428

90. *Ibid.*, p. 428.

91. Turner (1895), p. 429

92. *Ibid.*, p. 428

XVIII^e siècle : s'il n'est pas strictement quadrupède comme ce dernier, il est toutefois décrit comme un quadrumane occasionnel.

L'étude des variations du squelette postcrânien est conduite selon le même biais racialisé que l'étude des variations du crâne : l'anatomie des « races sauvages » est utilisée comme substitut pour l'anatomie de l'homme-singe. Cette approche racialisée de l'anatomie postcrânienne a été initiée par Vogt qui, dans ses *Leçons sur l'homme*, évoque « la transition graduelle représentée par le nègre »⁹³, affirmant notamment que « le pied du nègre est beaucoup plus simien que celui du blanc »⁹⁴. Les « races sauvages » sont donc décrites comme des intermédiaires morphologiques entre l'homme-singe et l'homme blanc : Manouvrier déclare ainsi que « la différence est si faible entre le Pithécanthrope et l'homme actuel qu'il n'y a pas lieu de chercher un chaînon intermédiaire. Ce chaînon est suffisamment représenté par la portion la plus arriérée de nos races sauvages »⁹⁵. Boule affirme quant à lui que les Australiens représentent « un échantillon bien net d'Humanité primitive »⁹⁶. Ce régime d'analogie entre l'homme « sauvage » et l'homme fossile s'appuie également sur l'anthropométrie. L'anthropométrie racialisée s'est principalement illustrée dans l'étude des variations du crâne, mais elle s'exprime aussi dans les travaux sur le postcrânien. Par exemple, en 1905, Volkov publie une étude sur les variations squelettiques du pied, dans laquelle il utilise l'indice de cambrure du pied comme un exemple de donnée anthropométrique issue du squelette postcrânien⁹⁷. Ce critère comparatif le conduit à conclure que « le squelette du pied, dans les races humaines inférieures, présente dans son ensemble, et sur chaque os en particulier, des traces évidentes et nombreuses de l'adaptation des Grimpeurs ayant dû précéder l'attitude et la marche bipède »⁹⁸. Ces « traces » constituent le matériau herméneutique utilisé pour faire parler les signes que constituent les caractères du texte fossile.

L'analogie entre « l'homme sauvage » et « l'homme primitif » est également mobilisée pour décrire la morphologie des néandertaliens. Selon Boule, les caractères du squelette postcrânien des néandertaliens se présentent comme la « réunion de traits morphologiques déjà connus, mais disséminés, dans des populations actuelles qui mènent encore une vie sauvage »⁹⁹. La morphologie humaine « sauvage » est donc utilisée comme substitut pour représenter la morphologie humaine « primitive » : ainsi, Boule accentue la ressemblance entre les néandertaliens et les « sauvages » pour mettre en évidence l'étendue des différences posturales et locomotrices qui séparent « l'homme sauvage » de « l'homme civilisé ». Il déclare par exemple, à propos de l'inclinaison du talus, qui est un os de la cheville : « chez les Hommes de race civilisée, dont les pieds portent également sur toute la surface plantaire, cet axe oscille autour de la verticale, la torsion se faisant plutôt de dehors en dedans. Chez nos Hommes fossiles, comme d'ailleurs chez les Veddahs actuels, la torsion est intermédiaire »¹⁰⁰. L'homme sauvage et l'homme fossile sont donc présentés comme les deux visages d'une humanité « primitive », différenciée sur le plan anatomique et locomoteur.

93. Vogt (1865), p. 179

94. *Ibid.*, p. 202

95. Manouvrier (1895), p. 637

96. Boule, M. (1921), *Les hommes fossiles : éléments de paléontologie humaine*, Paris, Masson, p. 367

97. Volkov, T. (1905), *Variations squelettiques du pied chez les primates et dans les races humaines*, Paris, Masson

98. *Ibid.*, p. 214

99. Boule (1921), *Les hommes fossiles*, p. 224

100. *Ibid.*, p. 223

3.2.3 Le développement ontogénétique comme récapitulation de l'évolution phylogénétique

Le développement ontogénétique d'*Homo sapiens* constitue pour la paléanthropologie une autre source d'informations susceptible d'éclairer la signification des caractères présents sur les vestiges fossiles disponibles, mais aussi de pallier les lacunes du registre fossile en alimentant la définition de substituts. Selon le « principe fondamental de la biogenèse » énoncé par Haeckel en 1866, le développement ontogénétique de l'individu récapitule l'évolution phylogénétique de l'espèce. Cette théorie de la récapitulation exerce une influence considérable sur la conception de l'évolution posturale et locomotrice de l'humain : on espère alors trouver dans le développement des extrémités locomotrices des indices sur l'évolution du squelette postcrânien. Dans *Descent of Man*, Darwin avait déjà convoqué l'embryologie, en l'absence de vestiges fossiles, pour étayer l'hypothèse de l'origine simienne de l'humain : il s'était intéressé en particulier au développement du gros orteil au cours de la croissance du fœtus humain. L'adduction du gros orteil, ou hallux, constitue en effet l'une des caractéristiques anatomiques distinctives de l'humain mises en évidence par l'anatomie comparée du XIXe siècle, comme cela a été signalé dans le chapitre 2. Or, Darwin, en s'appuyant sur les travaux de Wyman, signalait que le gros orteil de l'embryon humain n'est pas parallèle aux autres, mais forme au contraire un angle latéral, « correspondant ainsi à la condition permanente de cette partie chez les quadrumanes »¹⁰¹. L'étude comparative du développement ontogénétique des primates entreprise par Schultz dans les années 1920¹⁰² tend à accréditer la théorie de la récapitulation en confirmant que l'adduction du hallux intervient à un stade relativement tardif du développement du fœtus humain : « au début du développement prénatal, le pied humain peut à peine être distingué du pied des autres primates, en particulier des formes supérieures »¹⁰³. Selon lui, « les nombreuses ressemblances frappantes entre homme, grand singe et singe dans leur premier développement ne peuvent être expliquées que par une origine commune, dont ils ont tous hérités la tendance pour les mêmes processus ontogénétiques qui ne peuvent être modifiés que par des spécialisations plus tardives »¹⁰⁴. Schultz indique en effet qu'au cours du développement, le gros orteil croît plus vite que le second orteil chez l'humain, tandis que l'inverse se produit chez le chimpanzé. La croissance pré-natale du pied humain reflète donc une spécialisation dans la marche en station droite sur deux pieds.

Le comportement postural et locomoteur du jeune enfant est également considéré comme une source d'informations sur l'évolution locomotrice de la lignée humaine. Le naturaliste darwinien Romanes s'intéresse ainsi à la force préhensile de la main du bébé, capable de soutenir son propre poids en étant suspendu à une barre horizontale. Ce mode de suspension, tout comme le développement disproportionné des bras par rapport aux jambes, lui évoquent « une ressemblance frappante avec l'image du chimpanzé Sally au Jardin Zoologique »¹⁰⁵. Ainsi, la force préhensile de la main du bébé « nous réfère à notre ascendance quadrumane »¹⁰⁶. Le pied du bébé est également interprété chez Keith comme l'indice de ce que le pied humain a évolué à partir d'un pied de

101. Darwin (1871), *Descent of Man*, p. 16

102. Schultz, A. H. (1924), « Growth studies on primates bearing upon man's evolution », *American Journal of Physical Anthropology*, 7(2), pp. 149-164.

103. *Ibid.*, p. 158

104. *Ibid.*, p. 163

105. Romanes G. (1893), *Darwin and after Darwin. Volume 1 : The Darwinian Theory*, 2e édition, Cambridge University Press, 2011, p. 81

106. *Ibid.*, p. 80

type grand singe. « On ne peut citer de preuve plus convaincante de l'histoire préhensile du pied humain que les lignes de flexions visibles sur la plante du pied de bébé », affirme l'anatomiste¹⁰⁷. Celles-ci s'accordent selon lui « ligne pour ligne » à celles que l'on observe sur la plante d'un pied de gorille. Keith affirme également que la disposition des os et des muscles du pied est la même chez les singes anthropoïdes et le nouveau-né humain, à l'exception notable du muscle du hallux, qui a été « radicalement transformé chez l'homme »¹⁰⁸. L'anatomiste tient donc le pied du jeune enfant pour un substitut du pied ancestral à partir duquel a évolué le pied humain : « les proportions observées dans le pied de l'enfant aide à combler l'écart entre le type gorille et le type humain adulte »¹⁰⁹, déclare-t-il, accordant ainsi au pied humain juvénile le statut d'un lien intermédiaire morphologique entre le pied du gorille et le pied humain adulte.

Aux côtés du « sauvage », l'enfant constitue ainsi un second substitut mobilisé par Boule dans l'interprétation des vestiges néandertaliens. L'enfant est explicitement présenté comme un substitut pour « l'homme fossile », permettant l'établissement d'une équivalence entre la morphologie infantile et la morphologie dite « primitive » des néandertaliens : « la morphologie de nos Hommes fossiles est souvent, nous l'avons vu, une morphologie infantile, c'est-à-dire une morphologie dont les traits, qui nous ont le plus frappés ou surpris, se retrouvent chez les nouveaux-nés ou même chez les fœtus d'Européens »¹¹⁰, affirme-t-il dans son mémoire sur l'homme de la Chapelle-aux-Saints. Les traits « primitifs » des néandertaliens sont donc interprétés dans leur double rapport de ressemblance aux traits « infantiles » et « sauvages ». Une équivalence entre la morphologie infantile, fossile et racialisée se trouve ainsi établie : l'herméneutique du squelette postcrânien à laquelle Boule contribue est développée dans un cadre comparatif qui rassemble le nouveau-né, l'homme de Neanderthal et les races « inférieures ».

La théorie de la récapitulation, enfin, est utilisée pour dresser une analogie entre l'acquisition de la marche bipède chez l'enfant et son acquisition au cours de l'évolution humaine. Plusieurs hypothèses sont donc projetées sur le développement locomoteur de l'enfant : selon Boule, convaincu que la lignée humaine a évolué à partir d'un primate quadrupède, le passage de la quadrupédie à la bipédie chez l'enfant – qui avait suscité au XVIIIe siècle tant d'interrogations sur la manière de marcher la plus naturelle chez l'humain – est utilisé comme l'indice d'une quadrupédie ancestrale. En effet, déclare Boule, on a « fait remarquer depuis longtemps que l'enfant ne naît pas avec la faculté de marcher debout ; il s'essaie d'abord à marcher "à quatre pattes", tout à fait à la manière d'un Singe quadrupède, et lorsqu'il apprend à marcher en station bipède, il pose le pied par son bord externe »¹¹¹. Au contraire, selon l'anatomiste britannique F. Wood-Jones, « l'enfant humain s'assoit avant de se tenir droit. La souche humaine s'est assise avant de se tenir droit »¹¹² : le développement locomoteur de l'enfant vient ici illustrer l'hypothèse selon laquelle le redressement du tronc était déjà présent chez l'ancêtre de la lignée humaine (voir la section 3.3.2, p 104).

107. Keith, A. (1923). *Hunterian Lectures on Man's Posture : Its Evolution and Disorders* : Given at the Royal College of Surgeons of England. *British medical journal*, 1, 3251, p. 670 : « no more convincing evidence of the prehensile history of the human foot can be cited than the flexion lines to be seen on the sole of the baby's foot »
108. *Ibid.*, p. 670

109. *Ibid.*, p. 671 : « the proportions seen in the infant's foot helps to bridge the gap between the gorilline and adult human types »

110. Boule (1913), p. 184

111. *Ibid.*, p. 184

112. Wood Jones F. (1916), *Arboreal Man*, Londres, E. Arnold, p. 224

3.2.4 Le pied du grand singe, substitut du pied « préhumain »

Aux côtés du « sauvage » et de l'enfant, les grands singes (qui sont alors désignés comme les singes anthropoïdes) constituent une troisième catégorie de substitution utilisée pour retracer l'évolution de la bipédie malgré les lacunes du registre fossile. On suppose alors qu'il est possible de déterminer l'anatomie exacte d'un pied d'homininé en raisonnant par inférence à partir du pied des grands singes. Il suffirait ainsi d'assembler les caractères anatomiques par lesquels les grands singes ressemblent aux humains pour obtenir le portrait de ce que Manouvrier nomme « la race anthropoïde pré-humaine », qui est, affirme-t-il, « remarquable par une réunion de ces divers caractères presque humains que nous observons disséminés dans les différents groupes d'anthropoïdes actuels »¹¹³. Parmi les grands singes, le gorille est le substitut privilégié dans la mesure où il est le plus adapté à un mode de vie terrestre : le pied du gorille est donc considéré comme celui qui se rapproche le plus du pied « pré-humain ». William King Gregory énonce ainsi la série de modifications anatomiques requise « pour transformer un pied de type gorille en un pied humain »¹¹⁴ : si l'on augmente la longueur de l'hallux, qu'on le tourne et qu'on l'aligne avec les autres doigts, qu'on réduit les phalanges, qu'on amincit le pied et qu'on le place en pronation, le pied de gorille se trouvera transformé en pied humain. Le statut de substitut accordé aux grands singes apparaît très clairement dans la manière dont l'anatomiste Morton expose l'objectif de la grande étude sur l'évolution du pied humain qu'il publie en 1924 : il s'agit d'étudier « les principaux points de variation sur les pieds de primates dans l'intention de déterminer les caractéristiques du pied humain primitif ou préhumain »¹¹⁵.

Le pied du grand singe dit anthropoïde se voit attribuer une portée herméneutique parce qu'il est perçu comme un texte, dans lequel sont inscrites les étapes de l'évolution de la bipédie qui ont conduit au pied humain. Le pied du grand singe est considéré comme un témoignage du passé évolutionnaire humain, dans lequel on peut déchiffrer les étapes qui ont scandé l'évolution du pied humain. Keith affirme ainsi que « les étapes qui ont mené à la forme humaine sont visibles dans le pied des singes anthropoïdes » – en particulier celui du gorille et du chimpanzé¹¹⁶. La représentation du pied des grands singes comme celle d'un texte portant les traces de l'histoire évolutionnaire qui l'a modelé se trouve également exprimée chez Morton : « le pied de primate peut être considéré comme un enregistrement historique exceptionnellement fiable » ; bien qu'il puisse comporter des variations liées au comportement individuel, « ses caractères particuliers sont acquis seulement par des événements notables et durables dans la vie du genre »¹¹⁷. La loi de Wolff, stipulant que la forme externe d'un os s'adapte aux contraintes fonctionnelles auxquelles il est soumis, est ici mobilisée pour interpréter les modifications structurelles visibles sur le pied des primates comme l'indice des modifications fonctionnelles qui les ont forgées. Quand on observe le pied des primates, tout se passe, affirme-t-il, « comme si le développement évolutionnaire était

113. Manouvrier (1895), *op. cit.*, p. 633

114. Gregory W.K. (1916), « Studies on the evolution of the primates. Part II. Phylogeny of recent and extinct anthropoids with special reference to the origin of man », *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 35, pp. 258-355, p. 332

115. Morton D.J. (1924), « Evolution of the human foot II », *American Journal of Physical Anthropology*, 7(1), pp. 1-52, p. 3

116. Keith, A. (1923), p. 670 : « the human foot has evolved from one which was prehensile, and that stages leading to the human form are to be seen in the feet of the anthropoid apes »

117. Morton (1924), « Evolution of the human foot II », p. 34

guidé par les lois de l'ingénierie »¹¹⁸, puisqu'une efficacité fonctionnelle optimale est obtenue à partir d'un minimum de modifications anatomiques. Or, « les étapes intermédiaires variées de développement fonctionnel ont été retenues chez les espèces actuelles »¹¹⁹. Les grands singes constituent donc des formes intermédiaires, non pas au sens phylogénétique, mais sur le plan morphologique et fonctionnel, comme le suggérait du reste Darwin en affirmant qu'on peut observer « chez les singes actuels un mode de locomotion intermédiaire entre celui d'un quadrupède et celui d'un bipède »¹²⁰.

Cette utilisation du pied de grand singe comme substitut du pied « pré-humain » a deux conséquences conjointes. D'une part, le pied du grand singe est conçu comme un pied imparfaitement humain, qui a échoué à devenir entièrement humain. Ainsi, bien que « le pied du gorille montre une approche dans la direction du type humain »¹²¹, il n'a acquis que tardivement des caractères « que les *Hominidae* ont acquis plus parfaitement et à une période beaucoup plus ancienne »¹²². Le pied humain illustre au contraire une humanisation parfaitement accomplie, qui n'a été qu'ébauchée dans le pied du grand singe : « le pied de l'homme moderne montre à un stade avancé les changements qui ont commencé dans le pied de gorille »¹²³. D'autre part, le pied humain constitue lui aussi un texte, dans lequel son passé arboricole et préhensile peut être déchiffré. Par exemple, selon Morton, le hallux du pied humain « retient toute la musculature qui existe pour la fonction de saisie telle qu'elle est manifestée par les primates arboricoles »¹²⁴. Or, nous avons vu que le hallux du pied humain, tant par sa structure que par sa fonction, était considéré comme un caractère propre à l'humain, en rapport avec la marche bipède en station droite (voir le chapitre 2). L'herméneutique du pied humain, permise par la médiation du pied de grand singe, révèle donc aussi l'ambiguïté des signes dégagés par l'anatomie comparée : on découvre dans ce qui était jusqu'alors alors considéré comme propre à l'humain les traces d'un passé arboricole.

3.3 Station droite arboricole et bipédie terrestre

3.3.1 Le modèle brachiationniste d'évolution de la bipédie humaine

L'une des conséquences majeures du débat sur *Pithecanthropus erectus* est l'ouverture d'un vaste champ de réflexion sur l'origine de la bipédie humaine. Dans la continuité des spéculations morphologiques et fonctionnelles sur le pied « pré-humain » qui viennent d'être exposées, de grands modèles d'évolution sont proposés qui intègrent la bipédie humaine dans l'évolution posturale et locomotrice des primates. Au début du XXe siècle émerge ainsi l'hypothèse selon laquelle la station droite arboricole a précédé la bipédie terrestre telle qu'elle est pratiquée par l'espèce humaine actuelle. Dans cette perspective, la station droite est conçue comme une caractéristique commune à tous les grands singes et acquise dans un environnement arboricole bien avant que

118. *Ibid.*, p. 20

119. *Ibid.*, p. 41

120. Darwin (1871), *Descent of Man*, p. 136

121. Gregory (1916), « Studies on the evolution of the primates », p. 332

122. *Ibid.*, p. 332

123. Morton (1924), p. 31

124. *Ibid.*, p. 32

n'apparaissent les premiers représentants de la lignée humaine. Cette hypothèse, que nous verrons ressurgir dans l'histoire de la paléanthropologie (chapitres 6 et 7), implique donc un double renversement : cette hypothèse renverse la perspective philosophique dans laquelle c'est la station droite, et non la bipédie, qui est tenue pour le propre de l'humain, mais elle renverse aussi la perspective évolutionniste darwinienne selon laquelle l'humain est issu d'un grand singe ancestral qui s'est peu à peu redressé sur ses deux pieds.

Ce modèle d'évolution dérivant la bipédie humaine d'une station droite arboricole a été initialement proposé par Keith en 1903¹²⁵. Dès 1895, dans l'article qu'il consacrait à *Pithecanthropus erectus*, l'anatomiste britannique jugeait « hautement probable que la charpente de l'homme ait atteint sa perfection pour sa progression sur les pieds bien avant que le cerveau n'ait atteint sa structure complexe actuelle »¹²⁶. Cette déclaration surprendra certainement ceux pour qui le nom de cet anatomiste est associé à la notion de « Rubicon cérébral », ce seuil de différenciation entre grands singes et humains fondé sur le volume cérébral qu'il formule en 1949 – nous reviendrons dans le chapitre 4 sur les motifs de cette apparente contradiction. Le modèle d'évolution de la bipédie humaine proposé par Keith introduit la distinction entre la posture pronograde, dans laquelle l'axe du corps est en position horizontale, et la posture orthograde, dans laquelle l'axe du corps est en position verticale. Selon lui, l'évolution de la locomotion des Primates implique trois étapes principales. Premièrement, au début du Miocène, des primates pronogrades ont donné naissance à des primates orthogrades dont les premiers représentants sont les ancêtres du gibbon actuel (*Hylobates*). La posture orthograde de ces primates qualifiés d'hylobatiens tient à leur mode de locomotion consistant à se déplacer dans les arbres en se suspendant de branche en branche à l'aide des bras, que Keith désignera par le terme de brachiation, valant à son modèle d'être qualifié de brachiationniste. Deuxièmement, ces primates hylobatiens orthogrades ont donné naissance à des « primates géants » également orthogrades, dont les orang-outans, les chimpanzés, les gorilles et les humains sont les représentants actuels¹²⁷. Troisièmement, ces primates géants orthogrades ont donné naissance à la lignée humaine : « l'homme, par des moyens que nous ignorons, est devenu adapté à la progression plantigrade »¹²⁸, note-t-il laconiquement.

Ce modèle « brachiationniste » marque un double infléchissement conceptuel. D'une part, Keith réintroduit la différence entre la posture et la marche, déjà mise en jeu chez Cuvier, pour distinguer dans l'orthograde et la bipédie deux étapes de l'histoire évolutionnaire des primates. Selon le théoricien du brachiationnisme, c'est faute d'avoir fait cette distinction entre posture et locomotion que les naturalistes ont décrit les grands singes comme des « marcheurs au sol » ; or, les grands singes sont selon lui « aussi peu adaptés à cette méthode de progression que les phoques ou les otaries »¹²⁹. Keith considère également que le modèle darwinien, représentant comme un quadrupède arboricole le dernier ancêtre commun de l'humain et des grands singes, est fautif en raison d'une méconnaissance du comportement locomoteur des grands singes dans leur milieu naturel. C'est après avoir lui-même observé le comportement des gibbons en Thaïlande

125. Keith, A. (1903), The extent to which the posterior segments of the body have been transmuted and suppressed in the evolution of man and allied primates, *Journal of Anatomy and Physiology*, 37, pp. 18-40

126. Keith (1895), p. 368 ; Keith (1911), p. 135 : « la posture érigée [...] avait évolué avant la fin de la période pliocène » et donc que « la posture humaine moderne était atteinte bien avant que le cerveau humain n'ait atteint sa taille moderne »

127. Keith (1903), p. 19

128. *Ibid.*, p. 19

129. *Ibid.*, p. 19

que l'anatomiste a remarqué que ce grand singe « a le corps adapté pour la posture érigée, dans un environnement arboricole »¹³⁰.

D'autre part, l'hypothèse selon laquelle la station droite arboricole est une caractéristique commune aux ancêtres des humains et des grands singes conduit à dénoncer dans l'unicité conférée à la station droite humaine un préjugé anthropocentriste, perpétué par l'anthropologie évolutionniste. Pourtant, note Keith, à un juge impartial, la station droite humaine apparaîtrait non comme une exception, mais comme une « anomalie », puisque l'humain est, avec le kangourou, le seul animal dont les membres inférieurs sont spécialisés pour la locomotion¹³¹. Cette hypothèse a aussi pour conséquence que ce n'est pas la station droite qui est propre à l'humain, mais bien la bipédie : « l'homme ne diffère pas des grands singes par sa posture, mais par son mode de progression »¹³² bipède, qualifié de plantigrade, qui consiste à marcher en appuyant la plante des pieds au sol. Keith réintroduit donc le terme cuviériste de « plantigrade » pour définir la bipédie humaine : du point de vue locomoteur, l'humain se définit donc comme un bipède orthograde terrestre et plantigrade.

Le modèle brachiationniste d'évolution de la bipédie humaine est également défendu par Gregory¹³³ et Morton¹³⁴. L'hypothèse d'une station droite ancestrale implique là encore une révision des caractéristiques considérées jusqu'alors comme distinctivement humaines. Morton identifie en effet trois facteurs qui, au cours de l'évolution des primates, ont conduit aux « réadaptations extensives du pied » : l'augmentation de la taille du corps, l'acquisition d'une posture érigée et l'adoption d'un mode de vie terrestre. Or, les deux premières de ces « réadaptations » étant partagées avec les ancêtres des grands singes actuels, « seuls les changements qui ont succédé à l'adoption d'habitudes terrestres peuvent être considérés comme étant réellement des caractéristiques humaines »¹³⁵. Deux conséquences majeures se dégagent de ce modèle d'évolution de la bipédie. D'une part, la distinction entre station droite et bipédie implique ou du moins renforce le clivage entre un mode de vie arboricole et un mode de vie terrestre, dont nous verrons qu'il prendra la forme d'un cadre dichotomique d'interprétation des vestiges fossiles. D'autre part, si la station droite n'est plus le propre de l'humain, cela signifie aussi qu'elle cesse de fournir un critère satisfaisant d'appartenance à la lignée humaine : nous reviendrons dans les chapitres 6 et 7 sur les problèmes épistémologiques suscités par cette hypothèse.

3.3.2 « L'homme arboricole », résurgence d'*Homo sylvestris* ?

Nous avons vu ressurgir dans l'étude des variations postcrâniennes une figure de « l'homme sauvage » (*Homo ferus*), que venait incarner l'humain de race dite « inférieure ». On assiste aussi, au début du XXe siècle, à la résurgence d'une figure de « l'homme des bois » (*Homo sylvestris*), sous les traits de « l'homme arboricole ». *L'homme arboricole* (*Arboreal Man*) est en effet le titre d'un livre publié par F. Wood Jones en 1916. On y trouve également exposée l'hypothèse d'une verticalisation du corps dans les arbres, consistant à supposer que « la station droite

130. Keith, A. (1912), *Man : a history of the human body*, New York, H. Holt, p. 75

131. *Ibid.*, p. 69

132. *Ibid.*, p. 76

133. Gregory (1916)

134. Morton (1924)

135. Morton (1924), p. 48

arboricole a précédé la station droite terrestre »¹³⁶. Cette hypothèse est toutefois desservie par un scénario différent du modèle brachiationniste : ici, l'acquisition de la station droite en milieu arboricole n'est pas liée à la brachiation, mais à l'habitude de grimper aux arbres (*tree-climbing*), qui implique que le tronc soit en position redressée. Nous verrons que l'hypothèse du grimper arboricole est également revenue dans la période récente dans les débats sur l'évolution de la bipédie (chapitre 6). Dans cette perspective, la station droite humaine est considérée comme le produit d'« activités de grimper beaucoup plus anciennes chez l'animal »¹³⁷ : elle résulte d'adaptations développées au cours de la vie arboricole. Le théoricien de « l'homme arboricole » dénonce donc l'« erreur très usuelle d'attribuer à la posture érigée tous les changements et bénéfices accumulés dans les branches »¹³⁸. Par exemple, l'extension du fémur, en alignement avec l'axe vertébral, est habituellement considérée comme une spécialisation distinctivement humaine relative à la marche bipède en station droite. Selon Wood Jones, l'extension du fémur constitue au contraire une caractéristique déjà impliquée dans la posture orthograde du corps liée au grimper arboricole : alors que le fémur est fléchi chez les animaux occasionnellement orthogrades, comme l'ours ou l'écureuil, il est en extension chez les animaux habituellement orthogrades, comme les primates arboricoles¹³⁹.

De même qu'*Homo sylvestris*, le grand singe doté de la station droite, avait conduit au XVIII^e siècle à remettre en question la station droite comme « propre de l'homme », l'homme arboricole, l'ancêtre de la lignée humaine doté de la station droite arboricole, conduit ici encore à remettre en cause l'unicité de cette caractéristique. La critique de la conception anthropocentriste de la station droite comme « propre de l'homme », déjà ébauchée par Keith, se trouve développée : si l'on peut admettre que « l'habitude érigée » est « de première importance en tant que facteur évolutionnaire et en tant que possession humaine », rien ne justifie d'en faire « la prérogative distincte de l'Homme »¹⁴⁰. Cette critique de la conception anthropocentriste de la station droite rappelle celle de Montaigne dans *l'Apologie de Raymond Sebond*. La théologie naturelle et la théorie de l'évolution par sélection naturelle s'accorderaient-elles sur la supériorité conférée à l'humain par la station droite ? Selon Wood Jones, la théorie de la création et la théorie de l'évolution défendent en effet la même conception anthropocentriste de la station droite : après 1859, l'anatomie humaine a cessé d'être considérée comme une « structure magnifique et spécialement conçue [*designed*] »¹⁴¹, pour être désormais perçue comme le point culminant de l'histoire évolutionnaire des primates. Au lieu de représenter l'apogée de la création, *Homo* est désormais considéré comme la créature la plus évoluée, c'est-à-dire la plus spécialisée.

La reconduction de cet anthropocentrisme passe en effet par la confusion entre le point de vue phylogénétique et le point de vue morphologique : on considère généralement que la spécialisation morphologique constitue le critère de la position phylogénétique qu'il convient d'assigner à une espèce, souligne Wood Jones. Ainsi, les espèces présentant les morphologies les plus spécialisées sont considérées comme les plus évoluées ; réciproquement, on suppose que les espèces considérées comme les plus évoluées doivent nécessairement posséder des morphologies éminemment spécialisées : l'espèce humaine en constitue l'exemple par excellence. Cette confusion constante entre

136. Wood Jones (1916), p. 6 : « arboreal uprightness preceded terrestrial uprightness »,

137. *Ibid.*, p. 222

138. Wood Jones (1916), *Arboreal Man*, p. 222

139. *Ibid.*, p. 63

140. *Ibid.*, p. 224

141. *Ibid.*, pp. 44-45

morphologie et phylogénie s'est du reste trouvée illustrée au cours de ce chapitre par le concept de forme intermédiaire, qui a conduit à supposer qu'une position phylogénétique intermédiaire entre le grand singe et l'humain impliquait une morphologie intermédiaire entre le grand singe et l'humain indique. Or, selon Wood Jones, cette équivalence entre morphologie et phylogénie est erronée et se trouve précisément mise en contradiction par la morphologie humaine : parce qu'ils considèrent l'humain comme la plus évoluée des créatures, les anatomistes ont présupposé que sa morphologie était nécessairement spécialisée. La critique darwinienne du biais anthropocentriste dans la taxinomie, consistant à isoler l'humain dans un ordre séparé¹⁴², est ici reprise et mise au service d'une critique de la spécialisation morphologique comme critère taxinomique : si la classification des mammifères était faite par un cheval, note Wood Jones, ce dernier se considérerait comme la créature la plus évoluée. Or, si la spécialisation morphologique était réellement le critère de l'évolution phylogénétique, le cheval pourrait à bon droit se considérer comme la plus évoluée des créatures, puisqu'il est morphologiquement plus spécialisé que l'humain¹⁴³.

La généralité de la morphologie humaine, c'est-à-dire son caractère non-spécialisé, constitue en effet la thèse centrale que Wood Jones s'emploie à démontrer dans *Arboreal Man* : la lignée humaine aurait évolué en retenant une morphologie « primitive » au lieu de se spécialiser. Alors que la quadrupédie pronograde est généralement considérée comme la posture ancestrale à partir de laquelle la posture orthograde a évolué, le théoricien de « l'homme arboricole » affirme que le primate ancestral qui a donné naissance à la lignée humaine n'a jamais été pronograde et n'a donc jamais utilisé ses membres antérieurs comme supports locomoteurs. La quadrupédie pronograde serait au contraire « dérivée » d'un « arrangement primitif qui a été retenu chez l'homme »¹⁴⁴. Selon Wood Jones, la mobilité du membre antérieur humain, habituellement conçue comme une spécialisation liée à la station droite, en rapport avec la libération des mains, constitue ainsi une caractéristique très ancienne, qui n'aurait jamais été « sacrifiée » dans l'évolution de la lignée humaine¹⁴⁵. La rétention d'une morphologie non-spécialisée chez l'humain est ainsi présentée comme une hypothèse plus économique que celle qui consisterait à postuler que l'arrangement primitif des os et des muscles typique du membre antérieur humain a été « perdu » puis « regagné » au cours de l'évolution¹⁴⁶. Pourtant, cette hypothèse économique apparaît plutôt comme une construction philosophique destinée à démontrer l'humain est soustrait aux lois de l'évolution. Le critère de la non-spécialisation morphologique est ici promu en lieu et place du critère de la spécialisation morphologique, si bien que la perspective anthropocentriste est reconduite plutôt qu'elle n'est abandonnée : au lieu d'être considéré comme le primate le plus spécialisé, l'humain apparaît ici comme le primate le plus généralisé, la non-spécialisation apparaissant désormais comme la marque de l'exception humaine. Nous verrons dans le chapitre 4 que cette conception généraliste de la morphologie humaine représente une option philosophique majeure dans les représentations de l'évolution locomotrice.

La non-spécialisation de la morphologie humaine engage la description de l'évolution posturale et locomotrice de la lignée humaine comme conversion d'une morphologie généralisée. Selon Wood Jones, les caractéristiques considérées comme des spécialisations du membre postérieur humain

142. Darwin, C. (1871), *Descent of Man*, pp. 190-191

143. Wood Jones F. (1916), p. 45

144. *Ibid.* p. 33

145. *Ibid.* p. 13

146. *Ibid.* p. 46

sont en effet pour la plupart déjà présentes chez l'ancêtre arboricole. L'évolution du pied humain est ainsi pris comme exemple d'une conversion de la morphologie primitive : la « souche humaine » a « converti » le gros orteil opposable caractéristique des primates pour en faire le support du corps¹⁴⁷. La seule spécialisation que l'anatomiste concède à reconnaître au pied humain concerne la musculature sollicitée dans l'éversion du pied (c'est-à-dire son soulèvement latéral), nécessaire au maintien de l'équilibre lorsque la posture orthograde n'est plus arboricole mais terrestre. Ainsi, l'humain ne se distingue pas de « l'homme arboricole » par la station droite, mais par une réorganisation minimale de l'anatomie du pied, dans son développement « post-arboricole »¹⁴⁸. « Si l'Homme devait pointer avec fierté un organe dont la structure le séparerait définitivement de tous les autres primates existants, c'est le pied qu'il devrait pointer », déclare ainsi Wood Jones¹⁴⁹. Gardons-nous pourtant de voir en l'anatomiste un précurseur de Leroi-Gourhan, qui consacrera au milieu du XXe siècle la spécialisation à la marche bipède en station droite comme un critère de distinction entre l'humain et les grands singes. La conception généraliste de la morphologie humaine défendue par Wood Jones alimente en effet une conception anthropocentriste, dans laquelle la supériorité de l'humain sur les grands singes se trouve réaffirmée. Selon lui, les primates non-humains se sont au contraire engagés dans un « développement monstrueux du grimper arboricole »¹⁵⁰ : leur pied est décrit comme leur « talon d'Achille »¹⁵¹, trahissant leur spécialisation excessive dans un mode de vie arboricole, par opposition au pied humain, qui révèle une « adaptation tempérée à l'habitude arboricole, sans le développement d'aucune spécialisation secondaire »¹⁵². La « plasticité » de la morphologie humaine, illustrant la « loi de la réussite des spécialisations adaptatives minimales »¹⁵³, se trouve ici valorisée, par opposition à la « spécialisation » excessive des grands singes.

Cette conception généraliste de la morphologie humaine, supposant la rétention d'une « forme inaltérée depuis le début de la spécialisation des mammifères »¹⁵⁴, se trouve liée à l'hypothèse d'une origine très ancienne de la lignée humaine. Selon lui, la lignée humaine se serait séparée du reste des primates il y a 50 millions d'années, au début de la diversification des mammifères, à partir d'un ancêtre tarsiiforme généralisé¹⁵⁵, antérieur aux spécialisations des singes et des grands singes¹⁵⁶. Wood Jones en vient ainsi à considérer que les grands singes, jugés excessivement spécialisés, ne peuvent qu'être les descendants de « l'homme arboricole ». Cette conception généraliste de la morphologie humaine, impliquant l'hypothèse d'une origine extrêmement ancienne de la lignée humaine, acquiert une influence considérable dans la première moitié du XXe

147. Wood Jones (1916), p. 72

148. *Ibid.* p. 66

149. *Ibid.* p. 73. Wood Jones ajoute : « s'il arrivait que l'on parvienne à retracer des "liens manquants", le pied, beaucoup plus que le crâne, ou les dents, ou les tibias, les marquera comme Singe [*Monkey*] ou comme Homme. [...] C'est dans le degré d'évolution du pied que les étapes du lien manquant seront le plus pleinement présentées au paléontologue futur quand le temps et le hasard auront découvert les pieds de formes telles que *Pithecanthropus* ou *Eoanthropus* »

150. *Ibid.*, p. 71 « freakish development of tree-climbing »

151. *Ibid.* p. 73

152. *Ibid.*, p. 71

153. *Ibid.* p. 212

154. *Ibid.* p. 46

155. Les tarsiers sont des primates de petite taille vivant en Asie du Sud-Est. L'hypothèse selon laquelle *Tarsius* est l'ancêtre de la lignée humaine trouve son origine chez Edward Cope, qui décrit en 1881 le primate fossile *Anaptomorphus homunculus* comme un hypothétique ancêtre tarsiiforme des humains.

156. Wood-Jones développe cette thèse de l'ancienneté de la lignée humaine dans l'ouvrage suivant : Wood Jones, F. (1923). *The Ancestry of Man*, Douglas Price Memorial Lecture n°2, Brisbane, Gillies

siècle, comme nous allons le voir dans le chapitre suivant. Nous apercevons déjà ici la construction philosophique sous-jacente à cette représentation de l'humain comme primate non-spécialisé : elle consiste à humaniser les ancêtres de l'humanité actuelle, en leur conférant la station droite. Alors même que l'hypothèse de la verticalité arboricole s'accompagne d'une critique de la station droite comme propre de l'humain, cette conception se trouve reconduite par le concept de « l'homme arboricole ».

Chapitre 4

Le critère postural et locomoteur face au critère cérébral

Sommaire

4.1	Le concept de découverte prématurée a-t-il un sens en paléanthropologie ?	110
4.1.1	Le crâne de Taung : singe ou singe-homme ?	110
4.1.2	La réhabilitation du critère postural et locomoteur	115
4.2	Pithécophobes et pithécophiles	120
4.2.1	L'argument du parallélisme	120
4.2.2	L'argument de l'irréversibilité	122
4.2.3	L'argument de l'orthogenèse	125
4.3	Généralité ou spécialisation de la structure anatomique humaine	128
4.3.1	La conception généraliste du dernier ancêtre commun	128
4.3.2	L'humain comme primate non-spécialisé	131
4.3.3	La station droite comme résultat de la foetalisation	133

Alors que *Pithecanthropus erectus*, présenté par son découvreur comme un homme-singe, a été jugé trop humain en raison de sa station droite, *Australopithecus africanus*¹, décrit par son découvreur comme un singe-homme, est jugé trop simien en raison de son petit cerveau. Le critère de la station droite, pourtant mis en avant dans la description de cette nouvelle espèce fossile en 1925, paraît donc insuffisant pour établir son appartenance à la lignée humaine. Si l'équivalence entre station droite et appartenance à la lignée humaine se trouve ainsi défaite, quelles sont les causes de cette rupture ? Plusieurs éléments de réponse doivent être discutés. La concurrence entre le critère postural et locomoteur et le critère cérébral de définition de l'humain constitue un élément d'explication : cette rivalité des caractéristiques anthropologiques engage une série de préconceptions qui s'expriment dans la consécration de « l'homme de Piltdown » comme ancêtre idéal, pourtant forgé de toute pièce². Pourtant, d'autres arguments relatifs au registre fossile et au cadre théorique doivent également être pris en compte, sous peine de produire une lecture simpliste et rétrospective de la réticence à admettre dans la lignée humaine des australopithèques bipèdes à petit cerveau. En effet, la critique épistémologique du critère de la bipédie déployée dans cette séquence de l'histoire de la paléanthropologie met en jeu la signification phylogénétique des ressemblances fonctionnelles : si cette problématique est congédiée dans la seconde moitié du XXe siècle, lorsqu'est consacrée l'équivalence entre bipédie et appartenance à la lignée humaine, sa pertinence sera redécouverte dans les débats récents sur l'évolution posturale et locomotrice des hominins.

4.1 Le concept de découverte prématurée a-t-il un sens en paléanthropologie ?

4.1.1 Le crâne de Taung : singe ou singe-homme ?

Le concept de « découverte prématurée » a été mobilisé à propos de l'espèce *Australopithecus africanus* pour rendre compte des réticences à admettre dans la lignée humaine un grand singe bipède à petit cerveau³. Ce concept a été initialement proposé par G. Stent en 1972, pour expliquer les réticences à accepter la découverte d'Oswald et Avery en 1944 de l'ADN comme support de l'hérédité⁴. Selon cet auteur, « une découverte est prématurée si ses implications ne peuvent pas être connectées par une série d'étapes logiques simples au savoir canonique, ou généralement accepté »⁵.

Dans la première partie de ce chapitre, nous discuterons la pertinence de ce concept dans son application à l'espèce *Australopithecus africanus*, en nous intéressant à la conception problématique

1. Dart R. A. (1925), « *Australopithecus africanus* : the Man-Ape of South-Africa », *Nature*, 115, 2884, pp. 195-199

2. « L'homme de Piltdown » désigne l'espèce *Eoanthropus dawsoni*, décrite en 1913 à partir de l'assemblage délibéré d'un crâne d'*Homo sapiens* et d'une mandibule d'orang-outan : Dawson C., Woodward A.S. (1913), « On the discovery of a palaeolithic human skull and mandible in a flint-bearing gravel overlying the Wealden (Hastings beds) at Piltdown, Flechting (Sussex) », *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 69, p.117-147

3. Tobias, P. V. (1996), « Premature Discoveries in Science with special Reference to "Australopithecus" and "Homo Habilis" », *Proceedings of the American Philosophical Society*, 140, pp. 49-64.

4. Stent, G. S. (1972). Prematurity and uniqueness in scientific discovery. *Scientific American*, 227, pp. 84-93.

5. *Ibid.*, p. 84

de l'histoire de la paléoanthropologie qu'un tel concept implique.

La description de la première espèce d'australopithèque en 1925 revêt une dimension éminemment spéculative, en raison du matériel fossile sur lequel elle s'appuie : il s'agit en effet d'un moulage endocrânien naturel, accompagné d'un fragment de crâne et d'un fragment de mandibule, dont l'empreinte a été découverte dans des roches calcaires à Taung en Afrique du Sud (Figure ??). Alors que la découverte des vestiges fossiles attribués à *Pithecanthropus erectus* s'inscrivait dans un programme de recherche destiné à mettre au jour le « lien manquant », la découverte est ici inopinée : ces vestiges fossiles, initialement considérés comme ceux d'un singe cercopithécidé⁶, sont confiés à Raymond Dart, jeune professeur d'anatomie récemment nommé à l'université sud-africaine de Witwaterstrand. Après avoir examiné ces fossiles, Dart crée en 1925 l'espèce *Australopithecus africanus*, présentée comme « une race éteinte de grands singes intermédiaire entre les anthropoïdes actuels et l'homme »⁷. En effet, la capacité cérébrale de ce crâne fossilisé étant équivalente à celle d'un grand singe, Dart considère qu'il ne peut s'agir d'un « vrai humain » (« *true man* »), mais d'un grand singe ressemblant à l'humain (« *a man-like ape* »)⁸, conformément à la terminologie utilisée par Huxley pour désigner les grands singes anthropomorphes. Le critère cérébraliste de définition de l'humain détermine donc l'interprétation de l'australopithèque comme singe, comme le signale du reste la dénomination *Australopithecus*. On rappellera également que Dart a été formé par Grafton Elliot Smith, qui est un spécialiste de l'anatomie cérébrale des primates et le partisan d'une conception cérébraliste de l'évolution humaine.

Considéré comme un grand singe fossile, l'australopithèque est toutefois présenté comme un « singe-homme »⁹, en raison des traits « humanoïdes plutôt qu'anthropoïdes »¹⁰ mis en évidence sur les vestiges fossiles. Le principal argument utilisé par Dart pour démontrer que ce grand singe possède des traits humains repose sur la position avancée du trou occipital (*foramen magnum*) à la base du crâne fossile. Ce caractère étudié par Daubenton dès le XVIIIe siècle constitue en effet une conséquence mécanique de la station droite, liée à la position verticale du crâne sur la colonne vertébrale : à ce titre, il est considéré comme un trait distinctivement humain (voir le chapitre 2). Dart interprète donc la position avancée du trou occipital sur le crâne de Taung comme l'indice d'« une attitude remarquablement plus érigée que celle des anthropoïdes modernes »¹¹. Ce caractère associé à la station droite est aussi utilisé pour inférer des caractéristiques anthropologiques telles que l'habileté manuelle et l'intelligence, dont Dart suppose qu'elles sont nécessairement présentes chez le singe-homme si celui-ci se tient debout sur ses deux pieds : la posture érigée est interprétée comme l'indice d'une division du travail entre les membres inférieurs et supérieurs déjà amorcée chez l'australopithèque, dont les mains sont les « instruments de l'intelligence croissante dans l'exécution de mouvements plus élaborés, plus résolus et habiles »¹². L'inférence est spéculative, puisqu'aucun os de la main n'est associé au crâne de Taung. Certains traits « humanoïdes » plutôt qu'« anthropoïdes » du crâne sont également mis en avant (comme sa forme arrondie, le déplacement vers l'arrière du *sulcus lunatus*, ainsi que

6. Les cercopithécidés sont une famille de primates africains

7. Dart (1925), p. 195

8. *Ibid.*, p. 198

9. *Ibid.*, p. 197

10. *Ibid.*, p. 196

11. *Ibid.*, p. 197 : « an attitude appreciably more erect than that of modern anthropoids »

12. *Ibid.*, p. 197

l'expansion de la région pariétale) et interprétés comme l'indice d'un « fossé mental » avec les grands singes¹³. Dart estime en effet que le cerveau d'*Australopithecus africanus* était l'« instrument d'une plus grande intelligence que celui des anthropoïdes actuels »¹⁴, allant jusqu'à affirmer que cet australopithèque a d'ores et déjà « posé les fondations d'un savoir discriminant sur l'apparence, le toucher, le son des choses qui était un jalon nécessaire dans l'acquisition du langage articulé »¹⁵.

L'australopithèque n'est donc plus tout à fait un singe, puisqu'il possède la station droite, sans être encore un humain, en raison de son petit cerveau : il représente une « souche ultra-simienne et pré-humaine »¹⁶, dans laquelle s'incarnerait l'authentique lien manquant. Dart prend en effet soin de discréditer le statut intermédiaire de *Pithecanthropus erectus* : cet homme-singe ne serait qu'« une caricature d'un échec hominidé précoce »¹⁷. Au contraire, *Australopithecus africanus* représenterait en tant que singe-homme « une créature bien avancée au-delà des anthropoïdes modernes précisément dans les caractères de la face et du cerveau qu'on peut anticiper dans un lien éteint entre l'humain et son ancêtre simien »¹⁸. Comme Dubois, Dart consacre ce statut de singe-homme en créant une catégorie taxinomique intermédiaire, celle des *Homo-Simiadae*, pour ranger ces vestiges fossiles qui n'appartiennent ni aux *Pongidae* (en raison de ses caractères « humanoïdes » tels que la position avancée du trou occipital), ni aux *Hominidae* (en raison de la petite taille du crâne)¹⁹.

L'interprétation exposée par Dart dans la description de 1925, consistant à faire d'*Australopithecus africanus* un singe-homme ancestral, a été largement contestée. Cette interprétation a certes reçu le soutien inconditionnel du paléontologue sud-africain Robert Broom, considérant qu'« *Australopithecus* forme un lien de connexion assez satisfaisant entre les grands singes anthropoïdes en-dessous et les types variés humains et sub-humains au-dessus »²⁰. Toutefois, dans la revue *Nature* où l'article de Dart a été publié, les anatomistes les plus prestigieux de l'époque s'accordent à considérer *Australopithecus* comme un grand singe fossile n'appartenant pas à la lignée humaine : ainsi, Woodward²¹ et Keith²² voient dans le crâne de Taung celui d'un jeune chimpanzé ou d'un jeune gorille. On rappellera que selon le modèle d'évolution de la bipédie humaine proposé par Keith (voir le chapitre 3), la posture droite n'est pas un critère distinctif de l'humain, à la différence de la marche bipède plantigrade : l'argument de la position du trou occipital, mis en avant par Dart, ne saurait donc constituer pour lui un critère discriminant. Or, il faut également souligner que ces deux auteurs sont impliqués dans la consécration de l'homme de Piltdown comme ancêtre de l'humanité actuelle : Woodward a pris part à la description de l'espèce *Eoanthropus dawsoni* (l'homme de Piltdown) en 1913, tandis que Keith a été l'un des principaux promoteurs de cette figure de « l'homme originel »²³. Dès lors, faut-il considérer que

13. *Ibid.*, p. 198

14. *Ibid.*, p. 197

15. *Ibid.*, p. 198

16. *Ibid.*, p. 198 : « ultra-simian and pre-human stock »

17. *Ibid.*, p. 198

18. *Ibid.*, p. 198

19. *Ibid.*, p. 198

20. Broom, R. (1925), « On the newly discovered South African man-ape », *Natural History* 25 (4), pp. 409-418, p. 417 : « *Australopithecus* forms a most satisfying connecting link between the anthropoid apes below and the various human and sub-human types above »

21. Woodward A.S. (1925), « The fossil anthropoid ape from Taungs », *Nature*, 115, pp. 235-236

22. Keith, A. (1925), « The Taungs skull », *Nature*, 116, p. 11.

23. Keith, A. (1915), *Antiquity of Man*, Londres, Williams and Norgate. Keith est considéré comme l'un des

le cadre théorique qui a fait de l'homme de Piltdown le lien manquant entre le singe et l'humain est incompatible avec la reconnaissance du statut ancestral d'*Australopithecus africanus* ?

Le cadre théorique qui a permis de reconnaître dans l'assemblage d'un crâne d'*Homo sapiens* et d'une mandibule d'orang-outan l'incarnation du lien manquant se signale comme un cadre théorique cérébraliste. Il convient toutefois de distinguer la définition cérébraliste de l'humain et la conception cérébraliste de l'évolution humaine. En effet, la définition cérébraliste de l'humain n'est pas incompatible avec l'intégration d'*Australopithecus africanus* dans la lignée humaine : nous avons vu que l'interprétation proposée par Dart mobilisait cette définition cérébraliste de l'humain en faisant de l'australopithèque un singe-homme. Au contraire, la conception cérébraliste de l'évolution humaine, qui consiste à considérer que l'accroissement du volume cérébral est moteur dans l'évolution humaine et commande l'évolution de la bipédie, est incompatible avec l'inclusion d'*Australopithecus africanus*, bipède à petit cerveau, dans la lignée humaine.

Le cadre théorique qui a conduit à faire de l'homme de Piltdown l'incarnation du lien manquant se signale aussi par son européocentrisme, en situant en Angleterre l'origine de la lignée humaine. Ce mythe de l'homme originel à gros cerveau fait de l'Europe le berceau de l'humanité, en conduisant à écarter l'hypothèse d'une origine asiatique de la lignée humaine, confortée par la découverte des vestiges fossiles attribués à *Pithecanthropus erectus* en Indonésie. L'hypothèse d'une origine asiatique de la lignée humaine est toutefois renforcée par les découvertes fossiles qui ont lieu en Chine à partir de 1921, donnant lieu à la description de l'espèce *Sinanthropus pekinensis* (ces deux formes sont regroupées à partir de 1944 dans l'espèce *Homo erectus*). L'hypothèse de l'origine africaine de la lignée humaine, défendue par Dart dans la description d'*Australopithecus africanus*, est donc massivement rejetée, non pas seulement en fonction du registre fossile disponible à cette époque, mais aussi en raison de préjugés racistes. Pourtant, des vestiges crâniens et postcrâniens ont certes été mis en jour en 1921 en Rhodésie du Nord (actuelle Zambie) et attribués par Woodward à l'espèce *Homo rhodesiensis*²⁴ : on admet que des espèces archaïques du genre *Homo* puissent avoir existé en Afrique, mais pas que ce continent abrite l'origine de la lignée humaine.

Une autre source d'incompatibilité entre le cadre théorique post-Piltdown et le statut de lien manquant conféré à *Australopithecus africanus* par son découvreur se rapporte à l'hypothèse selon laquelle toutes les parties du corps se sont développées de manière harmonieuse au cours de l'évolution humaine. Cette hypothèse se trouve illustrée par la manière dont est décrit « l'homme de Rhodésie » dont nous venons de mentionner la découverte : en 1928, l'espèce *Homo rhodesiensis* est rebaptisée par Pycraft *Cyphanthropus rhodesiensis*²⁵. Le nom de genre, formé sur le grec *kuphōsis*, la courbure, souligne l'imperfection de la station droite conférée à cette espèce fossile, de la même manière que Boule décrivait les néandertaliens comme des bipèdes incapables de se tenir parfaitement droit. Alors même que les os postcrâniens attribués à *Homo rhodesiensis* sont très similaires à ceux d'*Homo sapiens*, les caractères « simiens » reconnus aux vestiges crâniens

responsables potentiels de la fraude de Piltdown. Sur ce débat, voir Spencer, F. (1990). *Piltdown : a scientific forgery*. Oxford University Press, ainsi que Tobias, P. V., Bowler, P. J., Chamberlain, A. T. *et al.* (1992), « Piltdown : An Appraisal of the Case against Sir Arthur Keith [and Comments and Reply] », *Current anthropology*, 33 (3), pp. 243-293.

24. Woodward, A. S. (1921) « A New Cave Man from Rhodesia, South Africa », *Nature*, 108, pp. 371-372

25. Pycraft, W. P., Smith C.E. (1928), *Rhodesian man and associated remains*, Londres, British Museum of Natural History, pp. 1-51

ont conduit à considérer que la morphologie postcrânienne de cette espèce était nécessairement différente de la morphologie humaine actuelle. L'hypothèse selon laquelle le squelette crânien et le squelette postcrânien évoluent au même rythme est donc incompatible avec la description d'*Australopithecus africanus*, qui suppose la coexistence de la station droite et d'un petit cerveau.

Toutefois, le cadre théorique sous-jacent à l'homme de Pilt-down ne constitue pas le seul motif du rejet d'*Australopithecus africanus* hors de la lignée humaine. Les vestiges fossiles à partir desquels l'espèce a été décrite présentent également des aspects problématiques. Leur statut juvénile pose notamment problème. En effet, à partir de la morphologie des dents présentes sur la mandibule, Dart a établi que ces restes fossiles étaient ceux d'un individu juvénile, qui sera ensuite familièrement désigné comme l'enfant de Taung. Or, on estime que les traits spécifiques ne peuvent être identifiés qu'après la puberté : les caractères « humanoïdes » avancés par Dart sont susceptibles de n'être que des traits juvéniles estompés chez l'adulte, si bien que l'enfant de Taung, une fois sa croissance achevée, ressemblerait au gorille ou au chimpanzé²⁶.

Ainsi, parmi les quatre arguments exposés pour expliquer les motivations théoriques du rejet d'*Australopithecus africanus*, trois sont en rapport avec la problématique de l'homme de Pilt-down. On répondra donc que la découverte d'un australopithèque sud-africain bipède à petit cerveau n'est pas conforme aux attentes théoriques des paléanthropologues en 1925. Mais s'agit-il pour autant d'une découverte prématurée ? L'usage de ce concept est problématique en paléanthropologie, principalement pour deux raisons. D'une part, la contestation de l'interprétation des vestiges fossiles proposée par leur découvreur ne constitue pas une exception permettant de signaler la prématurité d'une découverte : cette contestation est la règle en paléanthropologie, où la structure polémique du débat est aussi la garante d'un cadre interprétatif pluraliste. L'anomalie, dans le cas d'*Australopithecus africanus*, réside plutôt dans l'indifférence relative dans laquelle cette espèce, considérée comme une espèce de grand singe fossile, tombe dans les années suivant sa description. D'autre part, le concept de découverte prématurée est problématique, car il suppose que les fossiles viennent s'insérer dans un cadre théorique prédéterminé, voire intangible. Or, si les découvertes fossiles sont interprétées en fonction de présupposés théoriques, elles contribuent aussi à modifier le cadre théorique. Si le cadre théorique n'est plus le même en 1925 et en 1950, c'est précisément en grande partie à cause des découvertes fossiles qui se sont succédées entre ces deux dates et dont nous allons exposer l'importance concernant le critère postural et locomoteur. La notion de « découverte prématurée » semble donc exposer l'histoire de la paléanthropologie au « virus du précurseur »²⁷, contre lequel s'est élevé Canguilhem, soulignant que « s'il existait des précurseurs, l'histoire des sciences perdrait tout sens, puisque la science elle-même n'aurait de dimension historique qu'en apparence »²⁸. Le raisonnement de Canguilhem semble pleinement s'appliquer à la paléanthropologie, où la dimension historique de la découverte fossile rend problématique la notion de découverte prématurée, comme celle de précurseur, qui lui est associée.

26. Duckworth, W. L. H. (1925), « The fossil anthropoid ape from Taungs », *Nature*, 115, pp. 234-236.

27. Canguilhem G. (1968), *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences*, « Introduction : l'objet de l'histoire des sciences », Paris, Vrin, 7e édition augmentée, 2002, p. 20

28. *Ibid.* p. 21

4.1.2 La réhabilitation du critère postural et locomoteur

Dans les années 1930 et 1940, de nombreux vestiges postcrâniens attribués aux australopithèques sont mis au jour en Afrique du Sud sous l'égide du paléontologue Robert Broom, l'un des premiers à soutenir l'interprétation de Dart. Ces vestiges postcrâniens jouent un rôle déterminant dans la reconnaissance des australopithèques sud-africains comme possibles ancêtres humains, à partir du critère de la bipédie. Un premier ensemble de vestiges postcrâniens est mis au jour par Broom dans les années 1930 : en 1936, un fragment de fémur et un os capitatum (os du carpe), attribués à *Plesianthropus transvaalensis* (aujourd'hui attribué à *Australopithecus africanus*); en 1938, un fragment d'humérus, d'ulna, un métacarpien et des phalanges de main, quelques orteils et un os de la cheville (talus), attribués à *Paranthropus robustus*. Ces fossiles sont évoqués dans une synthèse que Broom et Schepers publient en 1946 sur « les hommes-singes fossiles sud-africains »²⁹. Toutefois, la description des spécimens postcrâniens y est expédiée relativement rapidement. La ressemblance entre la morphologie postcrânienne des australopithèques et celle des humains actuels est mise en avant, à travers la médiation d'un substitut : le fémur et le pied d'une femme Bushman sont utilisés comme point de comparaison pour le fémur de *Plesianthropus transvaalensis* ou le pied de *Paranthropus*, jugés identiques par leur taille. Ces traits « humains » sont donc interprétés comme des traits « bipèdes » : Broom conclut que le fémur de Sterkfontein est « celui d'un animal qui marchait, comme le fait l'homme, entièrement ou presque entièrement sur ses pieds de derrière »³⁰.

Toutefois, l'incomplétude de la ressemblance entre australopithèques et humains est systématiquement soulignée, à travers la formule « presque humain, mais pas complètement humain », qui vient qualifier de manière récurrente les vestiges postcrâniens sud-africains, comme le fémur de *Plesianthropus transvaalensis* ou l'humérus de *Paranthropus robustus*, dont la structure est jugée « presque humaine, mais pas complètement humaine »³¹. En 1943, une note préliminaire sur la découverte d'un os de la cheville de *Paranthropus robustus* traduit cette recherche des dissemblances susceptibles de nuancer la ressemblance à l'humain. Jusqu'alors, remarque en effet Broom, tous les spécimens postcrâniens connus pour cette espèce « sont si proches de l'humain que s'ils avaient été trouvés isolément, des anatomistes auraient probablement maintenu qu'ils étaient humains »³². Or, s'agissant de ce talus droit, si l'os correspond à celui d'une femme Bushman par sa taille, « dans sa structure l'os diffère considérablement » : la surface articulaire pour l'os naviculaire du pied est plus large ; la surface articulaire pour le tibia et la fibula est plus étroite³³. Broom ne tire toutefois aucune conséquence fonctionnelle de ces différences morphologiques.

La ressemblance postcrânienne entre australopithèques et humains expose Broom au même problème que Dubois : si les os sud-africains sont indiscernables d'os humains, on peut lui objecter qu'ils appartiennent réellement à des humains. Broom, à chaque fois qu'il souligne la grande ressemblance entre un spécimen australopithèque et un spécimen humain, ne manque pas de

29. Broom, R., Schepers, G. W. H. (1946). *The South African fossil ape-men : the Australopithecinae*, Transvaal Museum Memoir, 2, pp. 1-272

30. *Ibid.*, p. 73

31. *Ibid.*, p. 115 : « the humerus is in structure nearly human, but not quite human »

32. Broom, R. (1943), « An ankle-bone of the ape-man, *Paranthropus robustus* », *Nature*, 152, pp. 689-690, p. 689

33. *Ibid.*, p. 690

mentionner qu'il se trouvera des anatomistes pour les considérer comme humains. Le fragment de fémur de Sterkfontein « est si remarquablement similaire à celui de l'homme que certains seront sans doute de l'opinion qu'il est probablement humain »³⁴ ; les vestiges postcrâniens de Kromdraai « sont presque des os humains », ce qui conduira inévitablement certains anatomistes à « les considérer comme des os réellement humains », affirme Broom³⁵. En réalité, aucun anatomiste n'a jamais proposé une telle interprétation des fossiles d'australopithèques sud-africains : les détracteurs de Broom considéreront ces fossiles non pas comme « réellement humains », mais comme ceux d'un grand singe. Seul Alsberg, l'anthropologue tuteur de l'anthropologie philosophique, fera valoir auprès de Broom cette interprétation audacieuse (voir 4.3.1.). De plus, nous verrons que le problème posé par l'interprétation de la ressemblance ne se pose pas du tout de la même manière pour Broom et pour Dubois : le premier est avant tout intéressé par l'unicité morphologique de chaque fossile, tandis que le second est essentiellement intéressé par le statut phylogénétique intermédiaire du Pithécantrope.

Dans les années 1940, une deuxième vague de découvertes concerne surtout le pelvis : Broom et son assistant J.T. Robinson trouvent un pelvis partiel de *Plesianthropus transvaalensis* à Sterkfontein en 1947 (accompagné d'un fémur, d'un tibia, de côtes et de vertèbres³⁶). En 1948, un os coxal partiel (SK 50) est découvert à Swartkrans et attribué à *Paranthropus crassidens*, tandis qu'un ilium et un ischium juvéniles (MLD 7 et MLD 8) sont mis au jour à Makapansgat et attribués à *Australopithecus prometheus*³⁷. Avec ces découvertes fossiles, l'intérêt se déplace des extrémités des membres locomoteurs vers le centre du squelette postcrânien : le pelvis succède au pied comme la partie du corps la plus informative sur l'histoire évolutive de la lignée humaine et donc de la bipédie. On rappellera que dans la morphologie transcendantale, chez Oken et Owen notamment, le pelvis a été pensé comme l'analogue du crâne³⁸. Ici, la découverte de vestiges pelviens vient contrebalancer la conception cérébraliste qui avait conduit à écarter *Australopithecus africanus* de la lignée humaine. Le pelvis partiel de *Plesianthropus transvaalensis* mis au jour en 1947 constitue, de l'aveu de son découvreur, l'élément déclencheur de la reconnaissance des australopithèques sud-africains comme possibles ancêtres humains³⁹ : ce vestige fossile indique que « ceux que l'on a appelé les hommes-singes sont beaucoup plus humains qu'anthropoïdes »⁴⁰. Le pelvis est la partie centrale de l'anatomie postcrânienne, mais aussi celle qui est au centre de l'interprétation, parce qu'elle exprime le statut morphologique « presque-humain » de ces fossiles. Le pelvis de *Plesianthropus* est en effet jugé « pas du tout anthropoïde » ; « il est presque, mais pas complètement humain »⁴¹. Cette distribution des ressemblances et des dissemblances s'exprime dans le pelvis à travers l'ilium et l'ischium : l'ilium est « presque

34. Broom, Schepers (1946), p. 73

35. *Ibid.*, p. 113

36. Broom, R., Robinson, J. T. (1947), « Further remains of the Sterkfontein ape-man, *Plesianthropus* », *Nature*, 160, pp. 430-431.

37. Broom, R., Robinson, J. T. (1950), « Notes on the pelvis of the fossil ape-men, *American journal of physical anthropology*, 8(4), pp. 489-494 ; Broom, R., & Robinson, J. T. (1952). *Swartkrans ape-man, Paranthropus crassidens*, Transvaal Museum Memoir n°6, Pretoria, Transvaal Museum

38. Oken, L. (1807), *Ueber die Bedeutung der Schädelknochen. Ein Programm*, Jena, Göpferdt, pp. 1-18

39. Broom, R. (1950), *Finding the missing link*, Londres, Watts

40. Broom R., Robinson J.T., (1950), « Notes on the pelvis of the fossil ape-men », *op. cit.*, p. 499

41. Broom (1950), *op. cit.*, p. 71-72 « The pelvis has an ilium that is nearly human, and quite unlike that of the chimpanzee or the gorilla. [...] But the ischium is not human, and when we cleaned out the sacral articulation we discovered that even the ilium was not human. What we can now say is that the pelvis is not in the least anthropoid, and that it is nearly, but not quite, human »

typiquement humain », « formé exactement comme chez les Bushmen, et très dissemblable du pelvis de chacun des grands singes ou des singes », tandis que l'ischium « n'est pas tout à fait humain »⁴². Le pelvis de Swartkrans, que Broom et Robinson attribuent à « l'homme-singe » de type robuste *Paranthropus crassidens* (aujourd'hui *Paranthropus robustus*) présente également un ilium (fragmentaire et distordu) qui ressemble davantage à l'humain qu'aux grands singes, tandis que l'ischium, s'il ressemble à l'humain par la région de l'acétabulum et sa tubérosité sciatique, est toutefois plus étroit et plus court que chez l'humain ; sur ce point il diffère également de l'ischium de *Plesianthropus* et « ressemble davantage au type anthropoïde »⁴³.

En 1948, d'autres vestiges pelviens sont découverts à Makapansgat : l'ilium gauche (MLD7) et une partie de l'ischium droit (MLD8) d'un adolescent que Dart a attribué à l'espèce *Australopithecus prometheus* nommée en rapport avec l'usage supposé de feu⁴⁴. En 1949, le découvreur du crâne de Taung publie une étude sur les fragments de l'os innominé d'*Australopithecus prometheus* qui met en évidence des traits distinctivement humains⁴⁵, en s'appuyant sur l'analyse du pelvis humain publiée par Reynolds en 1931⁴⁶. Dart affirme ainsi que « les traits du pelvis que Reynolds reconnaissait comme spécialement humains sont dupliqués chez *A. prometheus* »⁴⁷. Un caractère distinctif du pelvis humain pointé par Reynolds retient particulièrement son attention : la tubérosité iliaque (tubercule de la crête iliaque), qui fait défaut chez les australopithèques, alors qu'elle est particulièrement développée sur les pelvis d'adolescent Bush et Bantu mobilisés par Dart⁴⁸. Cette tubérosité iliaque est un caractère très important dans l'approche mécanique de Reynolds : la tubérosité iliaque dessine une « ligne de force architecturale » s'étendant jusqu'à l'acébatulum (la cavité articulaire où l'ilium, l'ischium et le pubis se rejoignent)⁴⁹. En effet, Reynolds développe une approche mécaniste du pelvis humain : « chez l'homme, chaque os innominé a été transformé en une roue, avec l'acétabulum qui représente le centre ; les quatre bras pelviens ou lignes de force, les rayons ; tandis que la crête iliaque, la branche ischio-pubienne et les ligaments, qui comblent les trous peuvent être considérés comme la jante »⁵⁰. En s'appuyant sur les caractères morphologiques de l'ilium jugés « humains » d'*A. prometheus*⁵¹, Dart confère à ce pelvis fossile tous les « avantages mécaniques » associés au pelvis humain, comme la puissance de flexion « distinctivement humaine » des muscles adducteurs⁵² (liée au muscle sartorius, au muscle ilio-psoas et à la position avancée du pubis), ainsi que l'extension complète du fémur, autre caractère distinctivement humain lié au muscle grand-fessier et aux muscles ischio-jambiers⁵³.

42. Broom, R., Robinson, J.T. (1947), « Further remains of the Sterkfontein ape-man, *Plesianthropus* », *op. cit.* p. 431

43. Broom, Robinson (1950), *op. cit.*, p. 413

44. Dart, R. A. (1957). *The osteodontokeratic culture of Australopithecus prometheus*, Transvaal Museum Memoire, 10, pp. 1-105

45. Dart, R. A. (1949), « Innominate fragments of *Australopithecus prometheus* », *American journal of physical anthropology*, 7(3), pp. 301-334.

46. Reynolds, E. (1931), « The evolution of the human pelvis in relation to the mechanics of the erect posture », Peabody Museum American Archeology and Ethnology, 10, pp. 255-334

47. Dart (1949), p. 332

48. Dart (1949), « Innominate fragments of *Australopithecus prometheus* », *op. cit.*, p. 312

49. Reynolds (1931), *op. cit.*, p. 311

50. *Ibid.*, p. 316

51. Ces caractères sont les suivants : l'augmentation de la longueur dorso-ventrale avec la rotation vers l'arrière de l'aile iliaque, la présence d'une grande échancrure sciatique ainsi qu'un sacrum orienté de la même manière par rapport au pelvis et à la colonne vertébrale que chez l'humain. Voir Dart (1949), p. 314

52. Reynolds (1931), *op. cit.*, p. 318

53. *Ibid.* p. 318

Tous ces « ajustements musculaires posturaux distinctivement humains » sont réalisés chez *A. prometheus*, conclut Dart⁵⁴.

Quel sens revêt le terme « humain » dans ces descriptions ? Désigne-t-il seulement un rapport de ressemblance morphologique ? Par exemple, lorsqu'il compare les pelvis de *Plesianthropus transvaalensis* et d'*A. prometheus*, Broom affirme que le premier « peut être dit humain à 85% », tandis que le second est jugé « humain à 95% »⁵⁵. Le pelvis décrit par Dart est jugé plus humain, car l'ilium est jugé « parfait et humain dans sa structure »⁵⁶. Aucune précision ne permet d'établir si ces termes ont un sens purement morphologique, désignant un degré de ressemblance, ou s'ils ont un sens phylogénétique, désignant un degré d'appartenance. Cette hésitation entre le point de vue morphologique et le point de vue phylogénétique ne peut être levée que si l'on prend en considération la position philosophique explicitée par Broom. Son approche est en effet essentiellement morphologique : la délimitation des frontières de l'humanité, le tracé exact de l'arbre phylogénétique humain sont pour lui des questions secondaires, car nécessairement spéculatives. Broom considère en effet que « l'endroit où nous traçons la ligne est immatériel, autant que notre conception des australopithèques comme sub-humains ou comme humains. Ce qui apparaît certain est que ce groupe, s'il n'était pas tout à fait digne d'être appelé des humains, était presque des humains, et était certainement étroitement allié à l'humanité, et pas du tout apparenté aux anthropoïdes actuels »⁵⁷. Le recours récurrent à la notion de « presque humain » est ici conforté dans un sens essentiellement morphologique, consacré par la fidélité à la catégorie des « hommes-singes »⁵⁸ : il s'agit d'une catégorie descriptive plutôt que taxinomique.

Pour les découvreurs des australopithèques sud-africains, le statut phylogénétique des spécimens fossiles est secondaire par rapport à leur qualification morphologique. L'usage de la ressemblance morphologique reçoit donc ici un sens différent de celui qu'il recevait dans la description de *Pithecanthropus erectus* : si Dubois mettait lui aussi en avant les limites de la ressemblance entre le fémur du pithécantrophe et un fémur humain actuel, c'était principalement afin d'en démontrer le statut transitionnel. Au contraire, Broom est fondamentalement désintéressé par la position phylogénétique exacte de ses fossiles : son attachement aux dissemblances morphologiques entre hominins et humains répond chez lui à une tout autre motivation. Son approche différentialiste est en effet déterminée par le prix qu'il accorde à l'unicité morphologique de chaque « type » de fossile, exposée dans des monographies qui ne se soucient guère des implications fonctionnelles et phylogénétiques de ces différences morphologiques. Seule la grande synthèse publiée en 1972 par son assistant Robinson, *Early hominid posture and locomotion*, produira une description comparative de la morphologie postcrânienne des australopithèques. Par contraste avec la situation ultérieure, Broom n'accorde aucune signification fonctionnelle à l'unicité morphologique

54. Dart (1949), p. 315

55. Broom (1950), *Finding the missing link*, op. cit., p. 75 : « the *Plesianthropus* pelvis may be said to be 85% human : the Makapan pelvis to 95% human »

56. *Ibid.*, p. 75 : « the ilium is perfect and human in structure » ;

57. Broom, Schepers (1946), *The South African fossil ape-men : the Australopithecinae*, op. cit., p. 142 : « it seems immaterial where we draw the line, and whether we regard the Australopithecines as sub-human or human. What appears certain is that the group, if not quite worthy of being called men, were nearly men, and were certainly closely allied to mankind, and not at all related to the living anthropoids »

58. Comme l'indique l'intitulé des monographies qu'il consacre à ces différentes espèces fossiles : Broom (1946) « The South African fossil ape-men, the *Australopithecinae* », Transvaal Museum memoirs, n°2, Pretoria ; Broom (1950) « Sterkfontein ape-man, *Plesianthropus* », Transvaal Museum memoirs, n°4, Pretoria ; Broom (1952) « Swartkrans ape-man, *Paranthropus crassidens* », Transvaal Museum memoirs, n°6, Pretoria

qu'il prête à chaque type d'homininé fossile. Par exemple, la nouvelle espèce d' « homme-singe » qui reçoit la dénomination de *Paranthropus robustus*⁵⁹ reçoit la même description que les autres espèces d'australopithèques : puisqu'il possède des traits « presque humains », le paranthrope est également décrit comme bipède et utilisateur d'outils⁶⁰. Nous verrons que la distinction morphologique mais aussi fonctionnelle entre les bipédies des formes robuste et gracile d'australopithèque sera au contraire thématifiée par Napier en 1963⁶¹ puis par Robinson⁶².

Pas moins de « cinq types différents d'hommes-singes », tous bipèdes, sont distingués par Broom⁶³ : *Australopithecus africanus* (Dart, 1925), *Plesianthropus transvaalensis* (Broom, 1936), *Australopithecus prometheus* (Dart, 1947), *Paranthropus robustus* (Broom, 1938) et *Paranthropus crassidens* (Broom, 1949). Ces différentes espèces sont en outre réparties en trois sous-familles : *Australopithecinae*, *Paranthropinae*, *Archanthropinae* (cette dernière catégorie rassemblant les spécimens de Makapansgat, qui sont jugés les plus semblables à l'humain)⁶⁴. A ces cinq types d'hommes-singes s'ajoute une nouvelle espèce, décrite après la découverte en 1949 d'une mandibule dans le même dépôt que *Paranthropus crassidens* : celle-ci est attribuée par Broom et Robinson à *Telanthropus capensis*, présenté comme un « intermédiaire entre l'un des hommes-singes et le vrai homme »⁶⁵. On assiste donc à une multiplication de formes littéralement uniques en leur genre, puisque Broom assigne chaque « type » morphologique fossile, sinon à un genre nouveau, du moins à une espèce nouvelle. Cette multiplication des noms de genre et d'espèces apparaît comme l'une des pathologies caractéristiques de la paléoanthropologie dans les années 1930 et 1940, face à laquelle le néo-darwinisme opère dans les années 1950 une réduction drastique. Depuis, *Plesianthropus transvaalensis* et *Australopithecus prometheus* ont été regroupés dans l'espèce *Australopithecus africanus* ; *Paranthropus crassidens* a été intégré à *Paranthropus robustus* ; quant à *Telanthropus capensis*, il a été attribué à *Homo erectus*. Ce nominalisme taxinomique, soucieux de consacrer dans une entité taxinomique distincte l'individualité de chaque morphotype, est emblématique de l'approche typologique privilégiée dans la morphologie purement descriptive caractéristique de cette époque. Or, ces travers méthodologiques, loin d'être appelés à disparaître dans le progrès de la paléoanthropologie, hantent toujours cette discipline. En effet, la volonté de consacrer sur le plan taxinomique l'unicité morphologique de chaque découverte fossile est aussi une caractéristique de l'époque actuelle.

59. Broom (1943), « An ankle-bone of the ape-man, *Paranthropus robustus* », *op. cit.*

60. Broom, Schepers (1946), *op. cit.*, p. 118

61. Napier, J. R. (1964), « The evolution of bipedal walking in the hominids », *Archives de Biologie de Liège*, 75, p. 673-708

62. Robinson, J. T. (1972). *Early hominid posture and locomotion*, Chicago, University of Chicago Press

63. Broom, R. (1950), « The genera and species of the South African fossil ape-men », *American journal of physical anthropology*, 8(1), p. 1-14.

64. Broom (1950), *Ibid.*

65. Broom, R., Robinson, J. T. (1949), « A new type of fossil man », *Nature*, 164, p. 322-323.

4.2 Pithécophobes et pithécophiles

4.2.1 L'argument du parallélisme

Qu'est-ce qu'un « pithécophobe » ? Ce néologisme forgé par Gregory en 1949⁶⁶ désigne les anthropologues viscéralement opposés à la représentation du dernier ancêtre commun comme grand singe. Par voie de conséquence, les pithécophobes refusent de reconnaître l'appartenance des australopithèques sud-africains à la lignée humaine, en raison des caractères morphologiques par lesquels ils se rapprochent des grands singes actuels. Toute la difficulté, pour les pithécophobes, sera donc de rendre compte des caractères morphologiques associés à la bipédie, par lesquels les australopithèques sud-africains se rapprochent des humains actuels. A ces pithécophobes d'obédience anti-darwinienne s'opposent les « pithécophiles » : cette deuxième catégorie définie par Gregory et dans laquelle il se range lui-même rassemble les anthropologues qui considèrent les grands singes comme nos plus proches parents et reconnaissent dans les australopithèques les premiers représentants de notre lignée. En effet, Gregory a défini en 1938 la sous-famille des australopithèques, qu'il inscrit dans la famille taxinomique humaine⁶⁷. Dans le deuxième quart du XXe siècle, le courant des pithécophobes est largement majoritaire en paléanthropologie. Il mobilise un arsenal théorique visant à contester la signification phylogénétique de la bipédie dont les fondements sont irréductibles aux retombées conceptuelles du débat sur l'homme de Piltdown : cet arsenal théorique, qui repose sur les concepts d'évolution parallèle, d'irréversibilité et d'orthogénèse, plonge ses racines dans l'histoire de la paléanthropologie autant que dans l'histoire de la biologie de l'évolution.

Le premier concept mis en jeu dans l'exclusion des australopithèques est celui d'évolution parallèle ou parallélisme. Ce concept désigne le développement de similarités fonctionnelles ou adaptatives dans différentes lignées d'évolution, qui constituent des homoplasies. L'hypothèse d'une évolution parallèle entre la lignée humaine et la lignée des grands singes est le principal argument mobilisé pour réfuter la signification phylogénétique de la bipédie des australopithèques : les ressemblances entre la morphologie postcrânienne des australopithèques et celle des humains sont interprétées comme des similarités fonctionnelles qui ne sont pas l'indice d'une étroite proximité phylogénétique, mais résultent de l'évolution parallèle de ces deux lignées. Le concept de parallélisme occupe une place prépondérante dans la conception de l'évolution humaine exposée par l'anatomiste britannique W. Le Gros Clark⁶⁸. Trois arguments sont mis en avant pour justifier le statut de grand singe fossile qu'il accorde alors aux australopithèques. Premièrement, il accorde la priorité aux caractères ancestraux, c'est-à-dire non-adaptatifs, par rapport aux caractères adaptatifs et fonctionnels. En effet, les caractères non-adaptatifs, indépendants des exigences fonctionnelles liées à l'environnement, sont considérés comme l'indice d'authentiques affinités phylogénétiques. Au contraire, les caractères adaptatifs liés à la bipédie sont considérés comme fondamentalement ambigus, puisqu'ils sont susceptibles de se développer dans des lignées qui ne sont pas directement apparentées, en réponse à une demande fonctionnelle résultant de conditions envi-

66. Gregory, W. K. (1949), « The bearing of the *Australopithecinae* upon the problem of man's place in nature », *American journal of physical anthropology*, 7(4), 485-512.

67. Gregory, W. K., Hellman, M. (1938), « Evidence of the Australopithecine Man-Apes on the Origin of Man », *Science*, 88, p. 615- 616

68. Le Gros Clark, W. E. (1934), *Early Forerunners of Man*, Baltimore, William Wood.

ronnementales identiques. Or, les ressemblances entre les australopithèques et les humains sont principalement fonctionnelles, puisqu'elles concernent principalement les adaptations posturales et locomotrices : leur signification phylogénétique est donc jugée incertaine. Ces adaptations communes à la bipédie sont donc considérées comme des homoplasies, bien que ce terme ne soit pas employé par Le Gros Clark, qui privilégie la notion de parallélisme. Deuxièmement, le concept d'évolution parallèle est utilisé dans une perspective explicitement anti-darwinienne. Bien que la supériorité des caractères non-adaptatifs sur les caractères adaptatifs dans les reconstructions phylogénétiques soit un argument mobilisé par Darwin lui-même, Le Gros Clark affirme que la réticence à admettre le parallélisme comme un phénomène commun dans l'évolution des primates est tributaire de la conception de l'évolution comme processus aléatoire supposant une succession de variations soumises à la sélection naturelle. Troisièmement, Le Gros Clark considère que dans l'évaluation des relations phylogénétiques, les différences anatomiques ont une signification supérieure à celle des ressemblances anatomiques : les différences anatomiques constituent une « preuve négative », c'est-à-dire qu'elles font la preuve de l'absence d'affinité génétique, tandis que la « preuve positive » par les ressemblances anatomiques est fondamentalement ambiguë, puisque ces similarités peuvent être reconduites à un phénomène d'évolution parallèle.

Dans cette séquence de l'histoire de la paléanthropologie, le concept d'évolution parallèle est massivement utilisé non pas seulement pour qualifier l'évolution de la lignée humaine et de celle des grands singes, mais aussi pour qualifier l'évolution des différentes branches humaines. L'arbre phylogénétique humain, comme celui que propose Keith en 1931⁶⁹, se caractérise alors par de nombreuses branches parallèles représentant les différents « types » humains. Cette approche paralléliste de l'évolution humaine a d'abord été mobilisée pour exclure les néandertaliens de la ligne d'ascendance directe d'*Homo sapiens*, en donnant lieu à la théorie « pré-sapiens », qui consiste à placer tous les hominidés fossiles sur des branches latérales de l'arbre phylogénétique humain. Cette conception paralléliste de l'évolution humaine a deux conséquences majeures. Premièrement, cette approche conduit à multiplier les branches de l'arbre phylogénétique humain, donnant ainsi lieu à des schèmes buissonnants d'évolution⁷⁰. Deuxièmement, cette approche implique que la reconstruction phylogénétique tourne à vide : conformément au « paradigme de l'homme fantôme » exposé par Hammond, tous les ancêtres humains potentiellement représentés par les espèces fossiles alors connues sont perçus comme le produit d'une évolution parallèle et rejetés sur des branches latérales de l'arbre phylogénétique humain⁷¹. L'espèce *Homo sapiens* reçoit ainsi pour ancêtre un « homme fantôme », auquel ne correspond aucune espèce fossile. Le concept d'évolution parallèle fait donc obstacle à la reconstruction phylogénétique et se trouvera pour cette raison rejeté dans le cadre néo-darwinien (voir le chapitre 5). Pourtant, nous verrons que ce concept, qui conduit à considérer les adaptations posturales et locomotrices reflétées par les spécimens fossiles comme de possibles homoplasies, a été redécouvert dans les débats récents sur l'évolution de la bipédie (chapitre 7).

69. Keith (1931), *New discoveries relating to the antiquity of man*, London, Williams & Norgate

70. Delisle, R. (2000), « Construire l'arbre phylétique de l'Homme : fossiles, théories et cadres interprétatifs », *L'Anthropologie*, 104(4), p. 489-521, p. 492

71. Voir Hammond M. (1988), « The Shadow Man Paradigm in Paleoanthropology, 1911-1945 », in Stocking, G.W. (dir.), *Bones, bodies, behavior : Essays in Biological Anthropology*, University of Wisconsin Press, Madison, pp 117-137, p. 124

4.2.2 L'argument de l'irréversibilité

Le deuxième concept utilisé par les « pithécophobes » pour exclure les australopithèques de la lignée humaine est celui de l'irréversibilité de l'évolution. L'argument consiste à affirmer que si l'ancêtre de la lignée humaine ressemblait à un grand singe arboricole, cet ancêtre aurait nécessairement acquis une structure anatomique spécialisée dans un mode de vie arboricole : il n'aurait donc jamais pu donner naissance à la structure anatomique humaine, adaptée à la bipédie terrestre. L'argument consiste donc à pointer la contradiction entre l'hypothèse darwinienne, selon laquelle la bipédie humaine a évolué à partir d'un primate de type grand singe arboricole, et la loi d'irréversibilité de l'évolution, qui a été énoncée par le paléontologue Louis Dollo en 1897. Cet usage anti-darwinien de la loi d'irréversibilité de l'évolution en paléanthropologie est toutefois fort éloigné du sens que lui a initialement conféré son inventeur, dont la théorie n'est connue qu'à travers le résumé de la conférence sur les « lois de l'évolution » qu'il donne en 1893 à la Société de géologie belge⁷². Dollo s'y présente en défenseur de « la brillante conception de l'immortel Charles Darwin », en réaffirmant que la sélection naturelle est loi fondamentale de l'évolution. Son questionnement porte sur la continuité (ou la discontinuité), la réversibilité (ou l'irréversibilité) et le caractère limité (ou indéfini) de l'évolution, dont il entend démontrer qu'elle est « discontinue, irréversible, limitée »⁷³. La notion d'irréversibilité de l'évolution signifie qu'il n'y a pas de retour en arrière possible dans l'évolution : « un organisme ne peut pas, même partiellement, retourner à un état antérieur déjà réalisé dans sa série ancestrale ». Or, la loi d'irréversibilité énoncée par Dollo concerne uniquement l'évolution des structures anatomiques : les adaptations fonctionnelles sont au contraire considérées comme éminemment réversibles. « Des réversions fonctionnelles ou physiologiques se produisent ; des réversions structurelles ou morphologiques ne se produisent pas », déclare-t-il en 1903 (dans un article sur l'évolution des tortues)⁷⁴.

Cette distinction entre l'irréversibilité de la structure et la réversibilité de la fonction est fondamentale dans la juste compréhension de la loi d'irréversibilité. Dans l'article qu'il consacre à la loi de Dollo et à ses lectures erronées⁷⁵, S.J. Gould insiste sur ce point : la loi d'irréversibilité signifie que les structures morphologiques complexes ne peuvent pas ré-évoluer et que les cas de réversions fonctionnelles ou liées à l'environnement, fréquents dans l'évolution, ne s'accompagnent d'aucun retour à un état antérieur de la structure morphologique. Le conflit entre l'approche structuraliste et l'approche fonctionnaliste du squelette locomoteur humain, dont nous avons exposé la genèse dans l'anatomie comparée du XIXe siècle (voir le chapitre 2) s'avère ici encore déterminant. Ce conflit reçoit chez Dollo la forme d'une distinction épistémologique entre deux branches de la paléontologie évolutionniste : la « paléontologie phylogénétique » étudie les caractères hérités afin d'établir une filiation entre les espèces fossiles, tandis que la « paléontologie éthologique » étudie les caractères adaptatifs afin d'étudier les convergences entre les espèces fossiles⁷⁶. Selon Gould, le concept d'irréversibilité développé par Dollo a comme principal objectif la reconnaissance des

72. Dollo, L. (1893), « The laws of evolution », *Bulletins de la Société Belge de Géologie et de Paléontologie*, 7, p. 164-166.

73. Dollo, L. (1893), *Ibid.* p. 165

74. Dollo, L. (1903), « Eochelone brabantica, tortue marine nouvelle du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique », *Bulletins de l'Académie royale de Belgique, Classe des Sciences*, p. 792-801

75. Gould, S. J. (1970), « Dollo on Dollo's law : irreversibility and the status of evolutionary laws », *Journal of the History of Biology*, 3(2), p. 189-212.

76. Dollo, L. (1909), « La paléontologie éthologique », *Bulletin de la Société belge de Géologie, de paléontologie et d'hydrologie*, 23, p. 377-421

convergences, qui constituent des obstacles à la reconstruction phylogénétique. Cette distinction épistémologique entre la structure et la fonction éclaire du reste l'intérêt porté par Gould au concept d'irréversibilité exposé par Dollo : parce qu'il implique qu'une même structure puisse desservir une pluralité de fonctions au cours de l'évolution, le concept d'irréversibilité peut donc être mis en rapport avec la notion d'exaptation.

L'usage anti-darwinien de la loi d'irréversibilité de l'évolution dans la paléanthropologie trouve son expression emblématique dans la théorie de l'évolution humaine développée par H.F. Osborn. À partir de 1927⁷⁷, ce paléontologue américain, formé par le néo-lamarckien Cope, oppose la « théorie de l'homme originel » (*dawn-man theory*), fondée sur *Eoanthropus dawsoni*, à l'« hypothèse de l'homme-singe » (« *ape-man hypothesis* »), représentée par *Australopithecus africanus*⁷⁸. Selon Osborn, « l'homme-singe » est un mythe⁷⁹, construit sur une erreur scientifique : en développant « l'hypothèse de l'homme-singe » selon laquelle la lignée humaine s'est développée à partir d'un grand singe arboricole, Lamarck et Darwin auraient supposé à tort la structure réversible au même titre que la fonction⁸⁰. Or, en vertu de la distinction entre l'irréversibilité de l'évolution de la structure anatomique et la réversibilité de l'évolution des fonctions, Osborn juge qu'il est impossible que la lignée humaine soit « passée par les adaptations arboricoles hautement spécialisées atteintes par les grands singes du Miocène »⁸¹. La représentation de l'ancêtre comme « homme-singe » doté d'un pied préhensile, dont Lamarck et Darwin font dériver la bipédie humaine, se trouve réduite par Osborn à une simple hypothèse de travail, qui pourrait s'avérer tout aussi fautive que l'hypothèse lamarckienne de la transmission des caractères acquis, réfutée par les travaux de Weisman à la fin du XIXe siècle. S'il reconnaît une communauté d'origine éloignée entre l'humain et les grands singes, le paléontologue américain considère que la lignée humaine est passée par un stade arboricole, sans jamais se spécialiser dans la brachiation comme l'ont fait les grands singes actuels. L'argument de l'irréversibilité de la structure anatomique aboutit donc à une opposition dualiste entre l'arboricolisme des grands singes et la bipédie humaine. Osborn distingue ainsi les « types amateur de plateau et amateur de forêt »⁸² : au type arboricole, décrit comme « conservateur », s'oppose le type bipède, décrit comme « alerte, progressif, tourné vers l'avenir »⁸³.

La notion d'irréversibilité, utilisée dans un sens anti-darwinien, est donc mobilisée pour exclure *Australopithecus africanus* de la lignée humaine, en raison des caractères crâniens et dentaires par lesquels cette espèce fossile se rapproche des grands singes. Pourtant, la loi d'irréversibilité est aussi utilisée en paléanthropologie dans un sens darwinien et selon une acception différente : elle revient alors à prendre en considération la dimension historique du processus d'évolution. Ferme-ment opposé à ceux qu'il nomme les « irréversibilitariens »⁸⁴, Gregory déclare pourtant, dans un article de 1935 sur « la signification et les limites de l'irréversibilité », que la loi d'irréversibilité définie par Dollo est axiomatique dans l'étude de l'évolution : elle n'est que la conséquence

77. Osborn, H. F. (1927), « Recent discoveries relating to the origin and antiquity of man », *Proceedings of the American Philosophical Society*, p. 373-389.

78. Osborn, H. F. (1930), « The discovery of Tertiary man », *Science*, 71(1827), p. 1-7 : p. 2

79. Osborn, H. F. (1929), « Is the ape-man a myth? », *Human Biology*, 1(1), p. 4-9.

80. Osborn (1930), p. 2

81. *Ibid.*, p. 6

82. *Ibid.*, p. 6 : « plateau-loving and forest-loving types »

83. *Ibid.*, p. 6 : « alert, progressive, forward-looking type »

84. Gregory, W. K. (1949), « The bearing of the *Australopithecinae* upon the problem of man's place in nature », *op. cit.*

de « l'irréversibilité du passé »⁸⁵. Cependant, cette dimension historique exige aussi de penser l'apparition de traits nouveaux, sans quoi il n'y aurait pas d'évolution. Dans son article de 1949, Gregory rend compte de l'affrontement entre « irréversibilitariens » – représentés par Osborn, dont il fut l'assistant – et les « épigénéticiens » (*epigenetists*) dont il est le représentant. L'approche épigénétique, telle que la décrit Gregory, consiste à considérer que « l'essence de la transformation » repose : « 1) non pas seulement en une accentuation progressive de quelques traits anciens mais 2) aussi en la réduction et peut-être l'élimination d'autres traits, avec 3) l'apparition de nombreux traits complètement nouveaux »⁸⁶. L'approche épigénétique privilégie donc le changement (élimination ou apparition de traits), au détriment de la conservation. Nous verrons s'il est possible d'établir un lien entre cette conception de l'épigénétique et les sens variés que cette notion prend dans la période récente (chapitre 7).

Selon cette approche épigénétique de l'évolution, le dualisme entre structure et fonction doit être reconduit à une dialectique entre caractères hérités et caractères acquis, entre des traits liés à l'héritage génétique et des traits liés au comportement. La distinction conceptuelle entre « l'habitus » (caractères adaptatifs récents) et « l'héritage » (caractères adaptatifs ancestraux) a été développée par Gregory dès 1913, en dehors de l'évolution humaine⁸⁷. Toutefois, cette distinction présente un intérêt particulier dans la problématique herméneutique de l'interprétation des vestiges postcrâniens, qui exige de déchiffrer la signification de traits liés à l'héritage génétique et de traits liés au comportement locomoteur, qui ont été inscrits à des moments différents de l'évolution. En effet, « toute structure contient en elle-même l'enregistrement de son passé éloigné. [...] La nature a laissé des enregistrements plus ou moins clairement déchiffrables de ses expérimentations »⁸⁸. Cette implication herméneutique de la distinction entre « héritage » et « habitus » se trouve explicitée dans la « théorie du palimpseste » exposée par Gregory en 1947, à propos des monotrèmes⁸⁹ : « l'*habitus* tend à recouvrir et à obscurcir les traits hérités plus éloignés, en quelque sorte comme l'écriture sur un palimpseste cache l'image partiellement effacée de l'écriture antérieure »⁹⁰. Le vestige fossile s'apparente ainsi à un texte, dont il faut déchiffrer les différents niveaux de signification.

Le concept d'irréversibilité a-t-il disparu de la paléanthropologie actuelle ? Certes, la loi d'irréversibilité n'est plus utilisée pour réfuter la proximité phylogénétique entre la lignée humaine et la lignée des grands singes. Pourtant, nous verrons qu'il existe toujours un clivage entre un courant structuraliste, qui défend l'apparition relativement précoce d'une structure morphologique humaine caractérisée par la bipédie, et un courant fonctionnaliste, qui accorde une signification fonctionnelle aux traits morphologiques par lesquels les vestiges postcrâniens d'homininés se rapprochent des grands singes. L'opposition entre la continuité de la structure anatomique et la diversité des variations fonctionnelles constitue ainsi un clivage majeur dans l'étude de l'évolution

85. Gregory, W. K. (1936), « On the meaning and limits of irreversibility of evolution », *American Naturalist*, p. 517-528 : p. 517

86. Gregory (1949), « The bearing of the *Australopithecinae* upon the problem of man's place in nature », *op. cit.*, p. 489

87. Gregory, W. K. (1913), « Locomotive adaptations in fishes illustrating 'habitus' and 'heritage' ». *Ann. NY Acad. Sci.*, 1913, 267-268.

88. Gregory, W. K. (1936), p. 518

89. Gregory, W. K., Raven, H. C. (1947), « The monotremes and the palimpsest theory », *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 88, 1, p. 1-52.

90. Gregory, Raven (1947), p. 8 : « the habitus tends to overlay and obscure more remote heritage features, somewhat as the later writing on a palimpsest hides the partly erased image of the earlier writing »

posturale et locomotrice de la lignée humaine. Le conflit entre « irréversibilitariens » et « épigénétistes » est irréductible à une pathologie désormais dépassée de la science de l'évolution humaine : elle exprime au contraire une tension conceptuelle fondamentale dans la paléanthropologie.

4.2.3 L'argument de l'orthogenèse

L'orthogenèse est le troisième concept majeur mis en jeu dans cette séquence de l'histoire de la paléanthropologie. La conception orthogénétique de l'évolution humaine est étroitement liée à l'usage anti-darwinien de la loi d'irréversibilité⁹¹ : l'irréversibilité de l'évolution de la structure anatomique est utilisée comme argument pour conforter une conception rectiligne de l'évolution humaine. On rappellera que l'orthogenèse est un concept anti-darwinien, proposé par le zoologiste allemand Wilhelm Haacke en 1893 pour désigner une variation contrainte et dirigée, qu'il oppose aux variations produites par la seule sélection naturelle⁹². En 1897, Gustav Eimer confère à cette notion le statut d'une loi universelle de l'évolution dans l'ouvrage qu'il consacre à l'orthogenèse du papillon⁹³ et qui constitue la deuxième partie de son opus anti-darwinien paru en 1888, intitulé *l'Origine des espèces*⁹⁴. L'orthogenèse s'y trouve définie comme un processus d'évolution déterminé, procédant dans des directions prédéfinies ; au contraire, « la sélection naturelle joue un rôle vraiment négligeable, subordonné, pour les transmutations évolutives »⁹⁵. L'orthogenèse s'inscrit chez Eimer dans une vision néo-lamarckienne de l'évolution supposant l'héritabilité des caractères acquis.

Si le concept d'orthogenèse est débattu dans le contexte de la biologie cellulaire et de l'embryologie de la fin du XIXe siècle⁹⁶, il est principalement promu en paléanthropologie entre les années 1920 et 1950, plusieurs acteurs majeurs dans l'étude de l'évolution humaine se déclarant alors partisans de l'orthogenèse. Il s'agit donc d'un débat relativement obsolète en biologie générale qui se trouve réinvesti dans la période où sont décrits les vestiges fossiles d'australopithèques. Le concept d'orthogenèse est introduit dans l'étude de l'évolution humaine par Osborn en 1922 pour désigner un processus d'évolution qu'il repère d'abord dans la lignée des équidés⁹⁷ : il affirme avoir été convaincu de l'existence d'un phénomène d'« adaptation précoce » avec la découverte en 1919 d'un squelette de *Pliohippus*, l'ancêtre du cheval actuel. Cette notion d'« adaptation précoce » est ensuite appliquée à partir de 1927 à l'évolution de la lignée humaine, consacrant l'abandon de la théorie de « l'homme-singe » au profit de la théorie de « l'homme originel ». Au concept d'orthogenèse se trouve ensuite substitué le concept de « téléogenèse », désignant la « spécialisation potentielle selon certaines directions pré-déterminées plutôt que d'autres dans

91. Gould (1970) : cet usage de la loi d'irréversibilité au service de l'orthogenèse est la raison pour laquelle Dollo a été lu à tort et malgré lui comme un théoricien de l'orthogenèse

92. Haacke, W. (1893), *Gestaltung und Vererbung*, Leipzig, Weigel, p. 32. Cette variation contrainte s'oppose à la variation non dirigée que Haacke nomme « amphigenèse ». Dans cet ouvrage est également exposé le concept d'« épimorphisme », défini comme « un degré croissant de perfection développementale, qui se réalise dans le cours de l'histoire phylogénétique (p. 204)

93. Eimer, T. (1897), *Orthogenesis der Schmetterlinge*, Leipzig, Engelmann

94. Eimer, T. (1888), *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererbten erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums*, partie 1, Iéna, Fischer.

95. Eimer, T. (1897), *op. cit.*, p. II

96. Haacke et Eimer défendent l'hypothèse du « protoplasma » de C. Nägeli contre la théorie du plasma germinatif d'A. Weismann

97. Osborn, H. F. (1922), « Orthogenesis as observed from paleontological evidence beginning in the year 1889 », *American Naturalist*, p. 134-143.

des réactions adaptatives à des changements d'environnement »⁹⁸, puis le concept d' « aristogénèse », défini comme « l'origine graduelle, séculaire, continue, directe, réactive, adaptative de biomécanismes nouveaux »⁹⁹. Elle désigne une adaptation dans le temps long, par opposition à la « réaction adaptative immédiate » de Lamarck¹⁰⁰. Osborn postule l'existence d'« aristogènes », indépendants du principe de la sélection naturelle¹⁰¹, permettant de postuler une origine génétique directe des « adaptations biomécaniques » : cette conception aristogénétique de l'évolution est explicitement opposée aux concepts issus de la génétique des populations développée à cette époque par Fischer, qui publie *The Genetical Theory of Natural Selection* en 1930¹⁰² ou S. G. Wright, qui introduit la notion de « paysage adaptatif » en 1932¹⁰³.

Le concept d'orthogénèse est également défendu par Le Gros Clark. Son ouvrage *Early Forerunners of Man* s'achève en 1934 par un vibrant plaidoyer en faveur de l'orthogénèse, qu'il définit comme « la conception de tendances de développement précises et prédéterminées »¹⁰⁴ : seule cette conception orthogénétique de l'évolution permet selon lui d'expliquer les nombreuses occurrences de parallélismes qu'il a mises en évidence dans l'évolution des primates et qui concernent au premier chef l'évolution des membres postcrâniens. Nous verrons que l'abandon de cette vision orthogénétique de l'évolution humaine, remplacée en 1955 dans *The Fossil Evidence* par une approche néo-darwinienne, est emblématique des changements et des ambiguïtés théoriques exposés au chapitre 5. De manière plus surprenante, la conception orthogénétique de l'évolution humaine est également défendue par Broom, qui est directement associé à la découverte des australopithèques sud-africains. Acquis à une vision téléologique de l'évolution humaine, exprimée en 1933 dans l'ouvrage *The Coming of Man : Was it Accident Or Design ?*¹⁰⁵, il déclare en 1950 : « je crois qu'il y a un plan »¹⁰⁶, en appelant à l'élan vital bergsonien. Toutefois, ce n'est pas l'évolution de la locomotion qui vient illustrer cette conception orthogénétique et téléologique. Broom estime en effet que les vestiges fossiles postcrâniens sont trop fragmentaires pour pouvoir attester d'une quelconque direction de la l'évolution locomotrice : le caractère non-accidentel de l'évolution humaine s'exprime selon lui dans la tendance à la réduction de la taille des dents.

La conception téléologique de l'évolution humaine portée par le concept d'orthogénèse a toutefois des conséquences indirectes, mais majeures, sur la conception de l'évolution posturale et locomotrice de la lignée humaine : le concept d'orthogénèse conduit en effet à représenter l'ancêtre de la lignée humaine comme un humain en puissance, possédant toutes les caractéristiques qu'il reviendra à l'évolution d'actualiser selon la tendance prédéterminée qui lui est assignée. Dans cette perspective, la morphologie postcrânienne de l'ancêtre de la lignée humaine conditionne les modalités posturales et locomotrices qui en sont dérivées. Revenons pour éclairer ce point sur la théorie du palimpseste exposée précédemment : en s'intéressant à la superposition des caractères

98. Osborn, H. F. (1930), « The discovery of Tertiary man », *op. cit.*, p. 7

99. Osborn, H. F. (1933), « Aristogenesis, the observed order of biomechanical evolution », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 19(7), pp. 699-703 : p. 700

100. *Ibid.*, p. 700

101. *Ibid.*, p. 700

102. Fischer, R. A. (1930), *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford, Clarendon Press

103. Wright, S. (1932), « The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution », *Proceedings of the VI International Congress of Genetics*, 1, p. 356-366

104. Le Gros Clark (1934), *Early Forerunners of Man*, *op. cit.*, p. 288 : « the conception of definite predetermined trends of development »

105. Broom (1933), *The Coming of Man : Was it Accident Or Design ?*, Londres, Witherby.

106. Broom (1950), *Finding the Missing Link*, *op. cit.*, p. 108 : « I believe there is a plan »,

hérités (ou génétiques) et des caractères liés à l'habitude (ou au comportement), Gregory souligne que les paléontologues ont tendance à considérer que « tous les habitus successifs des ancêtres sont des prérequis pour l'habitus final de leurs descendants »¹⁰⁷. Ainsi, la morphologie post-crânienne de l'ancêtre de la lignée humaine est considérée comme un prérequis pour l'évolution de la bipédie humaine. Nous pouvons toutefois dès à présent souligner que la même conception téléologique caractérisera la représentation de la bipédie des hominins. Selon Gregory, ce pré-conditionnement de la morphologie dérivée par la morphologie ancestrale « est la base factuelle de la croyance de certains spécialistes en une sorte de prédestination phylogénétique, qui est peut-être appelée à tort orthogénèse »¹⁰⁸. Si cette croyance téléologique en une « prédestination phylogénétique » est peut-être conçue « à tort » comme orthogénèse, c'est que l'orthogénèse, comme l'irréversibilité, a une valeur théorique, à condition que le concept soit défini et utilisé dans des limites précises. Nous verrons en effet que le concept d'orthogénèse ne sera pas exclu, mais redéfini dans le cadre de la refondation théorique néo-darwinienne de la paléoanthropologie qui sera exposée dans le chapitre 5.

L'empreinte de l'orthogénèse sur la paléoanthropologie dans la première moitié du XXe siècle que nous avons mise en évidence ne signifie toutefois pas que la « loi d'orthogénèse » définisse de manière rigide le cadre théorique de cette discipline. Delisle a critiqué la tendance à concevoir l'histoire de la paléoanthropologie comme une simple caisse de résonance de problèmes plus vastes débattus dans la biologie évolutionnaire¹⁰⁹. Par exemple, P. Bowler accorde à l'orthogénèse un rôle déterminant dans les représentations non-darwiniennes de l'évolution humaine qui prospèrent jusqu'au milieu du XXe siècle¹¹⁰. Or, selon Delisle, la théorie a joué un rôle prépondérant dans les reconstructions de l'arbre phylogénétique humain pendant le premier tiers du XXe siècle seulement, tandis que dans les années 1930 et 1940, ce sont les découvertes de nombreux vestiges fossiles d'australopithèques qui acquièrent un poids prépondérant dans les représentations de l'évolution humaine. Cette conception nuancée du rôle des théories biologiques sur les représentations de l'évolution humaine permet en effet de comprendre certaines des positions paradoxales exposées au cours de ce chapitre, comme celle de Broom : partisan de l'orthogénèse, il s'est pourtant employé à mettre en évidence l'unicité morphologique de chacun de ces vestiges fossiles qu'il a décrits. Toutefois, dans la continuité de la critique du concept de découverte prématurée exposé au début de ce chapitre, nous défendons l'hypothèse d'une interférence constante et réciproque entre le registre fossile et le cadre théorique.

107. Gregory (1947), « The bearing of the *Australopithecinae* upon the problem of man's place in nature », *op. cit.*, p. 8

108. *Ibid.*, p. 8

109. Delisle, R. G. (2007). *Debating humankind's place in nature, 1860-2000 : the nature of paleoanthropology*, Englewood Cliffs, Prentice Hall.

110. Bowler, P. J. (1986). *Theories of Human Evolution. A Century of Debate, 1844-1944*, Oxford, Blackwell

4.3 Généralité ou spécialisation de la structure anatomique humaine

4.3.1 La conception généraliste du dernier ancêtre commun

Parallèlement à la description des vestiges postcrâniens d'australopithèques, un vaste débat a lieu en paléoanthropologie sur la morphologie des membres locomoteurs humains. On se demande si la structure du squelette locomoteur humain est « générale », c'est-à-dire non-spécialisée, ou si elle est au contraire spécialisée, c'est-à-dire adaptée à un mode postural et locomoteur particulier, comme l'est celle des grands singes. La généralité de la structure anatomique humaine est alors largement mise en avant. Or, cette conception généraliste de la structure anatomique humaine, dont nous montrerons qu'elle coïncide avec une représentation philosophique de l'humain par la déspecialisation, mobilise une conception généraliste de la structure anatomique du dernier ancêtre commun. L'opposition entre la généralité de la structure anatomique humaine et la spécialisation de la structure anatomique des grands singes engage en effet la mise à distance de la représentation darwinienne du dernier ancêtre commun comme grand singe.

Cette conception généraliste de la structure anatomique humaine, qui se trouve projetée sur la conception du dernier ancêtre commun, s'enracine dans la conviction que les ressemblances entre l'humain et les grands singes ont été largement exagérées, comme l'affirment plusieurs anatomistes à cette époque. Selon Schultz, les anatomistes se sont jusqu'alors davantage intéressés aux traits « simiens » (*ape-like*) du squelette locomoteur humain qu'aux caractères anatomiques spécifiquement humains¹¹¹. Or, cette reconquête de la spécificité anatomique humaine passe par la généralité de la structure anatomique humaine. Ainsi, dès 1924, Schultz notait déjà, à la fin de son étude sur le développement ontogénétique des primates, que « l'homme est à certains égards moins spécialisé et est donc resté phylogénétiquement et ontogénétiquement plus original et "primitif" que d'autres primates »¹¹². Dans une perspective similaire, Straus remarque que l'anatomie « s'est concentrée presque exclusivement sur les ressemblances entre l'homme et les anthropoïdes, les pongidés ou les grands singes, en même temps qu'elle a minimisé ou ignoré les différences entre eux »¹¹³. La différenciation entre l'humain et les grands singes repose chez cet auteur également sur une conception généraliste de la structure anatomique humaine : « dans un nombre considérable de caractères importants, l'homme ne peut être considéré que comme essentiellement généralisé ou non-spécialisé, à la lumière de la philosophie anatomique comparative actuelle »¹¹⁴.

Est-ce ici une redéfinition naturaliste de l'humain par des caractéristiques anatomiques absolument distinctives des grands singes qui se rejoue ? Dans le chapitre 2, nous avons vu en effet que l'anatomie comparée du XIXe siècle s'était attachée à dénoncer l'exagération de la ressemblance entre l'humain et les grands singes dits anthropomorphes, pour redéfinir et réinscrire le propre de l'humain dans l'anatomie du pied et de la main. L'affinité philosophique entre ces deux moments

111. Schultz, A. H. (1936), « Characters common to higher primates and characters specific for man », *The Quarterly Review of Biology*, 11(3), pp. 259-283.

112. Schultz, A. H. (1924), « Growth studies on primates bearing upon man's evolution », *American Journal of Physical Anthropology*, 7, 2, pp. 149-164 : p. 163

113. Straus, W. L. (1949), « The riddle of man's ancestry », *Quarterly review of Biology*, 24, 3, pp. 200-223

114. *Ibid.* p. 207

de l'anatomie comparée doit toutefois être nuancée par la distance épistémologique qui les sépare, de la même manière que nous avons nuancé l'affinité conceptuelle du singe anthropomorphe catégorisé comme *Homo sylvestris* et de l'homme-singe figuré par le pithécantrope : la démarcation anatomique de l'humain et du grand singe se joue désormais dans le temps de l'évolution et met en jeu la représentation de l'ancêtre.

La généralité de la structure anatomique humaine, impliquant la généralité de la structure anatomique ancestrale, est la thèse centrale défendue par Straus dans son article de 1949 intitulé « The Riddle of Man Ancestry ». L'anatomiste y déploie une vaste critique de « l'hypothèse de l'origine grand singe anthropoïde de l'homme »¹¹⁵, formulée initialement par Huxley en 1863, dans laquelle il dénonce « un principe fondamental de la croyance biologique et plus particulièrement anthropologique, une sorte de canon ou d'article de foi »¹¹⁶. Au contraire, Straus défend un « concept non-anthropoïde de l'ascendance des hominidés »¹¹⁷ : selon lui, l'ancêtre de la lignée humaine est un primate généralisé qui ressemble à un singe (*monkey-like*) et non pas un primate spécialisé qui ressemble à un grand singe anthropoïde (*anthropoid-like*)¹¹⁸. Le modèle brachiationniste développé par Keith, qui représente l'ancêtre de la lignée humaine comme un grand singe orthograde et arboricole, est ici réfuté : selon Straus, il n'existe aucun lien logique entre la brachiation arboricole des grands singes et la bipédie humaine terrestre. Le gorille adulte, pratiquant une forme de quadrupédie particulière (en knuckle-walking), est à ses yeux « un exemple parfait de brachiateur venu à terre » : son ascendance brachiatrice n'a offert « aucune incitation au redressement bipède [*bipedal erectness*] »¹¹⁹.

Cette représentation généraliste de l'ancêtre est impliquée par la généralité de la structure anatomique humaine, dont Straus met en évidence les nombreux « caractères généralisés ou primitifs »¹²⁰, notamment sur les membres locomoteurs humains. En effet, parmi les quinze caractères dits « primitifs » ou généralisés mis en avant dans cet article, huit concernent le squelette post-crânien : la posture quadrupède dite palmigrade (consistant à avancer sur les paumes des mains) chez l'enfant, ainsi que les muscles des jambes et des pieds, sont notamment avancés pour illustrer la généralité de la structure anatomique humaine¹²¹. Dans cette perspective, les ancêtres de la lignée humaine sont représentés comme des « quadrupèdes non spécialisés, capables d'une vie à la fois terrestre et arboricole », qui possèdent des « extrémités généralisées »¹²² : la représentation généraliste de l'ancêtre de la lignée humaine apparaît ainsi comme un support sur lequel est projetée la représentation de l'humain comme primate non-spécialisé. Cette projection de la représentation de l'humain sur l'ancêtre de la lignée humaine se prolonge dans l'interprétation des vestiges fossiles d'homininés qu'elle détermine. Ainsi, bien que Straus refuse de considérer comme certaine l'appartenance des australopithèques à la lignée humaine¹²³, il considère que

115. Straus (1949), « The riddle of man's ancestry », *op. cit.*, p. 202 : « the anthropoid-ape theory of man's origin »

116. *Ibid.* p. 202

117. *Ibid.* p. 208 : « non-anthropoid concept of hominid ancestry »

118. *Ibid.* p. 216-217

119. *Ibid.* p. 217

120. *Ibid.*, p. 208 : « generalized or primitive characters »

121. *Ibid.*, p. 209. Les autres caractères évoqués sont : la distance relativement longue entre le thorax et le pelvis ; les proportions de la main et en particulier le pouce court ; la musculature de la main ; l'absence de callosités ischiales ; la longueur du segment médio-tarsien (partie du pied correspondant au talon) ; l'absence de développement excessif des membres antérieurs

122. *Ibid.* p. 217

123. Straus, W. L. (1948). The humerus of *Paranthropus robustus*. *American journal of physical anthropology*,

« s'il devait finalement être prouvé que les australopithèques étaient sur la route de l'homme [*on the road to man*], ou même sur un chemin latéral proche », sa conception généraliste de l'ancêtre de la lignée humaine s'en trouverait confortée : il reconnaît dans les vestiges postcrâniens d'australopithèques des « affinités cercopithécides plutôt qu'anthropoïdes »¹²⁴, si bien que leur appartenance à la lignée humaine serait selon lui une preuve supplémentaire que l'ancêtre de cette lignée ressemble plus aux singes [*monkey-like*] qu'aux grands singes dits anthropoïdes [*anthropoid-like*]. Cette conception généraliste de l'ancêtre de la lignée humaine est-elle désormais obsolète ? A certains égards, elle est dépassée, puisque la proximité phylogénétique de l'humain et des grands singes se trouve désormais définitivement établie. Pourtant, l'interrogation sur la généralité ou la spécialisation de la structure anatomique ancestrale, dont est issue la structure anatomique humaine, est toujours discutée. Nous verrons ainsi que la conception généraliste de Straus que nous venons d'exposer, mise au ban de la paléanthropologie pendant la deuxième moitié du XXe siècle, a récemment fait un retour inattendu (chapitre 7).

Cette conception généraliste de la structure anatomique humaine et, par extension, de la structure anatomique ancestrale, a une conséquence majeure : elle implique une séparation extrêmement ancienne de la lignée humaine, nécessaire pour expliquer la conservation de caractères non-spécialisés. Straus considère ainsi que la lignée humaine s'est séparée à la fin de l'Oligocène, il y a près de 25 millions d'années¹²⁵. Osborn fait remonter l'origine de la lignée humaine jusqu'à 30 ou 35 millions d'années, en supposant que « l'Homme originel »¹²⁶ a pour ancêtres des primates peu spécialisés. A titre de comparaison, on rappellera que dans les années 1960, la divergence entre la lignée humaine et la lignée des grands singes africains est estimée, à partir d'analyses moléculaires, à 2,5 millions d'années ; actuellement, cette divergence est estimée entre 6 et 8 millions d'années. Dans cette perspective d'une origine extrêmement ancienne de la lignée humaine, les caractéristiques anatomiques qui avaient été considérées comme l'indice d'une communauté d'origine entre l'humain et les grands singes sont présentées comme des caractères beaucoup plus anciens. Ainsi, l'un des arguments fondé sur l'embryologie mobilisé par Darwin était la présence d'un pied préhensile au début du développement du fœtus humain¹²⁷. Or, Osborn convoque les travaux de Matthew, suggérant que tous les mammifères de l'Eocène, arboricoles et terrestres, ont le gros orteil séparé des autres¹²⁸, pour démontrer que la présence de cette caractéristique sur le fœtus humain n'est pas une preuve de l'affinité avec l'humain et les grands singes mais indique au contraire une origine beaucoup plus ancienne de la lignée humaine¹²⁹.

Cette origine très ancienne de la lignée humaine implique donc la séparation phylogénétique précoce de la lignée humaine dans l'évolution des Primates. Or, cette séparation phylogénétique, postulée pour expliquer l'unicité de la structure anatomique humaine, nous reconduit ici encore à l'anatomie comparée du XIXe siècle, qui consacrait la séparation taxinomique de l'espèce humaine en l'isolant dans l'ordre des Bimanes. Cette continuité conceptuelle entre séparation taxinomique

6(3), pp. 285-313 ; Kern, H. M., Straus, W. L. (1949). The femur of *Plesianthropus transvaalensis*. *American journal of physical anthropology*, 7(1), pp. 53-77.

124. Straus (1949), « The riddle of man's ancestry », *op. cit.*, p. 218

125. *Ibid.*, p. 221

126. Osborn (1930), « The Discovery of Tertiary Man », *op. cit.*, p. 6 : « Dawn man »

127. Darwin (1871), *Descent of Man*, *op. cit.*, p. 16

128. Matthew W.D. (1928) « The evolution of mammals in the Eocene », *Proceedings of the Zoological Society of London*, pp. 947-985

129. Osborn (1930), « The Discovery of Tertiary Man », *op. cit.*, p. 6

et phylogénétique de l'humain est soulignée par Gregory : selon lui, l'hypothèse d'une « origine complètement indépendante du pied humain », consistant à affirmer que le pied humain est trop général pour avoir pu évoluer à partir d'un pied spécialisé de grand singe, « ne pourrait être vraie que dans le cas où le groupe des *Bimana*, reconnu par les vieux naturalistes français, était un ordre entièrement indépendant »¹³⁰. La conception généraliste des membres locomoteurs humains alimente ainsi un nouvel anthropocentrisme fondé sur l'isolement phylogénétique de l'humain dans l'évolution des Primates.

4.3.2 L'humain comme primate non-spécialisé

L'opposition entre une conception généraliste et spécialisée de la structure anatomique humaine se traduit dans la représentation de l'ancêtre de la lignée humaine comme singe (*monkey-like*) ou comme grand singe (*ape-like*). Ce conflit oppose deux visions contrastées de l'évolution humaine, accordant à la bipédie humaine une signification différente. Soit l'évolution humaine est conçue comme un processus d'adaptation et de spécialisation, reposant sur l'apparition de traits nouveaux et proprement humains en rapport avec la bipédie. Soit l'évolution humaine est conçue comme une stratégie d'évitement, dans laquelle l'humain se définit négativement par les spécialisations qu'il a évitées en conservant des traits primitifs : la bipédie se trouve alors définie négativement par l'évitement des spécialisations arboricoles. L'hypothèse de la généralité ancestrale pose en effet une négativité au cœur de l'évolution humaine, dont nous allons montrer qu'elle fait écho à la conception philosophique de l'humain comme être déspecialisé qui se trouve consacrée à la même époque dans l'anthropologie philosophique.

Cette négativité se traduit dans la conception de l'évolution humaine comme processus d'évitement, comme l'illustre la formule frappante employée par Le Gros Clark dans *Early forerunners of Man* : « l'homme a évité nombre des spécialisations aberrantes des autres primates et a conservé une structure corporelle qui est toujours remarquablement généralisée »¹³¹. On notera que l'anatomiste reste fidèle à cette conception de l'évolution humaine après avoir reconnu l'appartenance des australopithèques à la lignée humaine : en 1947, il continue à déplorer que « des spécialisations aberrantes particulières aux grands singes » aient pu être considérées à tort comme des traits primitifs de l'ancêtre de la lignée humaine¹³². Cette conception de l'évolution humaine comme stratégie d'évitement se retrouve également chez Straus : selon lui, les hominés « ont évité les spécialisations liées à la brachiation et sont devenus tôt des bipèdes terrestres, capitalisant la tendance à l'érection [*erectness*] du tronc à temps partiel qui est caractéristique de tous les primates »¹³³. La stratégie d'évitement qui caractérise l'évolution posturale et locomotrice de la lignée humaine se trouve opposée au processus d'« addiction », qui désigne la surspécialisation dans la brachiation qui caractérise l'évolution des grands singes. Cette stratégie d'évitement qui serait propre à la lignée humaine constitue selon Gregory une invention des « pithécophobes » : il souligne qu'« après avoir rejeté tous les fossiles connus et toutes les formes existantes, les pi-

130. Gregory, W. K. (1928), « Were the ancestors of man primitive brachiators? » *Proceedings of the American Philosophical Society*, 67 (2), pp. 129-150 : p. 134

131. Le Gros Clark (1934), *Early forerunners of Man*, *op. cit.*, p. VIII : « Man [...] has avoided many of the aberrant specializations of other Primates and has preserved a bodily structure which is still remarkably generalized »

132. Le Gros Clark, W. E. (1947), *op. cit.*, p. 331

133. Straus, W. L. (1949), *op. cit.*, p. 217

thécophobes ont fait apparaître des séries entièrement inconnues d'animaux hypothétiques parmi lesquels chacun avait évité avec succès toutes les 'spécialisations' »¹³⁴. L'humain se trouve dans cette perspective défini comme un primate qui a évité de devenir un grand singe.

La non-spécialisation de la structure anatomique humaine alimente ainsi un cadre conceptuel qui accorde à la négativité un rôle essentiel dans l'évolution humaine. Or, cette conception de l'humain comme primate non-spécialisé fait écho à la conception philosophique de l'humain comme « être de manque » qui est développée à la même époque dans le cadre de l'anthropologie philosophique allemande. Cette conception de l'humain comme primate non-spécialisé est élaborée par le médecin et anthropologue Paul Alsberg, l'un des théoriciens de l'évolution humaine les plus influents sur l'anthropologie philosophique. Dès 1902, celui-ci défend une représentation généraliste de l'ancêtre de la lignée humaine¹³⁵, qu'il désigne en 1922 sous le nom de *Metapithecus* : l'ancêtre de la lignée humaine n'est donc pas un grand singe, mais un « méta-singe »¹³⁶. Cette conception généraliste de l'ancêtre de la lignée humaine est au service d'une conception généraliste de l'humain, qui conduit Alsberg à distinguer l'« élimination du corps » (*Körperausschaltung*)¹³⁷, dont il fait la caractéristique de l'évolution humaine, et l'« adaptation du corps » (*Körperanpassung*)¹³⁸, dont il fait la caractéristique de l'évolution des primates non-humains. Les grands singes sont ainsi décrits comme des primates surspécialisés dans le grimper arboricole, tandis que l'humain est défini comme un primate non-spécialisé, affranchi de l'adaptation corporelle.

Le concept d'élimination du corps conduit à subordonner le critère de la bipédie au profit du critère de l'outil : l'adoption de la bipédie est conçue comme une conséquence du processus d'élimination du corps déterminé par l'outil. Cette adoption de la bipédie ne constitue cependant pas tant une adaptation qu'une conversion de l'aptitude à la station droite, qui est selon Alsberg une « capacité originelle »¹³⁹ présente chez *Metapithecus* et chez tous les grands singes. L'hypothèse d'une station droite originelle contribue donc, comme dans l'hypothèse de la station droite arboricole développée par Wood Jones, à discréditer la station droite comme propre de l'humain, pour la redéfinir comme une condition de possibilité de l'humain. En effet, Alsberg considère que la marche redressée (*der aufrechte Gang*) « a conduit à une donation de forme [*Formgebung*] nouvelle, caractéristique de l'humain »¹⁴⁰, tout en affirmant que « la station droite en tant que telle n'a pas fait l'humain »¹⁴¹. Le concept d'élimination du corps discrédite en effet la station droite comme critère de définition de l'humain au profit du critère de l'outil. La station droite vient également illustrer chez Alsberg la déficience corporelle caractéristique de l'humain : par exemple, l'absence de pied préhensile est considérée comme un désavantage, parce qu'il interdit de se réfugier dans les arbres. Cette conception ouvre la voie à la définition de l'humain comme « être de manque », formulée par Gehlen en 1940¹⁴², mais elle s'inscrit aussi dans une longue tradition philosophique qui trouve son origine dans le mythe de Prométhée du *Protagoras* de Platon et qu'on retrouve dans l'ordre des *Inermis*, des « sans armes », auquel Blumenbach a

134. Gregory, W. K. (1949), *op. cit.*, p. 492

135. Alsberg, M. (1902), *Die Abstammung des Menschen und die Bedingungen seiner Entwicklung*, Cassel, Fischer

136. Alsberg, M. (1922), *Das Menschheitsrätsel*, Dresde, Sibyllen-Verlag, réédition de 1979, Giessen, Schlot

137. *Ibid.*, p. 47

138. *Ibid.*, p. 51

139. *Ibid.*, p. 92

140. *Ibid.*, p. 107

141. *Ibid.*, p. 92

142. Gehlen, A. (1940), *Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt*, Berlin, Junker und Dünnhaupt : « Mängelwesen », p. 20.

assigné l'espèce humaine (voir le chapitre 2).

La précarité de la bipédie est aussi utilisée par Alsberg comme un argument pour établir l'appartenance des australopithèques à la lignée humaine. En effet, en 1938, l'anthropologue écrit une lettre à Broom, dont on a signalé le rôle de premier plan dans la description des australopithèques sud-africains, pour lui faire part de son désaccord avec la description de *Paranthropus robustus* qui vient alors d'être publiée¹⁴³. Selon Alsberg, il ne peut s'agir d'une espèce de « singe-homme », comme le suppose Broom, puisqu'une créature bipède (ayant donc renoncé au grimper) et dotée de canines relativement réduites, comme le paranthrope de Swartkrans, aurait été totalement sans défense : sa survie implique donc l'utilisation d'outils, ce moyen de défense « extra-corporel » qui caractérise la lignée humaine dans son processus d'« élimination du corps ». Alsberg considère donc que *Paranthropus* devrait être reconnu comme humain, soulignant qu'il n'y a aucune raison pour exclure de la lignée humaine des êtres bipèdes et utilisateurs d'outils. S'il juge pertinente la discussion proposée par Alsberg, Broom préfère toutefois s'en tenir à la désignation des australopithèques comme « hommes-singes »¹⁴⁴.

4.3.3 La station droite comme résultat de la foetalisation

Il faut enfin évoquer, parmi ces conceptions anti-adaptationnistes de la bipédie, celle que développe Bolk dans sa théorie de la foetalisation. On commencera par rappeler la distinction entre la théorie de la néoténie et la théorie de la foetalisation. Le terme de néoténie a été forgé en 1885 par Julius Kollmann dans un article sur l'axolotl¹⁴⁵, un amphibien qui conserve des caractères juvéniles tout au long de sa vie, pour désigner la préservation des états juvéniles ancestraux chez les descendants adultes¹⁴⁶. La foetalisation, théorisée par Louis Bolk en 1926¹⁴⁷, désigne la conservation des caractéristiques fœtales de l'espèce ancestrale chez les descendants adultes. Loin d'être synonymes, les deux notions de néoténie et de foetalisation s'opposent. Pour Kollmann, la néoténie sert à expliquer la rétention de caractères primitifs au cours de l'évolution humaine. Pour Bolk, la foetalisation est le processus proprement humain d'évolution : selon lui, les formes les plus foetalisées sont les plus évoluées. Alors que la théorie de Kollmann s'inscrit dans le prolongement de la loi biogénétique de recapitulation formulée par Haeckel, la théorie de Bolk implique une vision radicalement différente de l'évolution humaine : celle-ci ne repose pas sur un processus de spécialisation, d'adaptation de plus en plus avancée du corps, mais sur un processus de foetalisation qui consiste en un développement retardé.

La théorie de la foetalisation est exposée en 1926 dans le texte que Bolk consacre au « problème de la genèse humaine » : il y propose une définition de l'humain comme « fœtus de primate

143. Broom (1950), *Finding the Missing Link*, op. cit., p. 86

144. *Ibid.*, p. 89 : « ape-men »

145. Concernant le rôle de l'axolotl dans la définition d'un modèle développemental de l'évolution, dans le sens d'un évolutionnisme non-darwinien, on se référera à l'analyse de la « métamorphose de l'axolotl » déployée par Thierry Hoquet. Voir Hoquet T. (2009), *Darwin contre Darwin. Comment lire l'Origine des espèces*, Paris, Seuil, pp. 383-388

146. Kollmann, J. (1885), « Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonenlarven und die Umwandlung des mexikanischer Axolot. Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft, Basel », 7, pp. 387-398.

147. Bolk, L. (1926). *Das problem der Menschwerdung*, Iéna. Traduit en français par F. Gantheret et G. Lapassade : Bolk, L. (1961). « Le problème de la genèse humaine ». *Revue française de psychanalyse*, 25(2), pp. 243-279.

génériquement stabilisé »¹⁴⁸. Selon lui, « l'hominisation de la structure »¹⁴⁹, qui a été comprise dans une perspective darwinienne comme un processus de spécialisation, correspond au contraire à un foetalisation. Certains caractéristiques anatomiques humaines sont des états foetaux devenus permanents, en vertu d'un développement retardé : ce sont des caractères « primaires », relatifs aux « facteurs d'évolution qui ont conditionné la genèse de la forme du corps humain ». Parmi ces « caractères primaires », Bolk cite la position antérieure du trou occipital, qui était précisément la caractéristique mobilisée par Dart en 1925 pour assigner *Australopithecus africanus* à la lignée des « singes-hommes ». Alors que la position du trou occipital reçoit une importance primordiale dans la théorie de la foetalisation¹⁵⁰, les autres caractères liés à la bipédie érigée sont relégués au second plan : ils représentent des caractères « consécutifs », consistant en un remodelage mineur d'un caractère primaire. En effet, explique Bolk « les caractères consécutifs sont essentiellement ceux qui sont facilement définissables comme phénomènes d'adaptation à la station érigée, acquise, de l'homme, qui se sont constitués comme nécessités plus ou moins mécaniquement conditionnées, ou comme régulations fonctionnelles, sous l'influence du nouveau rapport de statique »¹⁵¹. Loin d'être un événement à l'origine de la lignée humaine, la bipédie n'est ici qu'un ajustement secondaire, consécutif aux changements antérieurs de la position du trou occipital : Bolk s'oppose à la conception darwinienne de la verticalisation du corps comme « *primum agens* »¹⁵², agent premier de l'évolution humaine. Alors que le déplacement vers l'avant du trou occipital est habituellement considéré comme la conséquence d'une verticalisation du corps amorcée avec la marche bipède, la position avancée du trou occipital est ici considérée comme la fixation d'un état foetal transitoire et comme une caractéristique « primitive », qui commande la verticalisation de la structure.

Selon la théorie de la foetalisation, les caractères qui différencient l'homme du singe ne sont pas acquis au cours du temps : ils sont universels et perdus chez les primates. Cette conception entre clairement en résonance avec le mouvement de mise à distance de la notion d'adaptation fonctionnelle qui accompagne la valorisation du « primitif » et de l'« ancestral » dans la paléoanthropologie. L'évolution de la bipédie se trouve ici renvoyée à une série de modifications « mécaniquement conditionnées », représentant de simples « régulations fonctionnelles » : Bolk s'inscrit dans un courant de pensée anti-darwinien dont les racines se trouvent dans le néo-lamarckisme de Cope, qui consacre en 1896 un essai aux « facteurs primaires de l'évolution » dans lequel il s'intéresse aux traits généralisés de l'humain comme résultat d'un retard ontogénétique¹⁵³. La théorie de la foetalisation exerce un intérêt certain chez les anthropologues évolutionnistes, dans la mesure où elle représente une échappatoire à la loi de la recapitulation haeckelienne, qui a fortement pesé sur la « théorie du développement » à la fin du XIXe siècle (voir 3.2.2). En effet, la théorie de la foetalisation est diamétralement opposée à la théorie de la recapitulation, puisque Bolk suppose la rétention d'étapes foetales du développement, quand Haeckel suppose leur dépassement dans l'évolution. Bolk peut donc écrire en 1926 que « le problème de la genèse de la forme humaine est

148. *Ibid.*, p. 249

149. *Ibid.*, p. 250

150. Bolk a consacré un essai en 1915 à la position du trou occipital : Bolk, L. (1915), « Ueber Lagerung, Verschiebung und Neigung des Foramen magnum am Schädel der Primaten », *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 7, pp. 611-692

151. Bolk (1961), p. 247

152. *Ibid.*, p. 247

153. Cope, E. D. (1896), *The primary factors of evolution*, Chicago, Open Court Publ. Co.

étranger à celui de la filiation de l'homme »¹⁵⁴. Pourtant, certains paléoanthropologues ont vu dans la théorie de Bolk une explication audacieuse permettant de rendre compte de la présence caractères morphologiques considérés comme « primitifs » sur les spécimens fossiles. Dart s'y réfère en 1948 dans son article sur *Australopithecus prometheus*¹⁵⁵ : les caractères « primitifs » de ce fossile d'adolescent sont renvoyés aux caractéristiques fœtales de l'espèce ancestrale. Cette séquence de l'histoire de la paléoanthropologie s'avère donc très riche d'un point de vue théorique : la distinction entre homoplasies et homologies, autant que l'opposition entre généralité de la structure et spécialisation fonctionnelle, représentent des problèmes majeurs dans le débat actuel sur l'évolution de la bipédie dans la lignée humaine.

154. Bolk (1961), p. 245

155. Dart, R. A. (1948), « The Makapansgat proto-human, *Australopithecus prometheus* », *American Journal of Physical Anthropology*, 6(3), 259-284.

Chapitre 5

La bipédie de la famille humaine

Sommaire

5.1	La conception néo-darwinienne de la bipédie comme origine de la lignée humaine	138
5.1.1	La sélection	138
5.1.2	L'adaptation	142
5.1.3	La redéfinition des variations	144
5.2	Les différents niveaux de redéfinition de la lignée humaine	146
5.2.1	La bipédie comme critère de définition de la famille humaine	146
5.2.2	L'outil comme critère de définition du genre <i>Homo</i>	151
5.2.3	<i>Homo habilis</i> : les limites de la redéfinition du genre <i>Homo</i>	154
5.3	La redéfinition fonctionnelle de la bipédie comme comportement	157
5.3.1	La conception holiste du « patron » locomoteur	157
5.3.2	Du morphologique au fonctionnel	159
5.3.3	Représentations de l'ancêtre et modèles d'évolution de la bipédie	164

L'équivalence entre « bipède » et « humain » est consacrée en paléanthropologie au milieu du XXe siècle, lors de la refondation théorique de la discipline sous l'égide du néo-darwinisme. Dans la perspective d'une redéfinition humaniste et universaliste de l'humain, la bipédie est reconnue comme l'adaptation propre à la famille humaine et qui en marque l'origine. L'entrée dans la modernité de la paléanthropologie coïncide avec l'institution du cercle herméneutique reliant la ressemblance à l'humain, la bipédie et l'appartenance à la lignée humaine comme cadre d'interprétation des fossiles postcrâniens. Pourtant, cette période de redéfinition du concept d'humain est également marquée par la rivalité entre le critère de la bipédie et le critère de l'outil. L'espèce *Homo habilis*¹, décrite en 1964 à partir de vestiges fossiles découverts en Tanzanie, est l'expression emblématique de cette tension entre une définition naturaliste de l'humain, fondée sur l'unicité de la bipédie humaine, et une définition culturaliste de l'humain, fondée sur la main et la fabrication d'outils. Cette nouvelle démarcation semble diviser le concept unifié d'humain recherché en paléanthropologie, à cette époque où les « hommes-singes » et les « singes-hommes » disparaissent du paysage conceptuel de cette science en étant définitivement intégrés dans la famille des *Hominidae*. Or, la description d'*Homo habilis* montre aussi que les critères de la bipédie et de l'outil sont articulés dans un même schéma adaptatif, qui consacre dans la bipédie humaine le modèle fonctionnel auquel est référée la bipédie des hominés.

5.1 La conception néo-darwinienne de la bipédie comme origine de la lignée humaine

5.1.1 La sélection

La consécration de la bipédie comme origine de la lignée humaine est étroitement liée à la refondation théorique de la paléanthropologie opérée au milieu du XXe siècle. Cette refondation théorique repose sur la mise en application, dans l'étude de l'évolution humaine, des principes fondamentaux de la biologie néo-darwinienne de l'évolution. Deux épisodes majeurs dans l'histoire de la paléanthropologie entérinent le renouvellement du cadre théorique de cette discipline. Il s'agit tout d'abord du congrès sur « l'origine et l'évolution de l'homme » (*Origin and Evolution of Man*). Organisé en 1950 par l'anthropologue Sherwood Washburn et le généticien Theodor Dobzhansky, ce congrès rassemble des figures emblématiques du néo-darwinisme, comme Ernst Mayr ou George Simpson, aux côtés de primatologues et d'anthropologues de l'ancienne génération, comme Alfred Schultz ou Earnest Hooton². La conception cérébraliste de l'évolution humaine y est définitivement enterrée au bénéfice d'une conception bipédiste de l'évolution humaine : « les hommes ont été d'abord bipèdes, et plus tard bipèdes à gros cerveaux et à face courte »³, déclare Washburn à cette occasion.

D'autre part, cette refondation théorique reçoit son programme avec la « nouvelle anthropo-

1. Leakey, L. S.B., Tobias, P. V., Napier, J. R. (1964). A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge, *Nature*, 202, 4927, pp. 7-9

2. Hooton représente alors l'approche raciale et typologique en paléanthropologie

3. Washburn S. L. (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », in *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, Vol. 15, Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, pp. 67-78, p. 68 : « men were bipeds first, and later large-brained, small-faced bipeds »

logie physique » théorisée par Washburn en 1951, qui se fonde sur les principes de la biologie néo-darwinienne de l'évolution⁴. Ce renouvellement théorique de la discipline se signale par la priorité accordée à l'explication des processus d'évolution plutôt qu'à la description des caractéristiques morphologiques qui en résultent. Alors que « l'ancienne anthropologie physique était principalement une technique », consistant à mesurer et à décrire des caractères anatomiques, « la nouvelle anthropologie physique est principalement [...] le désir de comprendre les processus de l'évolution des primates et de l'évolution humaine au moyen des techniques disponibles les plus efficaces »⁵. Pourtant, en paléanthropologie, la description des caractères morphologiques du spécimen fossile constitue le point de départ de la reconstitution des processus d'évolution. Dès lors, la portée de ce renouvellement théorique n'est-elle pas limitée par les contraintes épistémologiques liées au matériau fossile ?

La « nouvelle anthropologie physique » repose également sur l'intégration à l'étude de l'évolution humaine de la génétique des populations, développée notamment par T. Dobzhansky : la pensée typologique d'avant-guerre, qui consistait définir des types humains à partir de caractères morphologiques, se voit remplacée par une pensée populationnelle, qui s'intéresse à la composition génétique des populations, décrite en terme de fréquence des gènes. Dans cette perspective, les mutations, la dérive, les migrations sont reconnus comme des phénomènes génétiques importants dans l'évolution humaine, dont la sélection naturelle est toutefois réaffirmée comme le moteur principal : « la sélection sur le phénotype, qui adapte les animaux à leur environnement, est la cause première de l'altération dans la fréquence des gènes », rappelle ainsi Washburn⁶. Pourtant, si la génétique constitue une révolution dans l'étude des populations humaines actuelles, son impact en paléanthropologie n'est qu'indirect. Cette discipline étudie en effet des spécimens fossiles qui donnent accès à la connaissance d'individus, non de populations fossiles. Là encore, l'objet fossile semble venir limiter le renouveau théorique de la discipline.

En dépit de ces contraintes épistémologiques dues au matériau fossile, la réhabilitation de la sélection naturelle comme vecteur fondamental de l'évolution constitue une rupture majeure par rapport au cadre théorique mobilisé dans la première moitié du XXe siècle pour expliquer l'évolution de la bipédie humaine. La nébuleuse théorique associée à l'orthogenèse exposée au chapitre 4 était en effet fédérée par la critique du concept de sélection naturelle, jugé insuffisant pour rendre compte à lui seul de l'émergence des caractéristiques anatomiques humaines. Or, en rejetant le concept de sélection, cette approche anti-darwinienne, fondée sur la loi de l'irréversibilité de l'évolution, s'est mise dans l'incapacité de penser le changement impliqué dans l'évolution d'un grand singe arboricole en bipède terrestre : l'explication anti-darwinienne de l'évolution de la bipédie dans la lignée humaine se trouvait condamnée à postuler, comme nous l'avons vu au cours du chapitre précédent, la conversion d'une structure anatomique générale en structure anatomique humaine. Au contraire, la réhabilitation du concept de sélection permet de penser l'émergence de la bipédie dans l'évolution de la lignée humaine comme un changement en profondeur de la morphologie, consécutif à un changement radical dans les pressions sélectives s'exerçant sur certaines parties du squelette postcrânien. Ainsi, Washburn considère qu'un changement de sélection sur

4. Washburn, S. L. (1951), « The new physical anthropology », *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 13, 7, Series II, pp. 298-304.

5. *Ibid.*, p. 298. « the old physical anthropology was primarily a technique » ; « the new physical anthropology is primarily [...] the desire to understand the process of primate evolution and human evolution by the most efficient techniques available »

6. *Ibid.*, p. 299

les muscles du fessier, mobilisés dans l'extension complète de la jambe dans la marche bipède, est à l'origine de l'évolution de la bipédie dans la lignée humaine : « cet unique changement est ce qui a initié l'évolution humaine », déclare-t-il⁷. On voit ici que l'impossibilité à penser le changement qui constituait l'écueil du cadre théorique exposé dans le chapitre précédant cède ici la place à une conception de la bipédie comme événement à l'origine de la lignée humaine, qui apparaît également problématique. De la même manière, Washburn explique que la tendance envers de longs bras et de petits pouces – caractéristique de l'évolution des grands singes – est susceptible de s'être renversée si les pressions sélectives ont radicalement changé : une fois les premiers hominidés devenus bipèdes, la sélection qui s'exerce sur les bras et les mains est différente de celle qui s'exerce sur ces mêmes parties pour les grands singes arboricoles⁸.

Le concept de sélection se signale aussi par sa portée explicative. Il permet en effet de rendre compte de l'évolution différenciée des parties du corps, dont atteste la morphologie des australopithèques sud-africains, bipèdes à petit cerveau : le concept de sélection permet d'expliquer l'antériorité de l'évolution du squelette locomoteur sur celle du cerveau dans la lignée humaine, si l'on conçoit que « la force majeure dans l'évolution est la sélection de complexes fonctionnels »⁹. Washburn produit une illustration frappante de cette désarticulation du corps selon la sélection, impliquant trois complexes fonctionnels qui ont évolué à des moments et à des rythmes différents au cours de l'évolution des primates. Il distingue un complexe formé par les bras et le thorax, en rapport avec la brachiation, un complexe concernant les membres inférieurs, en rapport avec la bipédie et un complexe portant sur le crâne, soumis à sélection il y a 50 000 ans¹⁰. Le concept de sélection permet ainsi de rendre leur intelligibilité à des structures anatomiques incompréhensibles dans l'hypothèse d'une évolution harmonieuse de leurs différentes parties : « l'évolution, en un sens, a disséqué le corps pour nous », écrit Washburn dans une formule éloquente¹¹. Cette formule signale en effet la portée herméneutique de la sélection naturelle pour l'interprétation des spécimens fossiles : elle permet de déchiffrer l'histoire évolutionnaire de la lignée humaine à travers l'évolution différenciée des différentes parties du corps.

Toutefois, si le concept de sélection permet de référer l'émergence de la bipédie dans la lignée humaine à un changement dans les pressions sélectives, toute la difficulté reste d'articuler ce changement inaugural avec l'évolution de la bipédie sur une longue durée. De plus, comment penser ce processus d'évolution sur une longue durée sans supposer que celui-ci ne soit téléologiquement orienté, comme le faisait l'approche orthogénétique ? Le concept d' « orthosélection » est avancé par le paléontologue G.G. Simpson en 1944 pour répondre à ces difficultés. Cette notion illustre le croisement opéré entre le concept d'orthogénèse, cher à l'ancienne anthropologie, et le concept de sélection naturelle, réhabilité dans la nouvelle anthropologie. On rappellera que le concept d' « orthosélection »¹² est emprunté à Ludwig Plate, qui s'est efforcé de produire une synthèse entre le « sélectionnisme » darwinien et le néo-lamarckisme¹³. Chez Simpson, le

7. Washburn (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », p. 71

8. *Ibid.*, p. 73

9. Washburn (1951), « The new physical anthropology », *op. cit.*, p. 300

10. *Ibid.*, p. 301

11. *Ibid.*, p. 300

12. Simpson, G. G. (1944). *Tempo and mode in evolution* (No. 15). Columbia University Press, New York

13. Successeur de Haeckel à l'Institut de Zoologie de Jena, Ludwig Plate forge en 1913 le terme d' « orthosélection » pour désigner des directions phylétiques progressives et durables, persistant sous l'effet de pressions de sélection. Voir Plate, L. (1913). *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung : Ein Handbuch des Darwinismus*.

concept d'orthosélection désigne l'action à long terme, linéaire et directionnelle, de la sélection naturelle¹⁴, dans laquelle les effets cumulés à long terme par une sélection de faible intensité jouent un rôle important. Or, c'est précisément à ce type de sélection linéaire et directionnelle que Simpson renvoie en 1950 l'évolution de la lignée humaine fondée sur la bipédie : cette sélection directionnelle consiste en un « changement directionnel, non aléatoire », qui « progresse continûment sur une longue durée »¹⁵. Nous verrons que cette conception directionnelle de la sélection joue un rôle majeur dans l'interprétation des vestiges postcrâniens en paléanthropologie (voir le chapitre 6). Simpson opère donc une redéfinition critique du concept d'orthogenèse. Dans son sens le plus commun, note-t-il, l'orthogenèse désigne un « besoin intérieur ou une tendance inhérente à l'évolution de continuer dans une direction donnée »¹⁶. Mais cette notion oscille en réalité entre deux sens opposés : tantôt, elle engage une conception téléologique de l'évolution comme progrès en direction d'un but, ce que Simpson refuse ; tantôt, elle signifie seulement que l'évolution n'est pas un processus complètement aléatoire¹⁷ – ce à quoi il ne peut qu'acquiescer, considérant que si l'évolution n'a pas de but, « les changements impliqués ont une direction et une orientation »¹⁸.

Le concept de sélection directionnelle, proposé par Simpson pour appréhender l'évolution de la bipédie dans la lignée humaine, est emblématique des paradoxes inhérents au cadre conceptuel néo-darwinien. D'un côté, le paléontologue défend une approche anti-téléologique de l'évolution humaine, soulignant que « l'homme est le résultat d'un processus naturel et dénué de but qui ne l'avait pas en tête. Il n'était pas planifié »¹⁹. D'un autre côté, il défend une vision explicitement anthropocentriste du vivant, fondée sur la reconnaissance de l'unicité humaine : « l'homme est unique », déclare-t-il, puisque « sa nature essentielle est définie par des qualités qu'on ne trouve nulle part ailleurs »²⁰. Simpson affirme ainsi « la validité du point de vue anthropocentrique »²¹, balayant la réduction de l'humain à l'animal opérée par certains évolutionnistes comme une provocation simplement destinée à « épater le bourgeois »²² (en français dans le texte). Si l'humain est certes un animal, il est « le plus haut des animaux »²³ : « le simple fait qu'il soit seul capable d'un tel jugement prouve en soi en partie que cette décision est correcte »²⁴.

L'anthropocentrisme non-téléologique défendu par Simpson ne peut être réduit à un aveu d'échec du projet réductionniste néo-darwinien. Sa position est bien plutôt emblématique des paradoxes inhérents aux « philosophies du néo-darwinisme » étudiées par R. Delisle, qui repère dans la pensée de Simpson l'opposition entre « une épistémologie historique, fondée sur la stricte réduction

4. Auflage. Verlag von Wilhelm Engelmann : Leipzig und Berlin. En 1922, Plate proposera le concept d' « orthoévolution » (*orthoevolution*) : voir Plate, L. (1922). *Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre*. Gustav Fischer Verlag, Jena, p. 11

14. Simpson G.G. (1944), *op. cit.*, p. 90

15. Simpson, G. G. (1950). « Some principles of historical biology bearing on human origins ». In *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology* (Vol. 15, pp. 55-66). Cold Spring Harbor Laboratory Press. p. 63

16. Simpson, G. G. (1967). *The meaning of evolution : a study of the history of life and of its significance for man*, Yale University Press, p. 133 « a postulated inner urge or inherent tendency for evolution to continue in a given direction »

17. *Ibid.*, p. 133

18. *Ibid.*, p. 131

19. *Ibid.*, p. 345.

20. *Ibid.*, p. 345.

21. *Ibid.*, p. 286

22. *Ibid.*, p. 283

23. *Ibid.*, p. 286

24. *Ibid.*, p. 286.

de l'histoire de la vie à la somme de ses lignées évolutives » et « une vision de l'homme fondée sur une forme de progrès évolutif »²⁵. Selon Delisle, cette opposition repose sur le conflit entre « une métaphysique où règne l'absence de signification pour l'homme dans le cosmos » et « une métaphysique où l'homme serait à la fois l'héritier d'une tendance évolutive ancienne et le seul médium par lequel celle-ci puisse se poursuivre dans le futur »²⁶. La conception de la bipédie humaine forgée dans le cadre néo-darwinien est portée par le même paradoxe : si la bipédie réduit l'humain à un grand singe qui s'est redressé sur ses deux pieds, elle marque aussi son origine et la condition de possibilité de son évolution ultérieure. Cette tension entre un usage réductionniste et un usage métaphysique du concept de bipédie est fondamentale dans le cadre interprétatif issu du renouvellement théorique de la paléanthropologie.

5.1.2 L'adaptation

La redéfinition de la bipédie comme adaptation propre à la lignée humaine représente un tournant majeur lié à la refondation théorique de la paléanthropologie. Selon la formule de Washburn, la bipédie doit désormais être considérée comme « l'adaptation basique qui est la fondation de la radiation humaine »²⁷. Or, cette redéfinition de la bipédie comme adaptation est profondément ambiguë. D'un côté, elle entérine la réduction du concept philosophique de la station droite au concept biologique de la bipédie, qui ne constitue plus désormais « qu'une autre adaptation à une niche écologique spécifique, qui ne diffère pas de celle des chevaux utilisant leurs quatre pattes », comme le souligne Raymond Corbey²⁸. D'un autre côté, la bipédie est une adaptation unique, puisqu'elle est considérée non seulement comme une caractéristique propre à la lignée humaine, mais aussi comme l'événement qui marque son origine : l'adaptation à un mode de locomotion bipède dans un environnement terrestre est considérée comme la cause de la séparation entre la lignée humaine et la lignée des grands singes. Le questionnement métaphysique sur l'origine de l'humain se trouve ici réduit à l'élucidation de modifications physiques qui ont reçu une valeur adaptative : Washburn peut ainsi écrire que « la première adaptation décisive initialement responsable de l'origine de l'homme en tant que groupe distinct est dans le pelvis »²⁹. Mais dans le même temps, chacune des parties du corps associées à la bipédie devient ainsi l'expression de l'unicité de cette adaptation au sein de la lignée humaine.

La redéfinition de la bipédie comme adaptation fondamentale à l'origine de la lignée humaine exprime la revalorisation épistémologique du concept d'adaptation, en rupture avec le cadre théorique mobilisé au cours de la période précédente : le concept d'adaptation y était alors utilisé négativement, pour désigner des traits fonctionnels dépourvus de signification phylogénétique. Le revirement théorique de Le Gros Clark est emblématique de cette réhabilitation du concept de fonction : en 1934, il considérait que la classification systématique des primates devait être fondée sur des caractères morphologiques ancestraux, c'est-à-dire sur des caractères non-adaptatifs et

25. Delisle R., (2009), *Les philosophies du néo-darwinisme : conceptions divergentes sur l'homme et le sens de l'évolution.*, Paris, PUF, p. 290

26. *Ibid.*, p. 290

27. Washburn S.L. (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », *op. cit.*, p. 68

28. Corbey, R. H. A. (2005), *Metaphysics of apes : negotiating the Animal-Human boundary*, Cambridge University Press, p. 94

29. Washburn (1950), *op. cit.*, p. 75

donc non fonctionnels³⁰. Au contraire, en 1955, l'anatomiste considère que la divergence entre la lignée humaine et la lignée des grands singes repose sur « l'adaptation à la bipédie érigée »³¹ : parmi les « facteurs fondamentaux de l'évolution structurelle »³² qui déterminent la séparation entre la lignée humaine et la lignée des grands singes, il identifie le facteur « lié aux fonctions spécialisées de la locomotion bipède érigée »³³. La lignée humaine se trouve donc redéfinie par l'adaptation à la bipédie mais aussi par la spécialisation dans ce mode locomoteur, contrairement à la conception généraliste de la structure anatomique exposée dans le chapitre 4.

Dans les années 1950, la dialectique entre ancestralité et adaptation se renverse : les caractères non-adaptatifs, ancestraux, sont relégués au second plan, tandis que les caractères d'adaptation sont promus comme le véritable fil conducteur de la reconstruction phylogénétique. Comme le souligne Washburn dans son manifeste pour la « nouvelle anthropologie physique »³⁴, le néodarwinisme, en donnant à la sélection le rôle principal dans l'évolution, rend caduque toute approche de l'évolution en termes de traits non-adaptatifs, dans la mesure où les traits sélectionnés sont ceux qui possèdent une valeur adaptative. Selon lui, « la valeur suprême accordée aux caractères non-adaptatifs a bloqué le développement d'une pensée efficace des origines de l'homme »³⁵, puisque la notion d'adaptation a jusqu'alors été utilisée pour « exclure chaque sorte de primate de la lignée de l'évolution humaine »³⁶. Au contraire, la notion d'adaptation est désormais utilisée pour inclure des espèces ancestrales dans la lignée humaine : en particulier, les adaptations locomotrices relatives à la bipédie constituent désormais un critère d'appartenance à la lignée humaine.

Parce qu'il est étroitement lié au concept de sélection, le concept d'adaptation engendre des difficultés similaires à celles qui entourent la redéfinition d'une sélection directionnelle sans direction téléologique. D'une part, l'évolution de la bipédie dans la lignée humaine est désormais conceptualisée comme une « tendance adaptative » : selon Simpson, les « tendances qui varient en taux et en direction, jusqu'à cesser ou se renverser, sont adaptatives et guidées par la sélection naturelle »³⁷. De telles « tendances adaptatives » sont donc clairement distinctes des tendances téléologiques de l'orthogenèse, qui impliquent « une progression constante et sans déviation »³⁸. A la continuité de cette tendance adaptative s'oppose d'autre part la représentation de la bipédie comme événement à l'origine de la lignée humaine. L'évolution de la bipédie dans la lignée humaine est conçue comme un « changement de type adaptatif », qui est l'un des quatre « processus adaptatifs basiques » distingués par Simpson³⁹. Ce changement inaugural, marquant l'origine de la lignée humaine, n'a toutefois rien d'unique dans l'évolution du vivant : l'émergence du « type adaptatif » humain est similaire au changement de type adaptatif présidant à l'apparition des

30. Le Gros Clark W. E. (1934), *Early Forerunners of Man. A morphological study of the evolutionary history of the Primates*, Baltimore, Willian Wood and Co

31. Le Gros Clark W. E. (1955), *The fossil evidence for human evolution. An introduction to the study of paleoanthropology*, Chicago, University of Chicago Press, p. 147

32. *Ibid.*, p. 12

33. *Ibid.*, p. 14

34. Washburn S.L. (1951), « The new physical anthropology », *op. cit.*, p. 299

35. Washburn S.L. (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », *op. cit.*, p. 67

36. *Ibid.*, p. 67

37. Simpson G.G. (1950), « Some principles of historical biology bearing on human origins », *op. cit.*, p. 63

38. *Ibid.*, p. 63

39. *Ibid.*, p. 63

baleines, comme l'explique Simpson. « A chaque fois, l'essor d'un type adaptatif distinctivement nouveau parmi les organismes représente nécessairement un changement dans la direction de l'évolution. Les baleines, qui sont certainement issues de mammifères terrestres quadrupèdes, ne peuvent pas, même en jonglant avec les données, être représentées comme la continuation de la tendance qui a donné naissance aux mammifères quadrupèdes. L'homme bipède doit également représenter une nouvelle tendance, un changement décidé dans la direction de l'évolution par rapport à celle qui a donné naissance à ses ancêtres quadrupèdes »⁴⁰. L'adaptation à la bipédie est donc toutefois considérée comme un cas unique dans l'évolution des Primates. La conception de la bipédie comme événement marquant l'origine de la lignée humaine est également desservie par le concept d'évolution quantum mobilisé par Washburn. Selon lui, l'adaptation à la bipédie attestée par les vestiges postcrâniens d'australopithèques sud-africains représente « un cas d'évolution rapide ou quantum »⁴¹, correspondant à l'un des trois modes d'évolution théorisés par Simpson (avec la spéciation et l'évolution phylétique⁴²) pour désigner l'émergence rapide d'un nouveau groupe, en rapport avec un changement de zone adaptative.

5.1.3 La redéfinition des variations

La variation constitue le troisième concept fondamental mis en jeu dans la refondation néo-darwinienne du cadre théorique en paléanthropologie. Ce concept est central dans la génétique des populations, qui vise à déterminer le mécanisme de production des variations sur lesquelles s'exerce la sélection et à définir l'ampleur des variations, c'est-à-dire la variabilité, à partir de la fréquence des gènes. Le concept de variation est également central dans l'interprétation des vestiges fossiles en paléanthropologie, où il s'agit de déterminer la signification fonctionnelle et phylogénétique des variations que présentent les caractères morphologiques d'un spécimen fossile par rapport à ceux de l'espèce humaine actuelle et des autres spécimens fossiles connus. Jusqu'alors, les variations du squelette locomoteur des espèces fossiles ont le plus souvent été interprétées comme des caractères « simiens » et utilisées sinon pour exclure ces espèces de l'arbre phylogénétique humain, du moins, pour les placer sur des branches latérales de l'arbre phylogénétique humain, comme cela a été le cas pour les néandertaliens. La paléanthropologie moderne se trouve donc confrontée à la nécessité de redéfinir le statut des variations, afin de déterminer la variabilité acceptable à chaque niveau taxinomique. L'approche néo-darwinienne consiste à redonner aux variations individuelles une valeur épistémologique forte, en rapportant le niveau microévolutionnaire des organismes auxquelles s'opèrent ces variations aux phénomènes macroévolutionnaires impliqués dans la constitution de nouvelles espèces. Selon Mayr, « on peut faire remonter tous les processus et les phénomènes de la macroévolution (...) à une variation intraspécifique »⁴³. Ce traitement des variations implique également une équivalence entre le processus d'évolution et le « patron » (*pattern*) phylogénétique, qui constitue l'un des dogmes du néo-darwinisme⁴⁴.

40. Simpson G.G. (1967), *The meaning of evolution*, *op. cit.* p. 141

41. Washburn, S. L. (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », *op. cit.*, p. 70

42. Simpson G.G. (1944), *Tempo and mode in evolution*, *op. cit.*

43. Mayr E. (1942) *Systematics and the Origin of species*, New York, Columbia University Press, p. 298

44. Delisle, R. G. (2007). *Debating Humankind's Place in Nature, 1860-2000 : the nature of paleoanthropology*. Upper Saddle River, NJ : Prentice Hall

Cette valorisation des variations s'exprime à travers l'hypothèse d'une variabilité forte dans la lignée humaine. Défendue à la fois par Washburn et Mayr, cette hypothèse se fonde dans les deux cas le mode de vie terrestre associé à la bipédie. Selon Washburn, la forte variabilité des hominins est une conséquence de l'environnement terrestre dans lequel ils évoluent : parce qu'il est jugé moins « restrictif » que le mode de vie arboricole des grands singes, le mode de vie terrestre associé à la bipédie laisse plus de prise aux variations. Tous les primates terrestres, remarque-t-il, sont caractérisés par une grande diversité locomotrice, ce qui rend leur classification plus difficile que celle des primates arboricoles⁴⁵. Or, cette variabilité accrue en milieu terrestre se manifeste également dans la lignée humaine, comme une conséquence de l'adaptation à la bipédie : « une fois que les ancêtres de l'homme ont été des créatures de plaine efficaces, ils ont probablement occupé de larges séries avec variation anatomique mais sans séparation en formes distinctes »⁴⁶. Dans cette perspective, les variations du squelette locomoteur ne sont pas un obstacle à l'unité de la lignée humaine : elles sont une conséquence de l'unicité de l'adaptation à la bipédie qui caractérise cette lignée.

L'hypothèse d'une variabilité forte dans la lignée humaine, présentée comme la conséquence de l'adaptation à la bipédie, est également défendue par Mayr. Le systématicien donne à cette hypothèse une tournure radicale, en affirmant qu'« il n'a jamais existé plus d'une seule espèce d'hominidé sur terre à une époque donnée »⁴⁷ : selon lui, « la diversité connue de l'homme fossile peut être interprétée comme le résultat d'une variation géographique à l'intérieur d'une seule espèce *d'Homo* »⁴⁸. Cette hypothèse repose à la fois sur la notion d'« espèce polytypique », dont les variations sont référées à une diversification géographique, et sur le principe d'exclusion compétitive, appelé également loi de Gause. Mayr applique en effet à l'évolution humaine le principe formulé en 1934 par le biologiste russe à partir de ses recherches sur les protozoaires, en vertu duquel deux espèces exploitant la même niche écologique ne peuvent pas coexister. Selon Mayr, « quand la lignée *Homo* a acquis la posture érigée, elle est entrée dans une zone adaptative complètement différente et a été exposée à une pression de sélection accrue »⁴⁹. On notera que Mayr met ici en avant la « posture érigée », c'est-à-dire la station droite. Pourtant, son argument repose sur le mode de locomotion bipède, qui permet aux hominins (que le systématicien regroupe dans le genre *Homo*, comme nous l'exposerons) d'exploiter une grande diversité de niches écologiques : puisque « l'homme occupe avec succès toutes les niches (écologiques) qui sont ouvertes pour une créature de type *Homo*, il est évident qu'il ne peut pas y avoir spéciation. Ceci est conforme à la règle de Gause »⁵⁰. Ici encore, l'unité de la lignée humaine est affirmée à partir de l'unicité de l'adaptation à la bipédie dans cette lignée.

L'hypothèse selon laquelle une seule et unique espèce a évolué dans la lignée des hominins, selon un processus de spéciation phylétique⁵¹, a été reprise sous l'appellation d'« hypothèse de l'espèce unique » (*single-species hypothesis*), exposée par C.L. Brace en 1967⁵² puis développée par M.

45. Washburn (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », *op. cit.*, p. 70

46. *Ibid.*, p. 70

47. Mayr E. (1950), « Taxonomic categories in fossil hominids ». In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* (Vol. 15, pp. 109-118). p. 116

48. *Ibid.*, p. 116

49. *Ibid.*, p. 111

50. *Ibid.*, p. 116

51. *Ibid.*, p. 110

52. Brace C.L. (1967), *The stages of human evolution : Human and cultural origins*, New York, Prentice Hall

Wolpoff en 1968⁵³. Selon S.J. Gould, cette l'hypothèse de l'espèce unique représente un cas sans équivalent dans la biologie de l'évolution : jamais « un tel scénario implacablement limitatif » n'a été envisagé « pour d'autres lignées dans l'histoire de l'ensemble des êtres vivants, en tant que conception a priori défendue avec tant de vaillance qu'elle a même bénéficié d'une désignation en propre »⁵⁴. Or, cette conception a priori implique aussi un principe d'interprétation fondamental de la paléanthropologie moderne, consistant à supposer que la bipédie a évolué une seule fois dans la lignée des hominins. Dans cette perspective, les variations morphologiques et fonctionnelles du squelette postcrânien doivent être reconduites à des ressemblances partagées par tous les membres de la lignée humaine : les caractères associés à la bipédie sont donc considérés comme des caractères nécessairement homologues. L'interprétation des variations met en effet en jeu la signification phylogénétique accordée aux ressemblances dans l'interprétation des vestiges fossiles. Dans la première moitié du XXe siècle, les variations du squelette locomoteur des hominins étaient tantôt interprétées comme des différences, tantôt comme des ressemblances résultant d'une évolution parallèle, c'est-à-dire comme des homoplasies. Dans le cadre néo-darwinien, l'hypothèse selon laquelle la bipédie a évolué uniquement dans la lignée humaine et une seule fois dans l'histoire de cette lignée conduit à établir un cadre homologue d'interprétation des vestiges postcrâniens. Dans son allocution de 1950, Simpson prend certes très au sérieux le problème posé par le parallélisme dans l'évolution (qu'il prend soin de distinguer du phénomène de la convergence⁵⁵), en soulignant le caractère éminemment « trompeur » des ressemblances qui, n'étant pas issues d'un ancêtre commun, « sont donc homoplasiques plus qu'homologues »⁵⁶. Ce problème est central à l'heure actuelle, où l'on s'interroge sur la présence d'homoplasies en rapport avec le squelette postcrânien dans la lignée humaine. Or, le diagnostic formulé par le paléontologue est loin de clore la question, puisqu'il estime que face à la possibilité d'homoplasies, « la seule preuve conclusive est paléontologique »⁵⁷. Selon Simpson, seules les données fossiles permettent de déterminer l'origine des caractères similaires et donc leur signification phylogénétique. Or, l'interprétation de ces données fossiles est prise d'emblée dans un rapport de ressemblance avec l'espèce actuelle *Homo sapiens*, conformément à la circularité du raisonnement mis en évidence au cours de cette thèse.

5.2 Les différents niveaux de redéfinition de la lignée humaine

5.2.1 La bipédie comme critère de définition de la famille humaine

La redéfinition du concept d'humain opérée en paléanthropologie au milieu du XXe siècle se traduit en premier lieu par la redéfinition des catégories taxinomiques utilisées pour situer l'humain dans l'ordre des Primates. C'est désormais sur le critère de la bipédie que repose la démarcation entre humain et non-humain établie au niveau taxinomique de la famille : la bipédie érigée

53. Wolpoff M. H. (1968). « *Telanthropus* » and the Single Species Hypothesis. *American Anthropologist*, 70(3), pp. 477-493

54. Gould S.J. (2012), *L'équilibre ponctué*, Paris, Folio Essais, p. 501

55. Simpson G.G. (1950), « Some principles of historical biology bearing on human origins », *op. cit.*, p. 60 : le parallélisme désigne la « modification évolutive similaire de lignées similaires », tandis que la convergence désigne la « modification similaire de lignées dissemblables »

56. *Ibid.*, p. 60

57. *Ibid.*, p. 60

constitue le critère fondamental de définition de la famille des *Hominidae*. Ce sont en effet les « modifications progressives du squelette en adaptation à la bipédie érigée »⁵⁸ qui définissent la famille des *Hominidae*, selon la nouvelle description scientifique – ou diagnose – qu'en propose en 1955 l'anatomiste britannique Le Gros Clark. Cette diagnose énonce une série de caractéristiques anatomiques associées à la bipédie érigée jugées distinctives de la famille humaine : « allongement proportionnel de l'extrémité inférieure, changements dans les proportions et les détails morphologiques du squelette du pelvis, du fémur et du pied, en rapport avec les exigences mécaniques de la posture érigée et de la démarche et au développement musculaire qui leur est associé ; préservation d'un pollex bien développé, perte de l'hallux opposable, accroissement de la flexion de l'axe basicranial associé avec un accroissement de la hauteur du crâne ; relatif déplacement vers l'avant des condyles occipitaux »⁵⁹. Des caractères relatifs à l'évolution de la denture sont ensuite également mentionnés. Cette redéfinition des *Hominidae* consacre un changement majeur par rapport à l'acception du terme initialement avancée par Gray⁶⁰, tant dans ses critères que dans son extension⁶¹ : en 1825, l'anatomiste rassemblait tous les singes sans queue, *Homo* y compris, dans la famille des *Hominidae*, qu'il définissait par le nombre de dents et la présence d'une cloison nasale⁶². Cette redéfinition des *Hominidae* marque également une rupture avec l'utilisation restrictive de cette catégorie qui avait jusqu'alors prévalu, consistant à y admettre seulement les variétés archaïques de l'espèce *Homo sapiens* : par exemple, nous avons vu dans les chapitres 3 et 4 que Dubois et Dart refusaient d'inclure les espèces fossiles qu'ils ont décrites dans la famille des *Hominidae*, pour les classer respectivement dans la famille des *Pithecanthropidae* et des *Homo-Simiidae*. Désormais, la famille humaine englobe au contraire l'ensemble des espèces fossiles directement ou indirectement apparentées à l'espèce actuelle *Homo sapiens*⁶³. Ainsi, Le Gros Clark inclut dans la famille des *Hominidae* les trois genres *Australopithecus*, *Pithecanthropus* et *Homo*⁶⁴.

L'éviction hors de la taxinomie des formes intermédiaires, ces « hommes-singes » et « singes-hommes » qui peuplaient la paléoanthropologie depuis le XIXe siècle, est l'une des conséquences fondamentales de cette redéfinition de l'unité de la famille humaine à partir du critère de la bipédie. Dans cette perspective, les australopithèques sud-africains, jusqu'alors considérés comme comme des « hommes-singes », sont intégrés dans la famille humaine. Cette démarcation entre le singe et l'humain par le critère de la bipédie se trouve exprimée par Leroi-Gourhan, affirmant que « dès que la station verticale est établie, il n'y a plus de singe et donc pas de demi-homme »⁶⁵. On notera que c'est la station verticale, et non la marche bipède, que le préhistorien met en avant. Ce

58. Le Gros Clark, W. E. (1955), *The fossil evidence for human evolution*, *op. cit.*, p. 110

59. *Ibid.*, p. 110

60. Gray J. E. (1825). Outline of an attempt at the disposition of the Mammalia into tribes and families with a list of the genera apparently appertaining to each tribe. *Annals of Philosophy*, n.s., ser. 2, 10, pp. 337-344.

61. Contrairement à ce qu'affirme P.V. Tobias (1994). « The evolution of early hominids » in Ingold, T. (Ed.). (1994). *Companion encyclopedia of anthropology*, Taylor & Francis. p. 33-78, p. 36 : « en 1825, Gray a proposé de placer l'humain dans une famille de primates séparée, les *Hominidae*, une pratique suivie par la plupart des biologistes et des anthropologues jusqu'à ce jour ».

62. Gray J. E. (1825), *op. cit.*, p. 338 : « cutting teeth four above and below ; grinders 5-5 above and below ; nostrils separated by a narrow septum » « quatre dents tranchantes en haut et en bas ; molaires 5-5 en haut et en bas ; narines séparées par une fine cloison »

63. Voir Le Gros Clark W.E. (1955), *op. cit.*, p. 7 : la famille des *Hominidae* « n'inclut pas seulement *Homo sapiens*, mais tous les représentants de la séquence évolutive qui a finalement conduit au développement de cette espèce (et de lignées collatérales) »

64. *Ibid.*

65. Leroi-Gourhan A. (1964), *Le geste et la parole*, I, p. 34

choix s'explique certes par l'importance qu'il accorde à la libération des mains, en rapport avec l'utilisation et la fabrication d'outils, dans laquelle la dimension posturale prime sur la dimension locomotrice. Toutefois, cette équivalence entre la station verticale et l'humain est profondément problématique. En déclarant que l'établissement de la station verticale équivaut à l'avènement de l'humain, Leroi-Gourhan entend réfuter la conception anthropocentriste consistant à considérer que la station verticale est insuffisante pour être humain, si bien que des homininés qui se tiennent droit sur leurs deux pieds doivent n'être considérés que comme semi-humains. Mais dans le même temps, cette équivalence entre la station verticale et l'humain substitue au biais anthropocentriste un biais anthropomorphiste, qui consiste à considérer que la station verticale est nécessairement humaine et retrouve ainsi dans cette caractéristique le propre de l'humain.

La démarcation entre humain et non-humain établie à partir du critère postural et locomoteur se traduit par la redéfinition conjointe de la famille humaine et de la famille des grands singes. La redéfinition des *Hominidae* par la bipédie est en effet indissociable de la redéfinition des *Pongidae* par la brachiation qui s'opère conjointement. La distinction entre *Pongidae* (les grands singes) et *Hominidae* (*Homo sapiens* et ses ancêtres) constitue la dichotomie fondamentale qui sert de cadre de travail à la paléanthropologie jusque dans les années 1990 – lorsque cette dichotomie, contestée dès les années 1960 par les analyses sérologiques de Goodman (voir 5.3.3), se trouve aussi remise en cause dans l'interprétation des fossiles (voir 7.3). Simpson est généralement présenté comme le père de cette dichotomie fondatrice entre *Hominidae* et *Pongidae*. En réalité, dans la classification des mammifères qu'il propose en 1945, Simpson propose deux acceptations du terme *Pongidae*⁶⁶. Au sens large, le terme qualifie la famille (placée dans la superfamille des *Hominoidea*) qui regroupe quatre sous-familles : *Hylobatinae*, *Dryopithecinae*, *Ponginae*, *Australopithecinae*. « *Stricto sensu* », précise Simpson, les *Pongidae* désignent seulement les *Ponginae*, c'est-à-dire le chimpanzé, le gorille et l'orang-outan. Les australopithèques sud-africains sont donc classés parmi les *Pongidae* au sens large, et non parmi les *Hominidae* : dans cette famille humaine, Simpson n'intègre alors que *Pithecanthropus*, *Eoanthropus* (l'homme de Pilt-down) et *Homo*, genre dans lequel sont regroupées les « races préhistoriques » de Heidelberg, de Neandertal ou de Rhodésie. Il faut toutefois rappeler qu'en 1945, les vestiges postcrâniens des australopithèques sud-africains n'ont été décrits que très partiellement. Simpson reconnaîtra ensuite l'appartenance des australopithèques à la « famille humaine »⁶⁷, dans la mesure où il considère que « la divergence de la lignée humaine à partir des grands singes a été précocément marquée par la bipédie et la posture érigée »⁶⁸.

La distinction entre *Hominidae* et *Pongidae* repose sur une dichotomie locomotrice qui oppose la bipédie terrestre et la brachiation arboricole. Alors que la famille des *Hominidae* est définie par les adaptations du squelette locomoteur à la bipédie érigée, la famille des *Pongidae* est définie par la « progressive modification du squelette dans l'adaptation à la brachiation arboricole ». Cette adaptation arboricole propre à la lignée des grands singes se traduit par une série de caractères anatomiques distinctifs, que Le Gros Clark énonce ainsi : « allongement proportionnel des membres supérieurs dans leur ensemble et dans leurs différents segments ; acquisition d'un hallux fortement opposable et modification des détails morphologiques des membres pour une

66. Simpson, G. G. (1945), « The principles of classification and a classification of mammals », *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 85, pp. 1-350.

67. Simpson, G.G. (1967), *The Meaning of Evolution*, *op. cit.*, p. 93

68. Simpson, G. G. (1966), « The biological nature of man », *Science*, 152(3721), 472-478, p. 474.

mobilité accrue et pour un développement musculaire en rapport avec la brachiation. Tendance à la réduction du pollex. Pelvis retenant les proportions caractéristiques des mammifères quadrupèdes »⁶⁹.

La redéfinition des *Hominidae* par l'adaptation à la bipédie consacre dans cette caractéristique un critère d'interprétation des fossiles. Ainsi, les caractères anatomiques distinctifs de cette famille sont utilisés pour y inclure les australopithèques sud-africains, qui perdent alors leur statut d'« hommes-singes » pour être intégrés dans la famille humaine en raison des adaptations à la bipédie reconnues sur les vestiges de leur squelette postcrânien. Ces caractères distinctifs de la famille humaine sont principalement repérés au niveau du pelvis des australopithèques, connu par les spécimens de Sterkfontein, Makapansgat et Swartkrans (voir 4.1.3)⁷⁰. Selon Le Gros Clark, ces caractères distinctifs démontrent la « construction d'hominidé du pelvis »⁷¹ des australopithèques. Ne présentant aucun des caractères distinctifs du squelette locomoteur des *Pongidae*, les australopithèques doivent donc être admis dans la famille des *Hominidae*, sans être pour autant intégrés dans le genre *Homo*. En effet, note Le Gros Clark, le squelette postcrânien des australopithèques « se conforme dans ses traits principaux au type hominidé mais diffère d'*Homo* dans un certain nombre de détails »⁷². Or, ces variations du squelette postcrânien ne sont pas utilisées pour exclure les australopithèques de la famille humaine, mais au contraire pour les y inclure, ces variations étant rapportées à une seule et même adaptation à la bipédie désormais tenu pour le critère de définition de cette famille.

La redéfinition de la famille humaine à partir du critère de la bipédie s'accompagne d'un effort de réduction taxinomique emblématique de cette période de refondation théorique. La nomenclature utilisée en paléanthropologie est en effet « devenue chaotique »⁷³, selon la formule de Simpson : les découvertes fossiles des années 1930 et 1940 ont conduit à une multiplication du nombre de genres et d'espèces, en particulier pour les australopithèques sud-africains pour lesquels chaque découverte a donné lieu à la création d'une entité taxinomique distincte, censée refléter son unicité morphologique⁷⁴. Cette réduction du nombre d'entités taxinomiques en paléanthropologie est conduite d'une manière radicale par Mayr, qui propose en 1950 de rassembler l'ensemble des espèces fossiles d'homininés alors connues dans le genre *Homo*⁷⁵. L'auteur de *Systematics and the Origin of Species* s'avoue en effet incapable de produire le moindre caractère morphologique différentiel susceptible de justifier la séparation en plusieurs genres de ces espèces fossiles. Cette

69. Le Gros Clark, W. E. (1955), *The fossil evidence for human evolution*, *op. cit.*, p. 111

70. *Ibid.* Les caractères distinctifs des *Hominidae* reconnus sur le pelvis des australopithèques sont les suivants : la largeur relative de l'ilium ; l'extension vers l'arrière de l'extrémité postérieure de la crête iliaque et la position basse de l'articulation sacrée en relation avec l'acétabulum ; l'orientation de l'articulation sacrée relativement à l'axe vertical de l'os innominé : une échancrure sciatique formant un angle aigu, associée à une épine sciatique proéminente ; une épine iliaque antéro-inférieure fortement développée ; l'orientation et la position de la tubérosité sciatique en relation à l'acétabulum ; un sillon marqué sur la surface ventrale de l'ilium pour le muscle ilio-psoas

71. *Ibid.*

72. *Ibid.*, p. 156. Les caractères postcrâniens par lesquels le genre *Australopithecus* se distingue du genre *Homo* sont les suivants : la prolongation vers l'avant de la région de l'épine iliaque antéro-supérieure et une surface sacro-iliaque relativement petite, la position relativement basse (chez certains individus) de la tubérosité sciatique, la prolongation marquée vers l'avant d'échancrure intercondyloire du fémur, et l'extension médiale de la tête du talus

73. Simpson, G.G. (1963), « The meaning of taxonomic statements », in Washburn S.L. *Classification and human evolution*, Viking Fund Publications in Anthropology, n°37, Chicago, Aldine, pp. 1-31 : p. 5

74. On rappellera que cinq espèces, réparties en trois genres différents, sont alors utilisées pour désigner les australopithèques sud-africains : *Australopithecus africanus*, *Australopithecus prometheus*, *Paranthropus crassidens*, *Paranthropus robustus*, *Plesianthropus transvaalensis*.

75. Mayr E. (1950), « Taxonomic categories in fossil hominids », *op. cit.*

déclaration rappelle dans sa forme celle de Linné, confessant deux siècles plus tôt qu'il était incapable de produire un seul caractère différentiel susceptible de distinguer l'humain du singe. Pourtant, la déclaration de Mayr consacre au contraire l'institution de la station verticale comme critère de définition du genre *Homo*. Par conséquent, le genre *Australopithecus* doit être intégré dans le genre *Homo*, puisqu'il « cette forme paraît posséder ce qui pourrait être considéré comme le principal caractère générique d' *Homo*, à savoir la posture droite »⁷⁶. Mayr regroupe donc tous les australopithèques sud-africains dans l'espèce *Homo transvaalensis*. Il consacre d'autre part l'espèce *Homo erectus*, qui rassemble les pithécantropes et les sinanthropes asiatiques, aux côtés de l'espèce *Homo sapiens*, qui inclut les néandertaliens. Cette réduction taxinomique radicale, consistant à intégrer toutes les espèces fossiles d'homininés dans le genre *Homo*, constitue toutefois un geste profondément paradoxal, parce qu'il consacre dans la station verticale le propre de l'humain, impliquant toutes ses autres caractéristiques. En effet, selon Mayr, l'acquisition de la posture droite est synonyme d' un « changement vers un mode de vie terrestre »⁷⁷, qui implique nécessairement « la libération des extrémités antérieures pour de nouvelles fonctions qui, en retour, ont stimulé l'évolution du cerveau »⁷⁸.

La redéfinition de la famille des *Hominidae* à partir du critère de la bipédie est toutefois aussi problématique que celle du genre *Homo* proposée par Mayr. Le terme d' « hominidé » est en effet profondément ambigu, comme le souligne Cela-Conde, puisqu'on ignore généralement s'il faut l'entendre dans un vernaculaire (comme la traduction courante du terme latin *Hominidae*) ou dans un sens technique, dont il est alors difficile de produire une définition non-tautologique (un « hominidé » étant alors défini comme un membre de la famille des *Hominidae*)⁷⁹. La nouvelle démarcation inaugurée par la catégorie d' « hominidé » constitue une source de confusion majeure dans la mesure où elle n'est pas strictement taxinomique. Le terme « hominidé » reçoit en effet une signification morphologique, en étant utilisé comme synonyme de « ressemblant à l'humain » (*human-like*), tandis que le terme « pongidé » est utilisé comme synonyme de « ressemblant au grand singe » (*ape-like*). Cela-Conde cite une remarque très révélatrice de Brace, qui déclare en 1965 que « le terme "pongidé" est habituellement utilisé pour désigner tout ce qui ressemble plus au grand singe qu'à l'humain »⁸⁰. Inversement, le terme « hominidé » désigne « tout ce qui ressemble plus à l'humain qu'au grand singe »⁸¹. Cette utilisation des termes « hominidés » et « pongidés » dans un sens morphologique est illustrée par la manière dont Le Gros Clark décrit l'os de la cheville de l'australopithèque sud-africain de Kromdraai : ce talus est décrit par une combinaison de « traits hominidés », liés à la stabilité de l'articulation de la cheville supportant le poids du corps en position érigée, et de « traits pongidés », suggèrent une grande mobilité sur la partie frontale du pied⁸².

La simplicité de la démarcation entre humain et non-humain établie au milieu du XXe siècle

76. *Ibid.*, p. 111 : « this form appears to possess what might be considered the principal generic character of *Homo*, namely, upright posture ».

77. Mayr E. (1950), « Taxonomic categories in fossil hominids », *op. cit.*, p. 111 : « shift to a terrestrial mode of living ».

78. *Ibid.*, p. 111 : « the freeing of the anterior extremity for new functions which, in turn, have stimulated brain evolution ».

79. Cela-Conde, C. J. (1998), « The meaning of *Hominidae* », *Human evolution*, 13(3-4), p. 251-264. p. 252

80. Brace C.L. (1967), *The Stages of Human Evolution*, *op. cit.*, p. 78 ; the term "pongid" is usually used to designate anything that is more ape-like than human-like »

81. Cela-Conde, C.J. (1998), *op. cit.*, p. 252 « anything that is more "human-like" than "ape-like" »,

82. Le Gros Clark ,W. E. (1955), *The fossil evidence for human evolution*, *op. cit.*

à partir du critère de la bipédie masque donc des ambiguïtés fondamentales. Cette période est caractérisée par la mise à distance définitive du volume cérébral comme critère de définition de la famille humaine, encore défendu par Keith en 1948 avec la notion de « Rubicon cérébral »⁸³. La révélation de la fraude de Piltdown en 1953 joue un rôle certain dans le déclin du critère cérébral. Toutefois, cette rupture est aussi motivée par la reconnaissance d'un biais inhérent à l'approche cérébraliste : le critère cérébral est aussi disqualifié par son anthropomorphisme. Le postulat tacite selon lequel un gros cerveau est l'attribut essentiel des *Hominidae*, alors qu'il caractérise seulement l'espèce humaine actuelle, a constitué selon Le Gros Clark une source de confusion majeure dans la paléanthropologie⁸⁴. Toutefois, la redéfinition des *Hominidae* par le critère postural et locomoteur de la bipédie érigée est-elle réellement affranchie de cette difficulté ?

5.2.2 L'outil comme critère de définition du genre *Homo*

Tandis que la bipédie est promue comme critère de définition de la famille des *Hominidae*, l'outil est consacré dans les années 1950 comme l'attribut du genre *Homo*. La promotion de l'outil, interprété comme le vestige d'une culture, est le deuxième geste caractéristique de la « modernité » en paléanthropologie. Ce critère culturaliste de définition de l'humain est illustré de manière paradigmatique par *Homo habilis*, dont la description est publiée en 1964. Ce double critère de définition de l'humain par la bipédie et par l'outil vient-il diviser le concept unifié d'humain que la bipédie a fourni, en étant consacrée comme le critère de définition de la famille taxinomique humaine ? Les deux critères de la bipédie et de l'outil sont en effet utilisés pour définir l'humain aux deux niveaux taxinomiques de la famille et du genre ; ils correspondent aussi à deux concepts différents d'humain, selon qu'il est défini par la bipédie – dont on a vu qu'elle n'était pas clairement distincte de la station droite⁸⁵ – ou par l'outil. Le concept unifié d'humain se dédouble donc aussitôt qu'il a été proposé.

En effet, le critère de l'outil réinstitue une démarcation dans la famille humaine : il conduit à distinguer les « préhumains » et des humains. Ainsi, tout en affirmant que les appellations ambiguës d' « homme », de « singe » ou d' « homme-singe » doivent être bannies de la paléanthropologie moderne, au profit de catégories taxinomiques clairement définies, Le Gros Clark recourt pourtant à ces dénominations confuses : si les australopithèques « sont certainement des hominidés au sens taxinomique, les termes "homme" et "humain" peuvent difficilement s'appliquer à eux, car il n'y a aucune preuve qu'ils possédaient aucun des attributs spéciaux qui sont communément associés avec les êtres humains. Ils doivent plutôt être considérés comme les représentants d'une phase préhumaine dans la séquence d'évolution des hominidés »⁸⁶. Les australopithèques sont des « hominidés » sans être des humains, puisqu'ils possèdent la propriété d'être bipèdes, sans posséder cet attribut spécial qu'est l'outil. Le Gros Clark cite en effet l'ouvrage *Man the toolmaker* de Kenneth Oakley⁸⁷, exemple emblématique de la redéfinition de l'humain par le critère de l'outil.

83. Keith, A. (1948), *A new theory of human evolution*, London, Watts.

84. Le Gros Clark, W.E. (1955), *The fossil evidence for human evolution*, *op. cit.*

85. Mayr, E. (1950), « Taxonomic categories in fossil hominids », *op. cit.*

86. Le Gros Clark W. E. (1955), *op. cit.* « while they [the Australopithecinae] are certainly hominids in the taxonomic sense, the terms « man » and « human » can hardly be applied to them, for there is no certain evidence that they possessed any of the special attributes which are commonly associated with human beings. They are to be regarded, rather, as representatives of the prehuman phase of the hominid sequence of evolution »

87. Oakley est aussi l'auteur des travaux sur la datation au fluor des ossements de Piltdown, qui révèlent l'âge

La définition de l'humain comme « primate faiseur d'outil » a été développée par cet anthropologue britannique, qui définit l'humain comme « un animal social, distingué par la "culture" : par la capacité à faire des outils et à communiquer des idées »⁸⁸. Le critère culturaliste conduit Oakley à distinguer une « phase préhumaine de l'évolution des hominidés »⁸⁹, où des « proto-hominidés » bipèdes « auraient été anatomiquement équipés pour utiliser des outils »⁹⁰, sans avoir le niveau d'intelligence requis pour en fabriquer, et une phase « humaine » de l'évolution des hominidés, caractérisée par « la fabrication d'outils, [qui] est l'une des caractéristiques fondamentales de l'homme du point de vue biologique »⁹¹. En vertu de cette nouvelle démarcation fondée sur l'utilisation et sur la fabrication d'outils, affirme Oakley, « le problème de l'ancienneté de l'homme se résoud de lui-même dans la question de l'âge géologique des premiers artefacts connus »⁹². Mais cette démarcation révèle aussi que la signification des termes « hominidé » et « humain » cesse de coïncider : « la définition de l'homme comme primate *faiseur* d'outil implique que le terme "humain" devrait être appliqué seulement aux membres les plus tardifs de la famille des *Hominidae* »⁹³. On notera également que l'outil conduit Oakley à définir l'humain comme celui qui « est devenu la plus adaptable de toutes les créatures »⁹⁴. Le cadre théorique consacré au milieu du XXe siècle en paléanthropologie, fondé sur l'outil et la culture, voit donc la réinstitution de démarcations au sein de la lignée humaine, où plusieurs degrés d'humanité sont distingués.

Toutefois, ces deux concepts d'humain définis par le critère de la bipédie et de l'outil se trouvent aussi articulés, dans la mesure où est la bipédie est pensée comme la condition de possibilité de la libération des mains et donc de l'outil. « Lorsque les précurseurs immédiats de l'homme ont acquis la capacité à marcher habituellement en se tenant droit, leurs mains sont devenues libres pour faire et manipuler des outils »⁹⁵, écrit ainsi Oakley. Cette conséquence de la bipédie à l'outil s'exprime dans la relation que Leroi-Gourhan établit entre la station verticale, la libération et le développement du cerveau. Cette articulation entre le critère de la bipédie et le critère de l'outil se présente aussi comme une articulation entre un critère naturaliste et un critère culturaliste de définition de l'humain. En effet, dans le cadre néo-darwinien consacré à cette époque en paléanthropologie, la culture est envisagée comme le résultat spécifiquement humain d'un processus d'évolution biologique. En 1950, Washburn déclare ainsi que « la tâche de l'anthropologue consiste à évaluer comment le développement de la culture a affecté l'évolution physique »⁹⁶. La nouvelle anthropologie physique qu'il définit en 1951 étudie « les interrelations entre l'histoire

récent du crâne d'*Eoanthropus* et donc la fraude associée à l'assemblage d'un crâne d'*Homo sapiens* et d'une mandibule d'orang-outang. Voir Oakley, K. P. (1949), « The fluorine-dating method », *American Yearbook of Physical Anthropology*, 5, pp. 44-49.

88. Oakley (1949), *Man the Tool-maker*, Londres, British Museum, p. 1

89. Oakley, K. P. (1951), « A definition of man ». *Science News*, 20, p. 69-81, p. 69 : « prehuman phase of hominid evolution »

90. Oakley, K. P. (1961), « On man's use of fire, with comments on tool-making and hunting », in S. L. Washburn (éd.), *Social life of early man*, Chicago, Aldine, p. 176-193.

91. *Ibid.*, p. 183

92. Oakley, K. P. (1949), *op. cit.*, p. 3. « the problem of the antiquity of man resolves itself into the question of the geological age of the earliest known artefacts »

93. Oakley, K.P. (1961), *op. cit.*, p. 183

94. Oakley, K.P. (1949), *op. cit.*, p. 1

95. *Ibid.*, p. 1

96. Washburn, S. L. (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », *op. cit.*, p. 69

des outils et l'évolution biologique »⁹⁷. Ainsi, l'anthropologue américain considère que la main du grand singe était « pré-adaptée »⁹⁸ pour l'utilisation d'outils : lorsqu'elle a été libérée par l'adoption de la bipédie, « de nouvelles pressions sélectives venant avec l'utilisation d'outils ont changé la main de grand singe en main humaine »⁹⁹. La bipédie est donc ici considérée comme l'événement adaptatif qui permet l'émergence des autres caractéristiques humaines, en commençant par permettre l'utilisation d'outils : « en résumé, c'est la bipédie qui a lancé l'homme sur sa carrière évolutionnaire séparée. Mais l'utilisation d'outils a été presque aussi précoce. Les changements biologiques dans la main, le cerveau et la face font suite à l'utilisation d'outils et sont dûs aux nouvelles pressions de sélection que les outils ont créées »¹⁰⁰. L'articulation entre la bipédie et l'outil assure ainsi une jonction entre l'anthropologie physique et l'anthropologie culturelle : l'outil est pensé dans la continuité de la nature, tout en étant l'instrument d'un dépassement de la nature biologique dans la culture. Washburn est aussi le théoricien de l'homme chasseur, qu'il insère dans une séquence évolutionnaire qu'il énonce ainsi : « un grand singe, un australopithèque utilisateur d'outil, un homme ancien chasseur-doué de parole et faiseur d'outils complexes, et l'homme moderne »¹⁰¹. Cette définition de l'humain par la culture et par l'outil trouve son expression emblématique dans la fameuse théorie de « l'homme chasseur » (*Man the Hunter*), thème du symposium organisé à Chicago en 1966 par Washburn et DeVore¹⁰². Autour de cette thématique étaient rassemblés des chercheurs issus de l'anthropologie sociale, comme Claude Lévi-Strauss¹⁰³, ou Marshall Sahlins, et de l'anthropologie évolutionniste, comme Washburn lui-même. La recherche d'un concept universel de l'humain est motrice dans cette réflexion. La couverture de *Man the Hunter*, publié en 1968, vante d'ailleurs « la première étude intensive sur un stade unique, crucial, du développement : le mode de vie chasseur de l'homme, autrefois universel » [*man's once universal hunting way of life*]. L'universalité du nouveau concept d'humain recherché à cette époque est ici explicite : cette universalité est fondée sur « l'unité biologique de l'humanité », réaffirmée par les différents participants du symposium. « Affirmer l'unité biologique de l'humanité, c'est affirmer l'importance du mode de vie chasseur », déclare Washburn dans sa réflexion sur « l'évolution de la chasse ». Selon lui, le mode de vie lié à la chasse des premiers humains a instauré une séparation biologique, psychologique et comportementale avec les grands singes¹⁰⁴. Popularisée par Robert Ardrey avec *The Hunting Hypothesis* en 1976¹⁰⁵, la théorie de « l'homme chasseur » a aussi été largement critiquée, notamment par des scientifiques féministes comme Sarah Hrdy, qui publie en 1981 *The Woman That Never Evolved*, (*La femme qui n'évoluait jamais*) ou Adrienne Zihlman, qui publie en 1983 *Woman the Gatherer* (*La femme cueilleuse*). En effet, la théorie de « l'homme chasseur » développée par Washburn apparaît comme l'exemple même d'une fausse universalité : loin d'être l'incarnation d'un nouveau concept universel d'humain, « l'homme chasseur » semble bien davantage être le miroir de l'homme blanc occidental, projetant sur ses ancêtres fossiles des rapports de domination qui

97. Washburn, S. L. (1959), « Speculations on the interrelations of the history of tools and biological evolution », *Human Biology*, 31, 1, p. 21-31.

98. *Ibid.*, p. 24

99. *Ibid.*, p. 24

100. *Ibid.* p. 31

101. *Ibid.*, p. 29

102. Lee, R.B, DeVore, I. (1968). *Man the hunter*, Chicago, Aldine

103. A l'occasion de ce symposium, Lévi-Strauss prononce une allocution sur « le concept de primitivité », dans laquelle il questionne l'universalité du concept d'humain en anthropologie.

104. Washburn, S.L., Lancaster, C.S. « The evolution of hunting », in *Man the Hunter* (1968), *op. cit.*, p. 293-303, p. 303

105. Ardrey, R. (1976), *The Hunting Hypothesis*, New York, Atheneum

trouvent ainsi leur justification biologique. L'ambiguïté de l'« homme », entre concept genré et concept universaliste, est au centre de cette polémique.

5.2.3 *Homo habilis* : les limites de la redéfinition du genre *Homo*

En 1964, la description de l'espèce *Homo habilis* vient consacrer cette redéfinition de l'humain par l'outil¹⁰⁶. Louis Leakey, l'un des trois co-auteurs de la description d'*Homo habilis* en 1964, défend depuis plusieurs décennies la définition du genre *Homo* par l'outil. A partir de 1931, ce dernier a conduit des campagnes de fouilles en Afrique de l'Est, à Olduvai, où sont mis au jour de nombreux outils lithiques¹⁰⁷. Cette industrie dite « oldowayenne » est constituée essentiellement de galets taillés sur une ou deux faces, d'éclats de pierre aux bords vifs ou retouchés¹⁰⁸. Leakey dispose donc de centaines d'artefacts préhistoriques sans avoir mis au jour d'homininé fossile susceptible de les avoir fabriqués. En 1959, le crâne OH5 découvert à Olduvai (daté à 1,75 millions d'années) est attribué à *Zinjanthropus boisei* (puis à *Australopithecus boisei*). Décrit comme le « premier homme au monde »¹⁰⁹, sans être attribué à *Homo*, il est susceptible d'être l'auteur des outils précédemment mis au jour par Leakey : avec *Zinjanthropus*, le lien entre *Homo* et la fabrication d'artefacts se trouve alors brisé, comme le remarquent Wood et Collard¹¹⁰. Or, Leakey a la conviction qu'*Homo* est l'auteur des outils trouvés à Olduvai Gorge, et pas *Australopithecus*¹¹¹.

Cette définition du genre *Homo* par l'outil détermine l'interprétation des fossiles qui sont ensuite mis au jour à Olduvai : il s'agit d'une mandibule et de dents (OH4), d'un crâne (OH7) et de vestiges postcrâniens (OH8, Figure ??). Leakey joue un rôle très fort dans l'attribution de ces spécimens fossiles au genre *Homo*. Le nom d'espèce *habilis* a été suggéré aux auteurs de la description par Dart¹¹², qui a développé le concept de la « culture ostéodontokératique », suite à la découverte de nombreux ossements accompagnant les fossiles attribués à *Australopithecus prometheus*¹¹³. Selon lui, cette espèce, qui aurait utilisé des os, des dents et des cornes comme armes de prédation¹¹⁴, représente une phase de « transition prédatrice du grand singe à l'humain »¹¹⁵. *Homo habilis* est donc exemplairement conforme aux attentes théoriques. Pourtant,

106. Leakey, L. S.B., Tobias, P. V., Napier, J. R. (1964), « A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge », *Nature*, 202(4927), p. 7-9.

107. Leakey, L. S. B. (1951). *Olduvai Gorge : A Report on the Evolution of the Hand-axe Culture in Beds I-IV. With Chapters on the Geology and Fauna*, New York, Cambridge University Press.

108. Leakey, M. D. (1966), « A review of the Oldowan culture from Olduvai Gorge, Tanzania », *Nature*, 210, p. 462-466.

109. Leakey, L. S. B. (1960), « Finding the world's earliest man », *National Geographic Magazine*, 118, pp. 420-435

110. Wood, B., Collard, M. (1999), « Is *Homo* Defined by Culture? », *Proceedings of the British Academy*, vol. 99, p. 11-24 : p. 13

111. Leakey, L. S. B. (1960), « The origin of the genus *Homo* », in S. Tax (éd.), *The Evolution of Man : Man, Culture, and Society*, Chicago, University of Chicago Press, p. 17-32.

112. Leakey, L. S.B., Tobias, P. V., Napier, J. R. (1964), « A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge », *op. cit.*, p. 8

113. On pourra se référer, concernant la figure de « l'homme prométhéen », à l'analyse de Claudine Cohen : Cohen C. (2005), « *Homo prometheus* », *Communications*, 78, pp. 175-187.

114. Dart, R. A. (1957), « The Osteodontokeratic Culture of *Australopithecus prometheus* », *Transvaal Museum Memoir* n°10.

115. Dart, R. A. (1953), « The predatory transition from ape to man », *International Zoological and Linguistic Review*, 1, p. 201-217, p. 209 : Dart décrit les australopithèques comme des « tueurs confirmés », tenant cette violence originelle pour la « marque de Caïn [qui] sépare l'homme de ses parents anthropoïdes et l'allie aux carnivores les plus meurtriers ».

en 1992, Tobias considérera qu'il s'agit d'une découverte prématurée¹¹⁶.

Or, *Homo habilis* – qui, comme les autres fossiles évoqués jusqu'alors, a suscité une large polémique – révèle les difficultés inhérentes à ces nouvelles démarcations, bien plutôt qu'elle ne démontre leur limipidité en tant qu'outils épistémologiques. La description de cette espèce met à la fois en jeu l'outil comme critère de définition du genre *Homo*, mais elle fait aussi appel au critère de la bipédie. En effet, l'outil, signifié dans le nom *Homo habilis*, est absent de la diagnose de cette nouvelle espèce; il ne figure pas non plus dans la révision de la diagnose du genre *Homo* également exposée dans l'article de 1964. En vertu des règles de la nomenclature taxinomique héritées de Linné, la description scientifique d'une espèce s'appuie uniquement sur des caractères anatomiques et non sur des caractéristiques comportementales, telles que la fabrication d'outils. Ni la description de l'espèce *Homo habilis*, ni la nouvelle diagnose du genre *Homo* qui l'accompagne ne font mention du comportement culturel, qui est pourtant conceptuellement déterminant dans l'interprétation de ces fossiles. Tobias évoque rétrospectivement cette description de 1964 comme une diagnose « conventionnelle »¹¹⁷. C'est seulement dans les dernières lignes de cet article qu'est abordée l'épineuse question de l'auteur des outils de pierre d'Olduvai : *Zinjanthropus boisei* et *Homo habilis* sont deux candidats potentiels, mais cette dernière espèce étant probablement « plus avancée », *Homo* est vraisemblablement celui qui a fabriqué ces outils, tandis que *Zinjanthropus* était peut-être un intrus sur un site humain ou une victime d'*Homo habilis* (même si la théorie de la prédation de Dart n'est pas citée explicitement).

Dans le cas d'*Homo habilis*, la définition philosophique de l'humain par l'outil a de toute évidence précédé le raisonnement scientifique conduit à partir des vestiges d'Olduvai. Les explications apportées par Tobias pour justifier leur interprétation sont à ce titre éloquente : « l'anatomie à elle seule ne pouvait pas nous dire si cette nouvelle créature était l'*Australopithecus* le plus avancé ou l'*Homo* le plus bas »¹¹⁸. En faisant écho à l'interrogation de Huxley, demandant si le crâne de Neandertal représentait le singe le plus anthropoïde ou l'humain le plus pithécoïde jamais découvert, cette déclaration met en évidence le déplacement de la démarcation entre humain et non-humain qui se joue ici : cette démarcation ne concerne plus ici le grand singe et l'humain, mais l'homininé et l'humain. Cette déclaration met aussi en évidence le déplacement des critères, qui se concentre sur l'outil. C'est en effet parce qu'*H. habilis* était « un utilisateur d'outils, un modificateur d'outils et même un faiseur d'outil *ad hoc* » (mais « pas au-delà »), qu'il doit être attribué à *Homo*, pas à *Australopithecus*¹¹⁹. L'expression « *ad hoc* », si elle désigne ici la fabrication seulement occasionnelle d'outils chez *Homo habilis*, évoque néanmoins le caractère *ad hoc* de la description d'*Homo habilis*, puisque celle-ci est rendue conforme à la définition de l'humain par l'outil élaborée dans le cadre conceptuel de la paléanthropologie « moderne ».

Pourtant, si la définition culturaliste de l'humain par l'outil préside à l'assignation des vestiges fossiles d'Olduvai à *Homo habilis*, la description de cette espèce repose en grande partie sur les deux critères concurrents du cerveau et de la bipédie. Bien que les auteurs affirment qu'il est désormais « impossible de s'appuyer sur seulement un ou deux caractères, tels que la capacité

116. Tobias, P. V. (1992), « The species *Homo habilis* : example of a premature discovery », *Annales Zoologici Fennici*, vol. 28, p. 371-380

117. Tobias, P. V. (1992), « The species *Homo habilis* : example of a premature discovery », *op. cit.*, p. 376

118. Napier, J.R., Tobias, P.V., (1964), « The case for *Homo habilis* », *The Times*, Londres, 5 juin 1964 : cité par Tobias, P. V. (1992), *op. cit.*, p. 377

119. *Ibid.*

crânienne ou une posture érigée, comme critères nécessaires d'appartenance » au genre *Homo*¹²⁰, ces deux critères jouent néanmoins un rôle déterminant dans l'interprétation d'*Homo habilis*. Leakey, Tobias et Napier proposent en effet une nouvelle diagnose du genre *Homo*, faisant état d'une grande variabilité générique de la capacité crânienne, entre 600 à 1600cm³. Le seuil cérébral jugé nécessaire pour appartenir au genre *Homo* se trouve donc réduit à 600cm³, tandis que le « Rubicon cérébral » de Keith était situé à 750 cm³ (une capacité crânienne inférieure à ce nouveau seuil cérébral de 600 cm³ ne saurait à elle seule justifier l'exclusion du genre *Homo*, soulignent toutefois les auteurs). Cette nouvelle diagnose du genre *Homo* permet donc d'y intégrer l'homininé d'Olduvai, dont le volume cérébral est précisément évalué à 600 cm³ à partir du crâne OH7. La révision *ad hoc* de la définition du genre *Homo* selon le critère cérébral permet d'appuyer l'appartenance à ce genre des fossiles d'Olduvai, leur comportement culturel lié à l'outil étant insuffisant pour étayer cette appartenance du point de vue taxinomique.

Outre le critère de l'outil – inexploitable sur le plan taxinomique – et le critère cérébral – redéfini en fonction du crâne d'*Homo habilis*, le critère de la bipédie érigée joue un rôle fondamental dans l'interprétation des fossiles d'Olduvai. En effet, les os de la main d'*Homo habilis* sont moins « humains » que les os du pied : c'est donc en montrant que le pied d'*Homo habilis* est un pied humain que les auteurs fondent aussi son attribution au genre *Homo*. Dans la description de cette nouvelle espèce, la ressemblance de ce pied fossile avec un pied humain actuel est déjà mise en avant, les auteurs soulignant que « pour nombre de leurs caractères, les os du pied se trouvent dans l'intervalle de variation d'*Homo sapiens sapiens* »¹²¹. Cette ressemblance se trouve encore plus clairement établie dans l'article consacré à la description du pied, qui met en jeu les principes d'interprétation fondamentaux du cadre interprétatif néo-darwinien. Cette description s'emploie en effet à mettre en évidence l'adaptation du pied OH8 à la bipédie, en référant la bipédie d'*Homo habilis* à la bipédie humaine actuelle : Day et Napier soulignent que le pied d'*Homo habilis* présente toutes « les adaptations du squelette du pied de l'homme moderne associés avec une démarche bipède à grands pas »¹²². Ils concluent donc que « cet individu possédait dans son pied les critères requis pour une position érigée et une démarche complètement bipède »¹²³. On retrouve ici les caractéristiques du pied consacrées dans le cadre de l'anatomie comparée comme des traits propres à l'humain, à savoir le hallux et l'appui plantigrade du pied : « le hallux est épais, en adduction et plantigrade »¹²⁴. Le pied d'*Homo habilis* est donc présenté comme un pied humain, indiquant une bipédie identique à celle d'*Homo sapiens* : la bipédie humaine représente donc un critère décisif dans cette description, aux côtés de l'outil.

120. Leakey L.S.B. , Tobias, P. V., Napier, J. R. (1964), « A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge », *op. cit.*, p. 7.

121. *Ibid.*, p. 8

122. Day, M.H., Napier, J.R., (1964), « Fossil foot bones », *Nature*, 201, 4923, p. 669-670, p. 670

123. *Ibid.*, p. 670

124. Leakey L.S.B. , Tobias, P. V., Napier, J. R. (1964), *op. cit.*, p. 8

5.3 La redéfinition fonctionnelle de la bipédie comme comportement

5.3.1 La conception holiste du « patron » locomoteur

La conception de la bipédie développée en paléanthropologie au milieu du XXe siècle est marquée par une approche holiste du squelette locomoteur reposant sur la notion de « patron » (*pattern*). Le concept de « patron morphologique total » (*total morphological pattern*) est mis avant par Le Gros Clark pour souligner que le statut taxinomique et phylogénétique d'un spécimen fossile ne peut pas être déterminé à partir d'un seul caractère morphologique isolé : il dépend d'une combinaison de caractères morphologiques intégrés dans la totalité d'une structure anatomique¹²⁵. Ainsi, l'appartenance à la lignée humaine d'un spécimen fossile ne peut pas être réfutée à partir d'un seul caractère morphologique : l'assignation taxinomique met en jeu le « patron morphologique total des membres et du pelvis »¹²⁶ associé à la bipédie, impliquant à la fois la longueur des membres inférieurs, la structure osseuse du pied et de la cheville ainsi que la conformation du pelvis. Si l'argument holiste utilisé par Le Gros Clark vise surtout à montrer qu'un seul caractère morphologique est insuffisant pour exclure un spécimen fossile de la lignée humaine, il s'ensuit qu'un seul caractère morphologique associé à la bipédie est également insuffisant pour inclure un spécimen fossile dans la lignée humaine. Or, nous verrons dans le chapitre suivant que la tendance à mettre en avant des caractères isolés associés à la bipédie s'est développée en paléanthropologie en dépit de cette perspective holiste.

De plus, on peut s'interroger sur la portée épistémologique de cette conception holiste de la bipédie comme « patron morphologique total des membres et du pelvis », puisque les caractères morphologiques impliqués dans ce patron ne sont jamais connus dans leur totalité : par exemple, dans le cas d' *Homo habilis*, on ne dispose que de quelques os du pied. Il faut donc comprendre que le concept holiste de la bipédie comme totalité de caractères morphologiques constitue un idéal régulateur dans l'interprétation des vestiges postcrâniens : l'interprétation d'une partie doit être conduite en référence à une totalité pourtant absente. D'autre part, chacune des parties impliquées dans la totalité du patron locomoteur associé à la bipédie se laisse encore concevoir comme une totalité à elle seule. Le Gros Clark évoque ainsi le « patron morphologique total » représenté par le pelvis des australopithèques¹²⁷ : cette totalité est irréductible à une somme de caractères, parce qu'elle engage un ensemble de relations entre ces différents caractères, en rapport avec la station droite. Par exemple, la réorientation de l'articulation sacrée est liée à la rotation du sacrum, elle-même en rapport avec la disposition des viscères.

Ce courant holiste a deux cibles principales. D'une part, il vise l'ancienne morphologie descriptive, dans laquelle des caractères isolés ont été exploités pour exclure des fossiles de la lignée humaine. D'autre part, il vise la méthode statistique d'analyse des caractères morphologiques, qui commence à être utilisée à cette époque. Cette méthode consiste à quantifier la ressemblance morphologique en calculant la valeur moyenne de certains caractères chez les espèces actuelles pour les comparer avec celle des spécimens fossiles. Cette méthode a notamment été utilisée

125. Le Gros Clark, W. E. (1955), *The fossil evidence for human evolution*, *op. cit.*, p. 15

126. *Ibid.*, p. 14

127. *Ibid.*, p. 148

à propos du fémur de *Plesianthropus transvaalensis* pour montrer que ce spécimen, apparemment très proche d'un fémur humain, se situe à mi-distance d'un fémur humain et d'un fémur de singe¹²⁸. En 1950, le primatologue Solly Zuckerman s'appuie également sur cette méthode statistique pour remettre en question l'appartenance des australopithèques à la lignée humaine, en suggérant que les caractères de la denture des australopithèques sud-africains sont « pongidés » plutôt qu' « hominidés »¹²⁹. Ce conflit oppose donc deux méthodes d'évaluation de la ressemblance morphologique : l'une, fondée sur la méthode statistique d'analyse des caractères, entend tirer son objectivité d'une approche purement quantitative ; l'autre, fondée sur le concept de « patron morphologique total », tire sa pertinence d'une approche qualitative des relations entre les caractères morphologiques¹³⁰.

Ce retour holiste à la notion de « totalité », pensée comme patron, apparaît aussi comme une réponse à l'évolution différenciée des parties du corps, consacrée dans le cadre néo-darwinien : si les membres inférieurs ont évolué avant les membres supérieurs et le cerveau, l'hypothèse d'une évolution harmonieuse du corps dans sa totalité, dont toutes les parties s'humaniseraient en même temps, est définitivement enterrée. Cette évolution différentielle des parties du corps est consacrée par le concept d'évolution « mosaïque », forgé par l'embryologiste G. de Beer en 1954¹³¹. Dans une étude sur *Archaeopteryx*, il compare la morphologie de ce dinosaure à plumes, vivant il y a 150 millions d'années, à une « mosaïque dans laquelle certains caractères sont parfaitement reptiliens, et d'autres non moins parfaitement aviens. [...] La transition des reptiles aux oiseaux était caractérisée par ce que je propose d'appeler évolution mosaïque »¹³². En paléoanthropologie, la prise en compte du concept de mosaïque se traduit par la consécration des termes « ressemblant à l'humain » (*human-like*) ou « ressemblant aux grands singes » (*ape-like*), utilisés comme synonymes de caractères « hominidés » et « pongidés ». La dichotomie fondamentale entre *Hominidae* et *Pongidae* se trouve naturellement réinvestie dans l'interprétation de la structure. L'évolution différenciée des parties du corps a notamment pour conséquence de conférer une signification taxinomique différente aux caractères anatomiques, selon la période de l'évolution humaine à laquelle on se situe et selon le « patron » auxquels ils appartiennent. La ressemblance des bras, souligne Washburn, n'a pas la même signification que la ressemblance des jambes¹³³. En effet, dans l'interprétation d'un fossile, des caractères « pongidés » ou « ressemblant aux grands singes » situés sur l'humérus n'ont pas la même signification que des caractères de même type situés sur le fémur : les premiers sont interprétés comme des caractères hérités, représentant le complexe brachiateur des primates ; ils ne sauraient valoir comme motif d'exclusion de la lignée humaine – contrairement à la pratique dominante dans la période précédente. Le second type de caractères, au contraire, est rédhibitoire : un fossile dont le fémur ressemblerait à celui des

128. Kern, H. M., & Straus, W. L. (1949), « The femur of *Plesianthropus transvaalensis* », *American journal of physical anthropology*, 7(1), p. 53-77.

129. Zuckerman, S. (1950), « South African Fossil Anthropoids », *Nature* 165 (4199), p. 652

130. Sur le conflit entre la méthode descriptive et la méthode statistique en paléoanthropologie, voir Richmond, J. (2011), « Discipline and credibility in the post-war australopithecine controversy : Le Gros Clark versus Zuckerman », *History and philosophy of the life sciences*, 34(1-2), p. 43-78.

131. De Beer, G. (1954), « *Archaeopteryx* and evolution », *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 11, p. 160-170

132. *Ibid.*, p. 163. « If now it be asked which kind of transition is shown by, the answer is perfectly clear. It is a mosaic in which some characters are perfectly reptilian, and others no less perfectly avian. [...] the transition from reptiles to birds was characterized by what I propose to call *mosaic evolution* »

133. Washburn, S.L., (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », *op. cit.*, p. 69

grands singes actuels (*ape-like*) ne serait pas considéré comme un « hominidé ».

La reconnaissance de la nature « mosaïque » du processus d'évolution, reflétée dans la morphologie « mosaïque » des fossiles, signale la fin de l'herméneutique structuraliste développée dans le cadre de l'ancienne morphologie. La morphologie idéaliste ou transcendantale, ordonnant les structures dans leur ressemblance à un type, est périmée : selon Mayr, si « chaque type adaptatif est une mosaïque de caractères primitifs et avancés, de traits généraux et spécialisés »¹³⁴, la « morphologie idéaliste », postulant un « changement constant et harmonieux dans toutes les parties du 'type' », se trouve invalidée, et avec elle la « pensée essentialiste »¹³⁵. Le concept structuraliste de « patron », tel qu'il était utilisé par Owen, n'est donc plus adéquat. Or, c'est aussi le principe de la corrélation morphologique énoncé par Cuvier qui se trouve mis à mal par la notion d'évolution mosaïque : si le pied et le crâne ont évolué à des rythmes différents dans la lignée humaine, il n'est plus possible d'inférer de n'importe quelle partie du corps la forme de n'importe quelle autre. Dès lors, la « méthode de Zadig » évoquée par Cuvier et théorisée par Huxley est-elle définitivement enterrée ? Il s'agit plutôt de reformuler le principe de la corrélation morphologique dans le cadre d'une évolution mosaïque de la morphologie. Dans sa conférence de 1950, Simpson propose la reformulation suivante du principe de la corrélation morphologique : au regard de l'évolution mosaïque, ce principe signifie que les différentes parties du corps chez tel animal « n'évoluent pas nécessairement avec la même corrélation » que chez tel autre¹³⁶. Il convient donc de déterminer le type de corrélation propre à chaque lignée évolutionnaire : dans le cas de la lignée humaine, cette corrélation repose sur l'articulation d'un « cerveau ressemblant à celui du grand singe » (*ape-like brain*) et d'une « posture ressemblant à *Homo* » (*Homo-like posture*)¹³⁷. Or, cette évolution différenciée des parties du corps implique une approche holiste : c'est pourquoi Simpson déclare que « le principe de Cuvier est certainement entièrement correct dans cette mesure : chaque organisme individuel doit être une unité intégrée et toutes ses parties doivent être efficacement corrélées »¹³⁸. Par conséquent, l'approche holiste du squelette locomoteur implique une conception non seulement morphologique, mais aussi fonctionnelle de la totalité.

5.3.2 Du morphologique au fonctionnel

Le courant holiste qui émerge en paléoanthropologie au milieu du XXe siècle abrite plusieurs approches antagonistes. En opposition au holisme morphologique théorisé par Le Gros Clark, un holisme fonctionnel émerge en effet dans les années 1960, consistant à conceptualiser la bipédie des hominidés comme un comportement locomoteur. Le grand représentant de ce holisme fonctionnel est John Napier – l'un des auteurs associés à la description d'*Homo habilis* en 1964. La même année, dans un article sur « l'évolution de la marche bipède chez les hominidés », Napier développe

134. Mayr, E. (1963), *Animal Species and Evolution*, Cambridge, Harvard University Press, p. 598

135. *Ibid.*, « There is not a steady and harmonious change of all parts of the 'type', as envisioned by the school of idealistic morphology, but rather a 'mosaic evolution'. Every evolutionary type is a mosaic of primitive and advanced characters, of general and specialized features. »

136. Simpson, G.G. (1950), « Some principles of historical biology bearing on human origins », *op. cit.*, p. 58

137. *Ibid.*, p. 58

138. *Ibid.*, p. 58

la notion de « patron fonctionnel total » (*total functional pattern*)¹³⁹, qu'il met en concurrence avec le « patron morphologique total » théorisé par Le Gros Clark en 1955. Comme ce dernier, Napier est convaincu que l'interprétation du squelette locomoteur est faussée par l'atomisation de la structure anatomique en caractères isolés. Toutefois, aux yeux du primatologue, le holisme morphologique est insuffisant : le concept de totalité n'implique pas seulement une combinaison de caractères morphologiques, mais engage plusieurs niveaux supplémentaires de totalisation.

Napier distingue en effet cinq étapes nécessaires pour interpréter un spécimen fossile dans la perspective d'un holisme fonctionnel. Il convient d'identifier :

1. des « caractères isolés » (*single characters*)
2. des « complexes fonctionnels » (*functional complexes*)
3. le « patron fonctionnel total » (*total functional pattern*)
4. le « patron comportemental total » (*total behavioural pattern*)
5. le « statut écologique et taxinomique » (*ecological and taxonomic status*)¹⁴⁰.

Ce programme inférentiel est mis en application par Napier pour ré-examiner les vestiges postcrâniens des australopithèques sud-africains, parmi lesquels il distingue deux types morphologiques : un « type gracile » de petite taille (habituellement référé au genre *Australopithecus*) et un « type robuste » de grande taille (habituellement référé au genre *Paranthropus*)¹⁴¹. Napier remarque en effet que les comparaisons entre la morphologie postcrânienne des australopithèques et celle d'*Homo sapiens* ont été largement commentées, alors qu'on a jusqu'alors très peu prêté attention aux « différences frappantes dans la morphologie du pelvis et du fémur – et donc dans la démarche – à l'intérieur de la sous-famille des australopithèques »¹⁴². Le concept de « démarche » (*gait*) est ici utilisé pour désigner le « patron fonctionnel total » restitué à partir des « complexes fonctionnels » qui correspondent aux différentes parties du squelette locomoteur (en l'occurrence, le fémur et le pelvis).

L'approche fonctionnelle de la morphologie postcrânienne des australopithèques conduit à l'identification de deux « démarches » différentes, correspondant à des patrons fonctionnels distincts, bien qu'ils soient dans les deux cas associés à une marche bipède. A partir de la morphologie du pelvis ainsi que des extrémités supérieure et inférieure du fémur, la démarche des australopithèques de type « gracile » est jugée « étroitement similaire à celle de l'humain moderne »¹⁴³. Cette bipédie morphologiquement et fonctionnellement humaine est désignée par le concept de « marche à grands pas » (*striding gait*), caractéristique de « l'homme moderne »¹⁴⁴. Au contraire, la démarche des australopithèques robustes est présentée comme un « dandinement » (*waddling*), mobilisant une rotation latérale des hanches comme cela se produit chez les grands singes actuels. A partir de certains caractères morphologique (absence de grand trochanter proéminent, petite taille de la tête du fémur, absence de trace d'un fort ligament ilio-fémoral, forme de l'épine iliaque antéro-supérieure), le comportement locomoteur des australopithèques robustes est décrit comme

139. Napier, J. R. (1964), « The evolution of bipedal walking in the hominids », *Archives de Biologie de Liège*, 75, p. 673-708, p. 674

140. *Ibid.*, p. 674

141. *Ibid.*, p. 689

142. *Ibid.*, p. 687-688

143. *Ibid.*, « the striding gait of modern man », p. 694

144. *Ibid.*, p. 696

« une marche ou course à pas courts, roulante et traînante, physiologiquement inefficace »¹⁴⁵. Selon Napier, ces deux patrons fonctionnels sont liés à deux patrons comportementaux différents, reçoivent une explication d'ordre écologique : il suggère que les australopithèques robustes évoluent dans un environnement arboricole, tandis que les australopithèques graciles évoluent dans un environnement terrestre de savane¹⁴⁶.

On s'étonnera toutefois que l'absence de certains caractères morphologiques associés à la bipédie humaine actuelle soit interprétée comme des différences fonctionnelles chez les australopithèques robustes mais non chez les australopithèques graciles : par exemple l'absence de tubercule glutéal et de pillier iliaque sont interprétés, chez le type robuste, comme l'indice d'une incapacité à transférer le poids du corps d'un pied à l'autre pendant la marche ; chez le type gracile, l'absence de ces caractères morphologiques sont interprétés en rapport avec la petite taille et du faible poids de cet homininé, sans recevoir de signification fonctionnelle. Cette différence de traitement peut être expliquée de deux manières. Soit on peut y voir une conséquence de la méthodologie holiste et fonctionnelle prônée par Napier, impliquant une évaluation globale de la ressemblance fonctionnelle avec la bipédie humaine actuelle, abstraction faite de différences morphologiques locales. Soit on peut y voir un usage partial de cette méthodologie holiste et fonctionnelle, permettant d'écartier à dessein les caractères morphologiques problématiques.

Cette approche fonctionnelle de la morphologie postcrânienne comporte encore d'autres aspects problématiques. Elle implique tout d'abord une difficulté inhérente à la nature de l'objet fossile, puisqu'en paléontologie, on ne dispose que de fragments de formes, dont les fonctions sont absentes : la reconstitution des implications fonctionnelles d'une morphologie constitue une tâche propre à l'interprétation des fossiles. On pourrait penser que cette contrainte épistémologique, liée au caractère inobservable des fonctions associées à l'objet fossile, permet d'évacuer l'un des problèmes posés par les énoncés fonctionnels en biologie, que relève Jean Gayon : les énoncés fonctionnels semblent expliquer un phénomène à partir de ses effets¹⁴⁷, en attribuant à l'effet fonctionnel un rôle causal. Apparemment, l'interprétation fonctionnelle des vestiges fossiles postcrâniens échappe à ce biais téléologique, puisqu'elle implique de partir des caractères morphologiques pour inférer leurs possibles effets dans l'exercice de la fonction locomotrice. Il s'agit, selon la formule de Napier, de déterminer la « signification fonctionnelle »¹⁴⁸ des différences morphologiques entre les spécimens fossiles envisagés. Toutefois, la difficulté n'est contournée qu'en apparence : l'interprétation fonctionnelle des vestiges postcrâniens consiste bien à expliquer la présence de tel ou tel caractère morphologique à partir de son effet supposé, tel que sa signification fonctionnelle dans la bipédie humaine actuelle permet de l'inférer. Les attributs fonctionnels associés à la « marche à grand pas » d'*Homo sapiens* sont en effet utilisés pour expliquer les caractères morphologiques des spécimens fossiles envisagés.

D'autre part, cette approche fonctionnelle semble à première vue pleinement s'inscrire dans le cadre théorique néo-darwinien exposé au début de ce chapitre : alors que l'interprétation des vestiges fossiles dans la période précédente était marquée par une forte suspicion à l'égard des fonctions, soupçonnées de brouiller le message phylogénétique porté par la structure morpholo-

145. *Ibid.*, p. 694 « a short stepping, rolling and shuffling, physiologically uneconomic walk or run »,

146. *Ibid.*, p. 696

147. Gayon, J. (2006), « Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction? Perspective philosophique », *Comptes rendus Palevol*, 5(3), 479-487, p. 480

148. Napier, J. R. (1964), « The evolution of bipedal walking in the hominids », *op. cit.*, p. 693

gique, un statut privilégié est désormais accordé aux caractères fonctionnels, parce qu'ils reflètent les processus d'adaptation sur lesquels porte la sélection. Pourtant, deux conceptions différentes de ce qu'est une fonction sont respectivement mises en jeu dans la théorie néo-darwinienne et dans la pratique interprétative en paléanthropologie¹⁴⁹. En effet, la théorie néo-darwinienne mobilise une conception « étiologique » de la fonction, consistant à considérer que la fonction d'un caractère désigne l'effet pour lequel ce caractère a été sélectionné¹⁵⁰ : « la sélection porte sur la fonction »¹⁵¹, déclare ainsi Washburn, en expliquant qu'avec la réorientation de l'ilium, c'est la fonction du muscle grand fessier, en tant qu'extenseur de la jambe, qui est sélectionnée. Au contraire, la méthode fonctionnaliste d'interprétation exposée par Napier semble mobiliser une conception « systémique » de la fonction, consistant à considérer que la fonction d'un caractère désigne son rôle causal dans le système qui le contient¹⁵². Le holisme fonctionnel promu par Napier vise en effet à intégrer les caractères fonctionnels du squelette postcrânien dans le système locomoteur qui leur donne sens. Pourtant, le système locomoteur d'espèces fossiles est a fortiori inobservable ; de plus, à la différence du concept étiologique, le concept systémique de fonction ne se soucie guère de l'histoire évolutionnaire du caractère dont on discute la fonction, alors que cette dimension est inhérente à l'interprétation d'un spécimen fossile. Sur ce point également, le statut épistémologique accordé à la bipédie humaine actuelle est problématique. En effet, la bipédie humaine actuelle est utilisée comme un modèle fonctionnel pour déterminer le « patron fonctionnel » correspondant à la morphologie postcrânienne des australopithèques ; mais elle constitue également le modèle d'un fonctionnement exemplaire du système locomoteur. Ainsi, Napier déclare que son fonctionnalisme consiste à évaluer le « degré d'amélioration évolutionnaire » des australopithèques à l'aune de la « capacité à marcher relativement parfaite de l'homme moderne »¹⁵³, pour conclure que « la marche à grands pas de l'homme moderne, qui peut être considérée comme l'apogée de l'amélioration de la marche bipède, n'était certainement pas possible chez les australopithèques robustes »¹⁵⁴. Il semble donc que le concept systémique de fonction, défini à partir de la bipédie humaine actuelle, commande ici au concept étiologique de fonction, seuls les caractères jugés fonctionnellement similaires à ceux des humains actuels étant ici soumis à sélection.

En effet, cette approche fonctionnelle de la bipédie en tant que comportement conduit à la reconnaissance d'une diversité locomotrice à l'intérieur de la lignée humaine : le fonctionnalisme a ici pour effet d'accentuer les différences entre les spécimens fossiles considérés, de même qu'il contribuait, chez Cuvier, à accentuer les différences fonctionnelles entre le type locomoteur humain et celui des grands singes. Pourtant, cette diversité locomotrice se réduit à une dichotomie entre une démarche bipède proche de la perfection fonctionnelle représentée par la bipédie humaine actuelle et une démarche bipède présentée comme fonctionnellement inefficace. Cette hiérarchisation fonctionnelle entre bipédie humaine et bipédie non-humaine est reprise par Robinson en 1972 dans *Early hominids posture and locomotion*, vaste synthèse consacrée aux spécimens postcrâ-

149. Sur la distinction entre ces deux concepts de fonction, voir Gayon, J., de Ricqlès, A. (2010), *Les fonctions : des organismes aux artefacts*, PUF

150. Wright, L. (1973), « Functions », *Philosophical Review*, 9, p. 139-168

151. Washburn, S. L. (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », *op. cit.*, p. 71

152. Cummins, R. (1975), « Functional Analysis », *The Journal of Philosophy*, 72, p. 741-765

153. Napier J. R. (1964), « The evolution of bipedal walking in the hominids », *op. cit.*, p. 693

154. *Ibid.*, p. 696 : « the striding gait of modern man which may be regarded as the nadir of bipedal walking improvement was certainly not possible in the robust Australopithecine »

niens d'australopithèques sud-africains qui en présente la première description exhaustive. A la suite de Napier, Robinson met en avant l'existence de différences morphologiques, fonctionnelles et comportementales entre les australopithèques graciles (représentés par *Australopithecus africanus*) et les australopithèques robustes (représentés par *Paranthropus robustus*) : « *Paranthropus* était adapté de manière incomplète à la posture érigée et passait peut-être beaucoup de temps dans les arbres, tandis qu'*Australopithecus* était essentiellement adapté de manière complète à la bipédie érigée à la manière de l'homme moderne »¹⁵⁵.

L'établissement d'une dichotomie entre deux types de comportement locomoteur différents dans la lignée humaine met en jeu la distinction fonctionnelle entre la station droite et la marche bipède. Robinson mobilise en effet la distinction entre les deux concepts fondamentaux impliqués dans la définition de la « bipédie érigée » : le concept postural, associé à la station droite, et le concept locomoteur, associé à la marche bipède. La posture verticale se trouve définie par la capacité à conserver l'équilibre du corps (*capacity for balance*)¹⁵⁶, y compris dans la phase de marche, lorsqu'un seul des deux membres inférieurs supporte à lui seul le poids du tronc. Du point de vue fonctionnel, l'équilibre du corps est lié à l'abaissement du centre de gravité du corps à travers le raccourcissement de l'ilium, l'apparition de courbures lombaires et l'accroissement des membres inférieurs¹⁵⁷. Selon Robinson, l'ensemble de ces modifications, « requises pour produire la méthode uniquement humaine de contrôle de l'équilibre »¹⁵⁸, est présent à la fois chez *Australopithecus* et *Paranthropus*. Ces caractères associés à la station droite correspondent selon Robinson aux « changements essentiels du squelette impliqués dans le réajustement de la quadrupédie à la bipédie érigée »¹⁵⁹. La locomotion bipède est quant à elle définie par la capacité à faire de grands pas (*capacity for striding*)¹⁶⁰, qui suppose l'extension complète de la jambe et dépend de l'orientation du pelvis, de la force musculaire et de la propulsion assurée par le pied. Selon Robinson, *Paranthropus* a la capacité de se tenir droit, sans posséder la « démarche à grands pas » associée à la bipédie humaine actuelle : il représente « un compromis entre le patron grimpeur essentiellement quadrupède des grands singes et le patron efficacement bipède d'*H. africanus* et de l'homme moderne »¹⁶¹. Au contraire, *Australopithecus africanus* est décrit comme « bipède très efficace »¹⁶² et attribué au genre *Homo*. Or, cette assignation au genre *Homo* ne repose pas sur le critère locomoteur, mais sur le critère culturel : selon Robinson, le « type complètement humain d'adaptation locomotrice [...] fait partie du processus d'ajustement à un mode de vie chasseur-cueilleur » et « l'émergence de la culture a fait intégralement partie de ce changement »¹⁶³. Ces deux types locomoteurs représentent deux lignées différentes : les *Homininae* sont définis par la bipédie érigée comme « adaptation prospective à la culture »¹⁶⁴,

155. Robinson, J. T. (1972). *Early hominid posture and locomotion*, Chicago, University of Chicago Press, p. 10 : « P. was incompletely adapted to erect posture and possibly spent much time up in the trees while A. was essentially fully adapted to erect bipedality in the fashion of modern man »

156. *Ibid.*, p. 236

157. *Ibid.*, p. 236-237. Le troisième facteur mentionné par Robinson, l'augmentation de la longueur des membres inférieurs, peut sembler paradoxal, car cette caractéristique est généralement liée à la locomotion et non à la posture. Robinson explique que l'allongement des jambes accroît la masse de la partie inférieure du corps par rapport à la partie supérieure, contribuant ainsi à l'abaissement du centre de gravité.

158. *Ibid.*, p. 237

159. *Ibid.*, p. 259

160. *Ibid.*, p. 240

161. *Ibid.*, p. 244-245

162. *Ibid.*, p. 260

163. *Ibid.*, p. 260

164. *Ibid.*, p. 236

tandis que les *Paranthropinae* sont définis par une bipédie imparfaite, sans activité culturelle. L'émergence d'une bipédie érigée imparfaitement humaine est donc conçue comme un processus intégralement naturel, tandis que son évolution en une bipédie érigée parfaitement humaine est conçue comme le résultat d'un processus culturel. Ainsi, la définition d'un concept unifié d'humain, portant la refondation théorique de la paléanthropologie dans les années 1950, aboutit non seulement à une démarcation entre le critère de la bipédie et le critère de l'outil, mais cette démarcation se traduit à son tour dans la distinction entre une bipédie imparfaitement humaine et une bipédie parfaitement humaine.

5.3.3 Représentations de l'ancêtre et modèles d'évolution de la bipédie

La dialectique entre généralité et adaptation qui se trouve remise en jeu dans cette séquence de l'histoire de la paléanthropologie a des conséquences profondes sur la représentation de l'ancêtre de la lignée humaine. Sur ce point décisif, le cadre néo-darwinien laisse là encore apparaître de redoutables difficultés. Dans le cadre néo-darwinien, la représentation darwinienne de l'ancêtre de la lignée humaine comme ressemblant aux grands singes actuels (*ape-like*), si âprement critiquée dans la période précédente, se trouve réhabilitée. Ce grand singe ancestral est désormais conçu comme l'ancêtre commun à la lignée des *Hominidae* et à celle des *Pongidae* : l'identification d'un grand singe ancestral comme dernier ancêtre commun constitue un acquis définitif, qui ne sera plus remis en question après les années 1960. Cette réhabilitation de la représentation darwinienne de l'ancêtre implique une vaste critique de la généralité ancestrale : l'hypothèse de l'extrême ancienneté géologique de la lignée humaine, avancée dans la période précédente comme support de la conception « généraliste » de l'anatomie humaine, est majoritairement rejetée. Selon Le Gros Clark, cette grande ancienneté n'a été postulée par les anatomistes que pour étayer « l'unicité » de la structure anatomique de l'homme. Or, il estime qu'il n'y a aucune raison objective pour supposer que la famille des *Hominidae* est morphologiquement plus unique qu'une autre famille de mammifères, donc aucune raison pour repousser à l'Oligocène la séparation de la lignée humaine d'avec le stock primate ancestral : celle-ci s'est plus probablement produite au début du Pliocène (il y a environ cinq millions d'années)¹⁶⁵. L'hypothèse de la généralité ancestrale, dont la lignée humaine aurait conservé la non-spécialisation, se trouve également invalidée par la réhabilitation des concepts de sélection et d'adaptation : « il y a des changements réels entre les ancêtres et leurs descendants », affirme ainsi Washburn, soulignant que « la quête d'un ancêtre commun non-spécialisé » constitue « soit un déni de l'évolution, soit la recherche d'un archétype illusoire, philosophique »¹⁶⁶ – tel que l'archétype platonicien auquel se référait Owen.

A première vue, cette redéfinition des rapports phylogénétiques entre humains et grands singes actuels est en profonde affinité avec les données issues de la biologie moléculaire. La proximité phylogénétique entre grands singes et humains est en effet avérée dès 1963, avec les travaux de Goodman, mettant en évidence les protéines sérologiques¹⁶⁷. Dans le cadre de la biologie moléculaire, la date de divergence entre la lignée humaine et la lignée des grands singes est

165. Le Gros Clark, W.E. (1955), *The fossil evidence for human evolution*, *op. cit.*, p. 4

166. Washburn, S.L. (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », *op. cit.*, p. 69-70

167. Goodman, M. (1963), « Man's place in the phylogeny of the primates as reflected in serum proteins », in *Classification and human evolution*, *op. cit.*, p. 204-234.

également revue à la baisse : la notion d' « horloge moléculaire » est introduite en 1965 par Zuckerhandl et Pauling, formulant l'hypothèse d'une divergence à 2,5 millions d'années seulement, contre les 15 à 30 millions d'années jusqu'alors avancées par les paléontologues¹⁶⁸ ; en 1967, les études immunologiques de Sarich et Wilson datent à 5 millions d'années l'ancêtre commun aux humains et aux grands singes africains¹⁶⁹.

Or, ces résultats fondés sur des caractères moléculaires sont particulièrement difficiles à importer dans l'étude de la locomotion des hominidés, fondée sur des caractères fonctionnels et adaptatifs. La taxinomie proposée par Goodman, fondée sur la similarité moléculaire, n'a pas de corrélation adaptative claire. Ce décalage entre ces deux domaines de la biologie (la biologie moléculaire et la morphologie fonctionnelle) a d'importantes conséquences : le sens technique et le sens commun du terme « hominidé » cessent alors de coïncider, comme le souligne Cela-Conde¹⁷⁰. En effet, Goodman inclut les grands singes dans les *Hominidae*, au sens technique (cette acception ne sera entérinée que dans les années 1990 en paléanthropologie), alors même que la dichotomie entre « pongidés » et « hominidés » est déterminante dans le cadre moderne d'interprétation des fossiles. Le cadre néo-darwinien se trouve ici confronté à une difficulté essentielle.

Le débat sur la représentation de l'ancêtre entre les années 1950 et 1970 est pourtant loin de se réduire à une victoire des « pithécophiles » néo-darwiniens sur les « pithécophobes » d'avant-guerre. Tout d'abord, le modèle brachiationniste, jusqu'alors défendu par les tenants du darwinisme en anthropologie, tombe en disgrâce au moment où s'impose l'hypothèse d'un ancêtre ressemblant aux grands singes. Le déclin du modèle brachiationniste est en partie lié au primate fossile *Proconsul*, dont les vestiges postcrâniens sont décrits par John Napier en 1959¹⁷¹ : celui-ci constate que ce primate fossile ne présente pas de caractères associés à la brachiation. Cette mise à distance du concept de « brachiation » s'inscrit aussi dans une réflexion sur les modèles actuels utilisés pour produire la représentation de l'ancêtre. Selon Napier, la « brachiation » constitue le stade ultime de l'adaptation locomotrice arboricole¹⁷², représentée par les brachiateurs arboricoles actuels, en vertu du cadre dichotomique mis en place lorsque la bipédie est reconnue comme une spécialisation caractéristique des « hominidés » et la brachiation comme une spécialisation propre aux « pongidés ». Napier affirme donc que les brachiateurs arboricoles actuels, de même que les quadrupèdes terrestres actuels¹⁷³, sont trop spécialisés pour faire des modèles suffisants du comportement locomoteur ancestral : il reprend l'argument de la spécialisation arboricole excessive des grands singes actuels, que faisaient précisément valoir les anti-brachiationnistes favorables à un ancêtre non-spécialisé. Selon Napier, les semi-brachiateurs constituent un meilleur modèle pour reconstruire le mode de locomotion pratiqué par l'ancêtre de la lignée humaine¹⁷⁴. Le Gros Clark constate de la même manière en 1955 que le squelette postcrânien des grands singes du

168. Zuckerhandl, E., Pauling, L. (1965), « Evolutionary divergence and convergence in proteins », in V. Bryson, H. L. Vogel (éd.), *Evolving Genes and Proteins*, New York, Academic Press, p. 97-166.

169. Sarich, V. M., Wilson, A. C. (1967), « Immunological time scale for hominid evolution », *Science*, 158 (3805), p. 1200-1203.

170. Cela-Conde (1998), « The meaning of *Hominidae* », *op. cit.*, p. 254

171. Napier, J. R., & Davis, P. R. (1959). *The fore-limb skeleton and associated remains of Proconsul africanus*. British Museum.

172. Napier, J. R. (1967), « Evolutionary aspects of primate locomotion », *American Journal of Physical Anthropology*, 27 (3), p. 333-341

173. Napier, J. R. (1963), « Brachiation and brachiators », *Symposia of the Zoological Society of London*, vol. 10, p. 183-195.

174. Napier J.R. (1964), « The evolution of bipedal walking in the hominids », *op. cit.*

Miocène ou du Pliocène n'implique pas de spécialisation des membres, qui ne présentent pas de caractères pongidés, contrairement aux dents. Le fémur et l'humérus de *Dryopithecus*, *Pliopithecus* ou encore *Pronconsul* ressemblent plus aux singes cercopithécoïdes actuels, qui sont quadrupèdes, qu'aux grands singes actuels, beaucoup plus spécialisés. L'origine des *Hominidae*, scellée dans la représentation de l'ancêtre, reste problématique. L'hypothèse de la généralité ancestrale, qui constitue la cible du néo-darwinisme, ne s'est d'ailleurs pas éteinte. En 1961 Straus, dont on a vu au chapitre précédent qu'il l'un de ses éminents représentants, publie un article où il affirme que « l'addiction à la brachiation mène à des spécialisations uniques [...] qui sont absentes chez les hominidés »¹⁷⁵.

L'équivalence entre bipédie et appartenance à la lignée humaine consacrée au milieu du XXe siècle en paléanthropologie se traduit par le statut d'« hominidé » conféré à des grands singes fossiles à partir de leur bipédie présumée. En 1958, la découverte d'un squelette partiel attribué à *Oreopithecus bambolii* conduit ainsi à décrire comme bipède, et donc comme « hominidé » ce grand singe fossile du Miocène¹⁷⁶ : les vestiges fossiles de son pied présentent des caractères morphologiques mis en rapport avec un comportement bipède, tandis que les membres supérieurs présentent des caractères morphologiques suggérant un mode de locomotion arboricole. Le concept de bipédie se trouve ainsi utilisé de manière univoque, comme s'il était nécessairement synonyme d'une bipédie terrestre similaire à la bipédie humaine actuelle et donc synonyme d'« hominidé ». Pourtant, ces caractères associés à la bipédie sont également susceptibles de refléter une bipédie arboricole consistant à marcher sur les branches. Cette équivalence entre bipédie, comportement humain et appartenance à la lignée humaine se trouve également illustrée par l'interprétation de *Ramapithecus*, présenté comme l'ancêtre bipède des humains actuels à partir de caractères mandibulaires et dentaires : ce grand singe fossile est présenté comme un « hominidé » parce qu'il serait caractérisé par une réduction de la taille des canines, un trait caractéristique de l'évolution humaine mis en évidence par Darwin. Cette réduction de la taille des canines se trouve corrélée à l'utilisation d'outils et à la bipédie, comme si une seule de ces caractéristiques impliquait nécessairement toutes les autres¹⁷⁷.

Le grand modèle synthétique d'évolution de la bipédie proposé par Washburn n'a dans ce contexte connu qu'un succès mitigé. Le modèle promu dans la nouvelle anthropologie physique se présente comme une réélaboration du modèle brachiationniste (théorisé par Keith et Gregory), défendu depuis le début du XXe siècle par le courant darwinien favorable à un ancêtre de type grand singe. La nouveauté du modèle de Washburn réside dans la phase de knuckle-walking qu'il insère entre la phase de brachiation et la bipédie¹⁷⁸. Le knuckle-walking désigne un déplacement sur les phalanges antérieures mobilisé dans le comportement locomoteur des chimpanzés et des gorilles. Le modèle de Washburn n'a pas réellement percé à cette époque ; toutefois, l'hypothèse selon laquelle la bipédie humaine trouve son origine dans le knuckle-walking est revenue sur le devant de la scène dans les années 2000 (voir section 7.1.3).

175. Straus Jr, W. L. (1961), « Fossil evidence of the evolution of the erect, bipedal posture », *Clinical orthopaedics*, 25, p. 9-19.

176. Hürzeler, J. (1960), « The significance of *Oreopithecus* in the genealogy of man », *Triangle*, 4, p. 164-174.

177. Simons, E. L. (1961). « The phyletic position of *Ramapithecus* », *Postilla, Peabody Museum of Natural History*, 57, p. 1-9; Conroy, G. C., Pilbeam, D. (1975), « *Ramapithecus* : a review of its hominid status », in *Paleoanthropology, Morphology, and Paleoanthropology*, (éd. R. H. Tuttle), Mouton, The Hague, p. 59-86.

178. Washburn, S. L. (1967), « Behaviour and the origin of man », *Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, p. 21-27.

La locomotion du chimpanzé, dont la biologie moléculaire a révélé la proximité avec l'humain, passe au premier plan, tandis que la période précédente avait consacré dans le pied du gorille le meilleur modèle pour penser l'évolution du pied humain. La promotion du chimpanzé comme modèle pour l'étude de la locomotion des hominins est illustrée par l'étude publiée par Sigmon en 1971 sur « le comportement bipède et l'émergence de la posture érigée chez l'homme »¹⁷⁹. Pour cette disciple de Robison, les études de terrain sur les primates non-humains permettent de déterminer à quels moments ces primates ont recours à la bipédie et de quelle manière ils pratiquent occasionnellement la bipédie. Les études de Kortlandt et de Reynolds sur le mode de vie des chimpanzés ont indiqué qu'un environnement semi-ouvert favorisait la pratique de la bipédie¹⁸⁰, alors qu'un environnement dense de forêt tropicale y est peu propice¹⁸¹. Sigmon étudie en particulier le comportement occasionnellement bipède des chimpanzés, dont la biologie moléculaire a démontré la proximité génétique avec les humains. Les données de la biologie moléculaire sont importées dans une réflexion sur l'adaptation, sans que la corrélation pourtant si problématique entre ces caractères ne soit effleurée.

Le chimpanzé constitue le nouveau modèle pour reconstruire le comportement bipède des hominins. Il s'agit d'un modèle référentiel, et non exemplaire : un tel modèle suppose une extrapolation des primates supérieurs non-humains aux « préhominidés » (*prehominids*). L'extrapolation des chimpanzés aux hominins se justifie, selon Sigmon, par l'hypothèse que « le grade d'organisation du grand singe » représente « la condition pré-hominidé initiale »¹⁸². C'est en effet l'hypothèse établie dans le cadre néo-darwinien depuis deux décennies. Ce modèle repose donc sur l'hypothèse selon laquelle les ancêtres de la lignée humaine étaient bipèdes à la manière des pongidés actuels et dans des circonstances similaires. Ainsi, la bipédie occasionnelle des primates non-humains représente un ensemble de « préadaptations » pour la posture bipède érigée caractéristique de la lignée humaine. Les primates utilisant la bipédie dans des circonstances très variées, « chaque fois que cela améliore les chances de survie de l'organisme »¹⁸³, il est toutefois impossible d'identifier un trait comportemental unique qui soit préadaptatif pour la bipédie. A partir de la bipédie occasionnelle des chimpanzés, prise comme modèle de préadaptation à la bipédie habituelle des hominins, Sigmon élabore un modèle d'évolution de la bipédie comprenant trois étapes : une étape « préadaptative » (comportement bipède occasionnel, dans des circonstances variées) ; une étape « comportementale » (comportement bipède habituel agissant comme « force sélective dans l'évolution »¹⁸⁴) ; une étape « physique » (modification de la structure physiologique et morphologique selon le « patron de sélection » produit par le changement de comportement)¹⁸⁵. Cette période de refondation théorique, dans laquelle la bipédie est consacrée comme l'adaptation initiale à l'origine de la lignée humaine, est donc marquée par l'absence de consensus sur le comportement locomoteur de l'ancêtre commun aux grands singes africains et aux humains actuels. Nous verrons dans les chapitres suivants comment les conflits interprétatifs sur la bipédie des

179. Sigmon, B. A. (1971), « Bipedal behavior and the emergence of erect posture in man », *American journal of physical anthropology*, 34(1), p. 55-60.

180. Kortlandt, A. (1962), « Chimpanzees in the wild », *Scientific American*, 206, p. 128-138 ; Goodall, J. (1965), « Chimpanzees of the Gombe Stream reserve », in *Primate Behavior*, (éd. I. DeVore), New York, Holt, p. 425-473

181. Reynolds V., Reynolds F. (1965), « Chimpanzees of the Budongo Forest », in *Primate Behavior*, *op. cit.*, p. 368-424

182. Sigmon, B. A. (1971), *op. cit.*, p. 58

183. Sigmon, B. A. (1971), « Bipedal behavior and the emergence of erect posture in man », *op. cit.*, p. 56

184. *Ibid.*, p. 57

185. *Ibid.*, p. 57

homininés déterminent des représentations divergentes du comportement locomoteur ancestral à partir duquel la bipédie a évolué.

Chapitre 6

L'humanisation de la bipédie des homininés

Sommaire

6.1	L'archéologie du débat : individu, espèce, genre	170
6.1.1	L'individu : Lucy	170
6.1.2	<i>Australopithecus afarensis</i> : une ou plusieurs espèces?	175
6.1.3	Le genre <i>Australopithecus</i> , prédecesseur ou contemporain du genre <i>Homo</i> ?	179
6.2	La confusion entre morphologie, comportement et phylogénie	182
6.2.1	Morphologie et comportement : l'approche biomécanique	182
6.2.2	Fonction et phylogénie : la terminologie cladistique au service d'une conception adaptationniste de la bipédie	184
6.3	La polysémie des modèles de bipédie	188
6.3.1	Les modèles actuels	188
6.3.2	Les modèles représentationnels	192
6.3.3	L'insuffisance des modèles notionnels	194

Avec la description de l'espèce *Australopithecus afarensis* en 1978¹, comprenant de nombreux vestiges postcrâniens découverts en Ethiopie, dont le squelette partiel désigné sous le nom de Lucy, le critère de la bipédie s'autonomise : la bipédie des hominins est discutée indépendamment du critère de l'outil. Alors qu'on aurait pu s'attendre à ce que cette autonomisation du critère de la bipédie permette d'établir une distinction claire entre hominins et humain, cette confusion est au contraire reconduite dans l'interprétation du squelette locomoteur d'*Australopithecus afarensis* proposée par ses découvreurs : les traits « humains » sont privilégiés et interprétés comme l'indice d'une bipédie identique à la bipédie humaine actuelle. La confusion entre « hominins » et « humain » se traduit ainsi par l'humanisation de la bipédie des hominins, consistant à inférer de la similarité morphologique une similarité fonctionnelle. L'équivalence entre bipédie des hominins et bipédie humaine est au cœur de la polémique qui marque cette période de l'histoire de la paléanthropologie, dans laquelle s'affrontent deux hypothèses concurrentes : selon ses découvreurs, l'espèce *Australopithecus afarensis* pratiquait une bipédie exclusive ressemblant à la bipédie humaine actuelle ; selon leurs détracteurs, elle pratiquait une bipédie conjuguée à un comportement arboricole, différente de la bipédie humaine actuelle. Ce conflit provient-il d'un désaccord théorique sur les modalités de l'évolution locomotrice des hominins ? Résulte-t-il d'une divergence méthodologique dans l'interprétation des vestiges postcrâniens ? Nous montrerons que cette polémique est attisée par la confusion entre différents niveaux d'interprétation. En premier lieu, le débat sur le comportement locomoteur de Lucy est obscurci par la projection sur cet individu fossile de problématiques relatives à l'espèce *Australopithecus afarensis* et au genre *Australopithecus*. En second lieu, le débat est entravé par la confusion entre différents niveaux d'analyse de la bipédie des hominins, du point de vue de la morphologie, de la fonction et de la phylogénie. Enfin, la polysémie des modèles impliqués dans la reconstitution du comportement locomoteur des hominins achève de compliquer les termes du débat.

6.1 L'archéologie du débat : individu, espèce, genre

6.1.1 L'individu : Lucy

Parmi les vestiges postcrâniens attribués à l'espèce *Australopithecus afarensis*, le squelette partiel A.L. 288-1, communément désigné sous le nom de Lucy, occupe une place privilégiée dans le débat sur le comportement locomoteur de cette espèce (Figure ??). Ce privilège est justifié par l'exceptionnel état de conservation de ce squelette, « complet à 40% »², qui est alors, avec ses 3,2 millions d'années, le plus ancien jamais découvert. Toutefois, la focalisation du débat sur cet individu fossile est aussi une source de confusion quant aux implications épistémologiques du comportement locomoteur supposé de cet hominins : nous montrerons que le débat sur la bipédie de l'individu fossile A.L. 288-1, découvert en 1974 dans la région de l'Afar, en Ethiopie, est parasité par le débat sur la cohésion des vestiges postcrâniens rassemblés dans l'espèce *Australopithecus afarensis*, décrite en 1978, mais aussi par le débat sur la ou les bipédies des genres

1. Johanson D.C., White T.D., Coppens Y. (1978), « A new species of the genus *Australopithecus* (*Primates : Hominidae*) from the Pliocene of eastern Africa », *Kirtlandia*, 28, pp. 1-14

2. Johanson, D. C., Lovejoy, C. O., Kimbel, W. H., White, T. D., Ward, S. C., Bush, M. E., ... & Coppens, Y. (1982), « Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar formation, Ethiopia », *American Journal of Physical Anthropology*, 57(4), pp. 403-451 : p. 403

Australopithecus et le genre *Homo*.

Le débat suscité par le squelette de Lucy ne concerne ni son aptitude à la bipédie, ni son appartenance à la lignée humaine : il porte essentiellement sur la similarité entre la bipédie de cet hominidé et la bipédie humaine actuelle. Deux interprétations opposées de ce squelette fossile s'affrontent en effet. Selon les chercheurs associés à sa découverte et à sa description, Lucy est exclusivement bipède au sol et pratique une bipédie érigée identique à celle des humains actuels. Selon leurs détracteurs, Lucy vit partiellement dans les arbres et pratique une bipédie fonctionnellement différente de la bipédie humaine actuelle. Comment expliquer une telle divergence interprétative à propos d'un seul et même individu fossile ? Ce conflit est rendu possible par la « mosaïque » de caractères morphologiques présentés par le squelette A.L. 288-1 qui réunit, jusque dans chacune de ses parties, des caractères similaires à ceux des humains actuels, des caractères similaires à ceux des grands singes actuels, et des caractères qu'on ne retrouve chez aucune espèce actuelle.

Le processus d'évolution en mosaïque exposé dans le chapitre 5, qui désignait jusqu'alors l'évolution différenciée de certaines régions du corps, se révèle donc à l'œuvre dans chacun des os du squelette locomoteur. Dès lors, la restitution d'un comportement locomoteur fonctionnellement cohérent à partir d'une telle mosaïque de caractères morphologiques expose l'interprétation à de redoutables difficultés. La solution holiste exposée au cours du chapitre précédent est-elle encore tenable, voire nécessaire, face à une telle mosaïque de caractères ? Ou l'interprétation fonctionnelle exige-t-elle d'opérer un choix parmi ces caractères morphologiques ? Dans cette dernière hypothèse, il conviendra de déterminer si ces choix interprétatifs sont purement épistémologiques, c'est-à-dire strictement fondés sur des arguments théoriques, ou s'ils impliquent une conception a priori de la signification de la bipédie.

Le conflit interprétatif portant sur le comportement locomoteur reflété par la morphologie du squelette fossile A.L. 288-1 provient des réponses différentes que les paléanthropologues ont apportées aux deux questions posées ci-dessus. Pour les chercheurs associés à la découverte et à la description de ce squelette, seuls les caractères morphologiques similaires à ceux des humains actuels sont pertinents pour l'analyse fonctionnelle. Au contraire, pour leurs détracteurs, la totalité des caractères morphologiques, y compris les caractères qui se rapprochent de ceux des grands singes actuels, doit recevoir une signification fonctionnelle. La lecture comparative des articles respectivement publiés en 1982³ et en 1983⁴ par ces deux écoles révèle de manière frappante que l'une et l'autre ne voient littéralement pas les mêmes caractères en décrivant le même spécimen. L'article publié sous l'égide de Johanson, le découvreur de ces vestiges fossiles, mentionne de manière récurrente des caractères « humains modernes », expression dont on relève jusqu'à six occurrences en une seule page, dans la description de l'os innommé du pelvis⁵ ; l'article publié par Stern et Susman, décrivant ce même spécimen, évoque au contraire « la ressemblance marquée d'A.L. 288-1 au chimpanzé »⁶.

3. Johanson et al. (1982), « Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar formation, Ethiopia », *op. cit.*

4. Stern Jr, J. T., Susman, R. L. (1983), « The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis* », *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), pp. 279-317.

5. Johanson et al. (1982), *op. cit.*, p. 425

6. Stern, Susman (1983), *op. cit.*, p. 292

Cette vision si différente d'un même os fossile est-elle imputable à l'information théorique du regard qui y est porté ? En première analyse, ce conflit interprétatif s'ancre dans une opposition d'ordre théorique qui porte sur les modalités d'action de la sélection naturelle dans l'histoire évolutive des hominés : il oppose une conception directionnelle et une conception stabilisante de la sélection s'exerçant sur le squelette locomoteur des hominés. Les chercheurs associés à la description de Lucy justifient le privilège accordé aux traits décrits comme « humains » en invoquant le concept de sélection directionnelle, distingué par Simpson de la sélection centripète et à la sélection centrifuge⁷. Dans le chapitre précédent, nous avons vu en effet que le paléontologue néo-darwinien concevait l'évolution de la bipédie dans la lignée humaine comme le résultat d'un « changement directionnel, non aléatoire », qui « progresse continûment sur une longue durée »⁸. Pour ces chercheurs, les traits « humains » présents sur le squelette fossile A.L. 288-1 expriment une modification en profondeur de la structure locomotrice qui ne peut être expliquée que par une sélection de type directionnel. Trois arguments principaux sont mobilisés pour étayer l'hypothèse d'une sélection directionnelle et donc justifier le privilège accordé aux traits « humains ». Premièrement, les adaptations locomotrices associées à la bipédie impliquent des modifications de la structure anatomiques telles qu'elles ne peuvent résulter que de pressions sélectives s'exerçant sur une longue durée. Dans leur étude sur l'os du talon appelé le calcaneus d'*A. afarensis*, Latimer et Lovejoy soulignent ainsi que les traits de cet os sont « expliquables seulement par une période prolongée de sélection imposée par la progression bipède habituelle »⁹. Deuxièmement, un engagement total dans le comportement locomoteur soumis à sélection (en l'occurrence la bipédie terrestre) est nécessaire pour que s'exerce une sélection directionnelle : selon ces chercheurs, Lucy pratiquait de manière permanente une bipédie semblable à la bipédie humaine actuelle, sans plus avoir recours à la locomotion arboricole.

Troisièmement, le privilège accordé aux traits « humains » associés à la bipédie n'exige pas seulement de démontrer qu'aucune sélection de stabilisation ne s'exerce sur les caractères associés à un comportement arboricole. La sélection de stabilisation (*stabilizing selection*), désigne en génétique des populations un processus de sélection favorisant les phénotypes moyens : ce type de sélection se rattache au concept de « sélection centripète » proposé par Simpson¹⁰, consistant à maintenir des adaptations déjà existantes. Or, chez *A. afarensis*, « la perte des adaptations au grimper sur le pied, la cheville et le genou ne signale pas seulement une sélection directionnelle en faveur de la bipédie terrestre, mais également une réduction conséquente de la capacité au grimper »¹¹, soutient Latimer, lorsqu'il résume en 1991 les principaux arguments de l'équipe des découvreurs : ils identifient non seulement une sélection directionnelle s'exerçant en faveur de la bipédie, mais aussi l'absence de sélection de stabilisation susceptible de favoriser le maintien des traits arboricoles. Ils démontrent en effet que les adaptations locomotrices associées au grimper arboricole n'ont pas été maintenues au niveau des membres supérieurs : par exemple, les os du

7. Simpson, G. G. (1944), *Tempo and Mode in Evolution*, Columbia University Press, 1984

8. Simpson, G. G. (1950), « Some principles of historical biology bearing on human origins », in *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology* (Vol. 15, pp. 55-66), Cold Spring Harbor Laboratory Press : p. 63

9. Latimer B., Lovejoy C.O. (1989), « The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. », *American Journal of Physical Anthropology*, 78, pp. 369-386

10. Simpson (1944), op. cit.

11. Latimer, B. (1991), « Locomotor adaptations in *Australopithecus afarensis* : the issue of arboreality », in Coppens, Y., Senut, B. (éd.), *Origine (s) de la Bipédie chez les Hominidés*, Paris, CNRS, pp. 169-176 : « the forfeiture of climbing adaptations in the foot, ankle and knee signals not just directional selection for terrestrial bipedality but a consequent reduction in climbing capacity as well » (p. 172)

métacarpe (qui composent la paume de la main), ainsi que les phalanges des doigts de la main sont plus courts que ceux des grands singes. Selon les découvreurs de Lucy, il est impossible de conférer une valeur adaptative aux traits de type « grands singes », pour deux raisons : si le comportement arboricole supposé de cet homininé avait réellement une valeur adaptative, il impliquerait la présence de traits arboricoles beaucoup plus marqués au niveau des membres postérieurs des hominins. De plus, l'hypothèse d'un comportement toujours en partie arboricole chez Lucy est incompatible avec la notion d'« avantage sélectif » : chez une espèce partiellement arboricole, la diminution de la capacité à grimper associée à l'évolution de la bipédie n'apporterait selon eux aucun avantage sélectif¹².

Pour les découvreurs de Lucy, l'adaptation se trouve exclusivement située du côté de la bipédie : seuls les traits « humains » possèdent une valeur adaptative¹³. Selon leur interprétation, seuls les traits associés à la bipédie sont soumis à un processus sélectif actif. Les traits arboricoles, n'étant plus soumis à des pressions de sélection effectives, sont progressivement exclus du processus sélectif. La conception directionnelle de la sélection ôte ainsi quasiment aux traits de type « grand singe » toute signification fonctionnelle : ils sont considérés comme des « rétentions » sans valeur fonctionnelle. Latimer n'hésite donc pas à conclure qu'« il y a au moins trois millions d'années, le comportement arboricole chez les premiers hominidés était devenu adaptativement insignifiant et était totalement éclipsé par la spécialisation morphologique à la bipédie terrestre »¹⁴. Seule l'adaptation à la bipédie, qui s'accompagne d'une spécialisation morphologique, reçoit ici une signification. « L'hypothèse du bagage » (*baggage hypothesis*) a aussi été avancée pour expliquer la présence de ces traits, qui représenteraient un bagage évolutionnaire maintenu mais faiblement soumis à sélection¹⁵.

L'interprétation adverse, consistant à reconnaître une signification fonctionnelle et adaptative aux caractères non-humains du squelette A.L. 288-1, correspond de fait à l'hypothèse d'une sélection de stabilisation contribuant à maintenir les caractères associés à un comportement locomoteur arboricole. Pourtant, ce n'est pas cet argument théorique que mettent en avant Stern et Susman, mais plutôt une objection d'ordre méthodologique, réaffirmant la nécessité d'une approche fonctionnelle holistique. D'après Stern et Susman, l'interprétation proposée par les découvreurs de Lucy est biaisée par la surévaluation des traits ressemblant aux traits humains. Peut-il « y avoir une place dans le paradis néo-darwinien pour ceux qui ne croient pas que la signification des traits dérivés écrase celle des traits primitifs dans la reconstruction du comportement locomoteur des fossiles ? »¹⁶, s'interroge ainsi Stern dans la réflexion rétrospective et non dénuée d'ironie qu'il consacre en 2000 à ce débat. Cette approche holiste se traduit par la réhabilitation du concept de « patron morphologique total », exposé dans le chapitre 5, qui est ici opposé à la tendance à isoler des « traits magiques » : Stern et Susman proposent le concept de « traits magiques » pour

12. Latimer B. (1991), « Locomotor adaptations in *Australopithecus afarensis* : the issue of arboreality », *op. cit.*, p. 174

13. Latimer B., Ohman J. CC, Lovejoy, C.O. (1987), « Talocrural joint in African hominoids : implications for *Australopithecus afarensis* », *American Journal of Physical Anthropology*, 74, pp. 155-175

14. Latimer B. (1989), *op. cit.*, p. 174

15. McHenry, H. M. (1986), « The first bipeds : a comparison of the *A. afarensis* and *A. africanus* postcranium and implications for the evolution of bipedalism », *Journal of Human Evolution*, 15(3), pp. 177-191

16. Stern, J. T. (2000), « Climbing to the top : a personal memoir of *Australopithecus afarensis* », *Evolutionary Anthropology Issues News and Reviews*, 9(3), pp. 113-133 : « Can there be a home in neo-Darwinian heaven for those who do not believe the significance of derived traits overwhelms that of primitive traits for reconstructing the locomotor behavior of fossils ? », p. 118

désigner des traits qui seraient capables non seulement de révéler la bipédie, mais aussi de révéler que le comportement arboricole n'était plus pratiqué¹⁷. Cette critique des « traits magiques » vise directement l'interprétation du squelette de Lucy, qui posséderait « traits magiques » nécessairement associés à la bipédie humaine : Stern et Susman prennent comme exemple le sillon sur la face postérieure du col du fémur, interprété comme l'indice d'une hyperextension de la cuisse, la distribution de l'os cortical au niveau du col fémoral et l'adduction structurale de l'hallux au niveau du pied. Tous ces caractères considérés comme uniquement associés à la bipédie humaine ont été mobilisés dans l'interprétation des « découvreurs ». Certains caractères sont associés à des techniques récentes, par exemple la distribution de l'os cortical, qui concerne la structure interne de l'os : il s'agit d'une caractéristique biomécanique, liée à la trace que le comportement locomoteur laisse sur l'os (voir les sections 6.2.1, p 182 et 7.2.2, p 216). D'autres caractères considérés comme uniquement humains ont été repérés de longue date dans la tradition de l'anatomie comparée, comme le hallux, dont on a vu la signification qui lui était conférée chez Cuvier et Owen (voir le chapitre 2).

L'interprétation holiste de la morphologie mosaïque, par opposition à l'interprétation fondée sur les traits bipèdes, consiste à attribuer une signification fonctionnelle non pas seulement aux similarités, mais aussi aux différences morphologiques que présente le squelette fossile discuté avec un squelette humain actuel. « Le penchant naturel d'un morphologiste fonctionnel serait d'interpréter ces traits comme les signes d'une adaptation arboricole »¹⁸, affirment Stern et Susman. Parmi ces caractères, ils mentionnent la structure de l'extrémité distale du péroné et du tibia, qu'ils associent à un degré élevé de flexion plantaire du pied, de larges gouttières sur le péroné suggérant la présence de muscles puissants, qu'ils associent à une locomotion sur les branches ou le long des troncs d'arbres, ou encore la surface articulaire de la tête du fémur, associée à une capacité d'abduction du fémur supérieure à celle des humains actuels¹⁹. Or, à supposer que ce mode de locomotion arboricole représente une partie du comportement locomoteur d'*A. afarensis*, s'ensuit-il nécessairement que sa bipédie soit fonctionnellement différente de la bipédie humaine actuelle ? Ces deux questions sont distinctes. Selon Stern et Susman, il s'agit d'une bipédie différente de la bipédie humaine actuelle : ils considèrent qu'il manque aux vestiges post-crâniens « certains des traits qualitatifs fondamentaux de la locomotion humaine moderne »²⁰, tels que l'hyperextension de la hanche durant la phase terminale du pas ou encore la capacité d'extension complète du genou. Leur hypothèse est donc que « la posture en station était de type très humain [...] mais que la démarche l'était moins »²¹ : selon eux, la bipédie de Lucy ressemble davantage à celle d'un chimpanzé qu'à la bipédie humaine actuelle.

Ainsi, chacun des deux camps aborde le fossile de Lucy à travers un filtre théorique et méthodologique radicalement différent. La double dimension sémiotique et herméneutique de l'interprétation des vestiges fossiles trouve ici une illustration frappante : non seulement ces paléanthropologues ne voient pas les mêmes signes, les caractères de type grand singe identifiés par les uns

17. Stern, J. T., Susman, R. L. (1991), « "Total morphological pattern" versus the "magic trait" : conflicting approaches to the study of early hominid bipedalism, in *Origine (s) de la bipédie chez les Hominidés*, op. cit., pp. 99-112.

18. Stern, Susman (1983), « The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis* », op. cit., p. 311 : « the natural inclination of a functional morphologist would be to interpret these traits as signs of arboreal adaptation »

19. *Ibid.*, p. 311

20. *Ibid.*, p. 311 : « some of the fundamental qualitative traits of modern human locomotion »

21. *Ibid.*, p. 311 : « the standing posture was very human-like [...] but that gait was less so »

n'existant pas aux yeux des autres, mais il ne font parler les signes différemment, les caractères de type humains signifiant pour les uns une bipédie fonctionnellement identique à la bipédie humaine actuelle, pour les autres une bipédie fonctionnellement différente de la bipédie humaine actuelle. Est-ce parce que les deux équipes de recherche ne posent pas les mêmes questions aux vestiges fossiles ? Telle est l'hypothèse proposée dans l'une des analyses les plus approfondies sur l'épistémologie du débat sur le comportement locomoteur de Lucy, et plus largement, de l'espèce *Australopithecus afarensis*. Revenant en 2002 sur ces deux décennies de controverses, Ward considère que ce conflit interprétatif provient des deux niveaux de questionnement différents auxquels les découvreurs du fossile et leurs détracteurs se situent. Selon elle, les premiers s'intéressent essentiellement à l'histoire évolutive de l'espèce *A. afarensis*, tandis que le camp adverse se préoccupe principalement de son comportement locomoteur²².

Cette lecture identifie à juste titre un dualisme entre deux traditions interprétatives fondamentalement différentes, dans lesquelles on reconnaît l'héritage de deux « philosophies anatomiques » adverses, dont l'une s'inscrit dans l'approche « formaliste-transcendantale », l'autre, dans l'approche « fonctionnelle-synthétique » qui ont été exposées au cours des chapitres précédents. Cela ne signifie évidemment pas que les paléanthropologues qui considèrent que « Lucy » marchait en se tenant droit exactement comme le font les humains actuels sont indifférents aux implications fonctionnelles de la morphologie ; quant à leurs détracteurs, ils sont loin d'être indifférents à la morphologie. Toutefois, les premiers supposent l'unicité d'une structure anatomique humaine associée à la bipédie, dont *Homo sapiens* fournit le modèle archétypique, ce qui les conduit à accentuer les ressemblances entre hominins et humains ; les seconds supposent au contraire une diversité des fonctions locomotrices, ce qui les conduit à accentuer les différences entre hominins et humains. Dans cette perspective, il apparaît que dans le débat sur Lucy, les différentes parties en présence posent bien les mêmes questions aux fossiles, mais à partir de deux points de vue philosophiquement opposés.

6.1.2 *Australopithecus afarensis* : une ou plusieurs espèces ?

Bien que le squelette fossile de « Lucy » soit à l'épicentre du débat sur le comportement locomoteur d'*Australopithecus afarensis*, ce spécimen n'est qu'un paratype de l'espèce décrite en 1978 : celle-ci a pour holotype (ou spécimen type) la mandibule L.H. 4, provenant du site de Laetoli, en Tanzanie. Doit-on s'étonner de ce qu'un spécimen postcrânien n'ait pas été choisi comme holotype de cette espèce, dont les adaptations locomotrices associées à la bipédie humaine actuelle ont pourtant été présentées comme « typiques » ? On répondra qu'un spécimen type n'a pas pour fonction d'exprimer les caractéristiques comportementales jugées emblématiques d'une espèce : il s'agit d'un outil nomenclatural, dont la fonction est d'être un « porte-nom »²³. En l'occurrence, le choix de la mandibule L.H. 4 se trouve justifié par le fait que ce spécimen a déjà été décrit de manière exhaustive²⁴. Les auteurs précisent que les traits relatifs au squelette postcrânien, men-

22. Ward, C. V. (2002), « Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis* : where do we stand ? », *American journal of physical anthropology*, 119(S35), pp. 185-215.

23. « Name-bearer » : voir Blackwelder R. E. (1967), *Taxonomy : a Text and Reference Book*. John Wiley & Sons, New York, p. 166, ainsi que Dubois, A. (2005), « Proposed Rules for the incorporation of nomina of higher-ranked zoological taxa in the International Code of Zoological Nomenclature. 1. Some general questions, concepts and terms of biological nomenclature », *Zoosystema*, 27(2), pp 365-426, p. 401

24. White T.D. (1977), « New fossil hominids from Laetoli, Tanzania », *American Journal of Physical Anthro-*

tionnés dans la description de l'espèce mais non dans sa diagnose (qui en énonce les caractères distinctifs), « pourraient être diagnostiques de la nouvelle espèce »²⁵, par exemple les traits des os de la main et du pied. Toutefois, ils jugent plus raisonnable de ne pas considérer ces caractères postcrâniens comme distinctifs de cette nouvelle espèce, tant que d'autres spécimens n'ont pas été mis au jour sur d'autres sites. L'extrême prudence exprimée en 1978 à propos des vestiges postcrâniens contraste avec la surinterprétation des caractères associés à la bipédie dans les publications ultérieures, dont nous avons vu qu'elles ne cessent de mettre en avant des caractères jugés distinctivement humains.

Le même glissement vers une équivalence irraisonnée entre caractères bipèdes et caractères humains se manifeste également dans le biais typologique qui vient marquer l'interprétation des vestiges postcrâniens. En effet, la description de l'espèce *Australopithecus afarensis* est ouvertement anti-typologique : les auteurs expliquent qu'ils ont choisi d'exposer tous les spécimens de l'hypodigme pour s'assurer que leur présentation ne serait pas vue comme typologique²⁶. L'esprit anti-typologique présidant à la description de cette nouvelle espèce s'exprime aussi à travers la désignation générique retenue par les auteurs : puisque l'hypodigme de l'espèce *Australopithecus afarensis* comprend la maxillaire de Garusi, un spécimen découvert dans les années 1930 en Tanzanie et attribué à *Praeanthropus africanus* en 1955, le nom de genre *Praeanthropus* aurait pu – ou dû²⁷ – être réutilisé pour consacrer dans cette espèce est-africaine l'incarnation du « pré-anthrope », c'est-à-dire du pré-humain. Or, les auteurs de la description de cette nouvelle espèce considèrent que ni la maxillaire de Garusi, ni les spécimens nouvellement mis au jour ne justifient l'attribution à un genre distinct d'*Australopithecus*.

L'un des arguments anti-typologiques mobilisé dans la description de 1978 concerne l'ampleur des variations reconnues à l'intérieur de cette espèce. L'espèce *Australopithecus afarensis* regroupe en effet des spécimens fossiles provenant de deux localités (Laetoli, en Tanzanie, et Hadar, en Ethiopie), d'âge différent (entre 2,9 et 3,7 millions d'années)²⁸, présentant une forte variabilité morphologique, s'agissant notamment des spécimens postcrâniens. Outre le squelette partiel A.L. 288-1, l'espèce *Australopithecus afarensis* comprend en effet de nombreux autres spécimens postcrâniens, dont les variations morphologiques ont contribué à remettre en cause la cohésion de cette nouvelle espèce. Deux groupes différents, l'un de petite taille, l'autre de plus grande taille, se distinguent en effet parmi ces vestiges. Tandis que le concept de sélection était au centre du débat sur le comportement locomoteur associé au squelette de « Lucy », c'est ici le concept de variation qui est au centre du débat sur le comportement locomoteur de l'espèce *Australopithecus afarensis*. Alors que les chercheurs associés à la description de cette espèce font valoir une forte variabilité intraspécifique, conformément à l'hypothèse néo-darwinienne d'une forte variabilité dans la lignée humaine, d'autres chercheurs considèrent que ces variations excèdent la variabilité acceptable au sein d'une espèce, concluant que l'espèce *Australopithecus afarensis* regroupe en

pology, 46 :197–230.

25. Johanson et al. (1978), « A new species of the genus *Australopithecus* (*Primates* : *Hominidae*) from the Pliocene of eastern Africa », *op. cit.*, p. 9 : « may be diagnostic of the new species »

26. *Ibid.*, p. 8 : « this should insure that the presentation not be viewed as typological »

27. Selon les règles de la nomenclature taxinomique, les fossiles attribués à *A. afarensis* auraient dû être attribués à l'espèce *Praeanthropus africanus*. Voir Senut, B. (1995), « D'*Australopithecus* à *Praeanthropus* ou du respect du code de nomenclature », *Annales de Paleontologie (Vert.-Invert.)*, Vol. 81, pp. 279-281.

28. Johanson et al. (1978), « A new species of the genus *Australopithecus* (*Primates* : *Hominidae*) from the Pliocene of eastern Africa », *op. cit.*, p. 2

réalité deux espèces, appartenant à différentes lignées d'hominins.

Pourtant, l'existence de plusieurs morphotypes distincts, représentant des espèces différentes, a d'abord été envisagée par l'équipe de recherche associée à la description d'*A. afarensis* : en 1975, Coppens, Taïeb et Johanson suggèrent la présence de deux espèces d'australopithèques différentes à Hadar, l'une ressemblant à *Australopithecus robustus* (à partir notamment du fragment de fémur A.L. 211-1), l'autre à *Australopithecus africanus* (à travers les fragments de fémur A.L. 128-1, A.L. 129-1, A.L. 129-3, le fragment de tibia A.L. 129-2 ainsi que le squelette partiel A.L. 288-1)²⁹. Abandonnée dans la description de 1978, qui consacre la seule espèce *Australopithecus afarensis*, cette hypothèse a continué à être défendue par Coppens. Ce dernier soutient en effet l'existence non pas seulement de deux espèces, mais de deux genres différents à Hadar : un genre « pré-*Australopithecus* » rassemblant des individus de petite taille (dont « Lucy ») et un genre *Australopithecus*, rassemblant des individus de plus grande taille, qui aurait donné naissance au genre *Homo*³⁰. « Que peut-on dire de l'éthologie de ces étranges Hominidés ? », s'interroge Coppens. « On peut dire qu'ils marchaient redressés en permanence sur leurs pattes postérieures, bien que leur station debout n'ait pas atteint le degré de la nôtre, notamment au niveau morphologique des Pré- Australopithèques »³¹. On en revient donc ici à une caractérisation des australopithèques comme bipèdes imparfaitement redressés.

Cette distinction entre deux morphotypes, associés à deux comportements locomoteurs différents, est mise en évidence par plusieurs travaux produits par des chercheuses françaises, travaillant alors sous l'égide de Coppens. On peut notamment citer l'étude fonctionnelle de l'articulation du genou réalisée par Christine Tardieu en 1981³². Elle identifie deux comportements locomoteurs distincts parmi les fossiles rassemblés dans l'espèce *Australopithecus afarensis* : un comportement partiellement arboricole, avec une forme de bipédie cinématiquement différente de la bipédie humaine actuelle, chez les formes de petite taille, et un comportement bipède présentant davantage d'affinités avec les humains actuels, chez les formes de plus grande taille. En 1983, Brigitte Senut publie une étude comparative sur le bras et l'avant-bras des hominins, impliquant des spécimens éthiopiens (issus du squelette partiel A.L. 288-1 et de l'ensemble de spécimens désigné comme la « première famille », A.L.-333)³³. Selon Senut, les variations des membres supérieurs indiquent deux morphologies différentes, qui reflèteraient la présence de deux genres différents coexistant à Hadar : *Australopithecus* et *Homo*. Ces différences locomotrices la conduisent également à remettre en cause la relation ancestrale supposée entre *Australopithecus* et *Homo* : à partir de l'extrémité distale de l'humérus, elle conclut qu' *Australopithecus afarensis* représente « une branche trop spécialisée des Australopithèques pour avoir pu donner naissance au genre *Homo* »³⁴. Ainsi, les individus de petite taille appartiendraient au genre *Australopithecus*, caractérisé par un comportement locomoteur partiellement bipède, partiellement arboricole, tandis que

29. Taïeb, M., Coppens, Y., Johanson, C., & Bonnefille, R. (1975), « Hominidés de l'Afar central, Ethiopie (Site d'Hadar, campagne 1973) », *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 2(2), pp. 117-124.

30. Coppens, Y. (1983), « Systématique, phylogénie, environnement et culture des Australopithèques, hypothèses et synthèse », *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, XIII^e Série, Tome 10, fascicule 3, pp. 273-284

31. *Ibid.*, p. 280

32. Tardieu, C. (1981). « Morpho-functional analysis of the articular surfaces of the knee-joint in primates », in A.B. Chiarelli, R.S. Corruccini (éd.), *Primate evolutionary biology* (pp. 68-80), Berlin, Springer.

33. Senut, B. (1983), « Les hominidés Plio-Pleistocènes : essai taxinomique et phylogénétique à partir de certains os longs », *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 10(3), 325-334.

34. *Ibid.*

les individus de plus grande taille, caractérisés par un comportement locomoteur exclusivement bipède, appartiendraient au genre *Homo*. Ce débat sur la cohésion de l'espèce *Australopithecus afarensis* est donc en réalité un débat sur la coexistence des genres *Australopithecus* et *Homo* : dans l'hypothèse de leur coexistence, la bipédie terrestre exclusive est considéré comme un critère d'appartenance au genre *Homo*.

Pour les paléanthropologues associés à la description d'*Australopithecus afarensis*, les variations présentées par le matériel postcrânien assigné à cette espèce sont l'expression d'un fort dimorphisme sexuel entre spécimens mâles et femelles³⁵, susceptible d'expliquer pourquoi se distinguent deux groupes de différente taille. Cette variabilité relative au dimorphisme sexuel est également utilisée comme argument pour attribuer à *Australopithecus afarensis* les empreintes de pas découvertes à Laetoli en 1978³⁶. Ces empreintes de pas fossilisées dans une couche de cendre témoignent de l'existence d'une marche bipède il y a 3,7 millions d'années ; toutefois, leur attribution à *Australopithecus afarensis* a été débattue, au motif que ces empreintes seraient trop « humaines » pour pouvoir correspondre au pied de cette espèce³⁷. White reconnaît avoir « partagé cette difficulté jusqu'à ce que nous mettions les phalanges du mâle présumé A.L. 333-115 à l'échelle de la taille femelle (A.L. 288-1) dans notre reconstruction du pied d'*A. afarensis* »³⁸. Or, l'argument du dimorphisme sexuel est également mobilisé par certains des détracteurs de l'hypothèse selon laquelle le comportement locomoteur d'*Australopithecus afarensis* est identique à celui d'*Homo sapiens*. En effet, Stern et Susman rapportent eux aussi les variations du matériel postcrânien à un fort dimorphisme sexuel, qui résulte selon eux en un dimorphisme locomoteur : ils suggèrent l'existence d'« un degré marqué de différence sexuelle dans le comportement locomoteur » de cette espèce³⁹. Ainsi, ils distinguent une forme mâle, de plus grande taille et terrestre, et une forme femelle, de plus petite taille et davantage arboricole⁴⁰. Cependant, leur argumentation n'est guère convaincante : reconnaissant que ce lien entre squelette locomoteur et dimorphisme sexuel n'a jamais été observé à un tel degré chez aucun des primates actuels, ils concluent que « le degré de différence sexuelle dans le comportement locomoteur » est plus élevé chez *A. afarensis* que chez n'importe quel grand singe actuel »⁴¹. La « femme qui n'évoluait jamais »⁴² aurait-elle trouvé en « Lucy » son ancêtre ?⁴³

35. Johanson et al. (1978), « A new species of the genus *Australopithecus* (*Primates* : *Hominidae*) from the Pliocene of eastern Africa », *op. cit.*, p. 7

36. Leakey, M. D., Hay, R. L. (1979), « Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania », *Nature*, 278(5702), pp. 317-323.

37. Voir Tuttle, R. H. (1981), « Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 292(1057), pp. 89-94.

38. White T.D., Suwa G. (1987), « Hominid footprints at Laetoli : facts and interpretations », *American Journal of Physical Anthropology*, 72, pp. 485-514 : « we shared this difficulty until we scaled the presumably male A.L. 333-115 phalanges down to female (A.L. 288-1) size in our reconstruction of an *A. afarensis* foot »

39. Stern J.T., Susman, R.L. (1983), « The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis* », p. 313 : « a marked degree of sexual difference in locomotor behavior »

40. *Ibid.*, p. 313

41. *Ibid.*, p. 313, « the degree of sexual difference in locomotor behavior in *A. afarensis* was greater than in any living ape »

42. Hrdy, S. B. (1981), *The Woman That Never Evolved*, Cambridge, Harvard University Press

43. Le sexe du squelette fossile A.L. 288-1 a été rediscuté en 1995 par Häusler et Schmid, suggérant que « Lucy » est un mâle : voir Häusler, M., Schmid, P. (1995), « Comparison of the pelves of Sts 14 and AL288-1 : implications for birth and sexual dimorphism in australopithecines », *Journal of Human Evolution*, 29(4), 363-383. Cette hypothèse a été réfutée par Tague et Lovejoy en 1998 : voir Tague, R. G., & Lovejoy, C. O. (1998). AL 288-1 – Lucy or Lucifer : Gender confusion in the Pliocene. *Journal of human evolution*, 35(1), 75-94.

Tout ce débat sur la présence d'un ou plusieurs patrons locomoteurs, donc d'une ou deux espèces représentées dans l'hypodigme attribué à *A. afarensis* a des conséquences décisives, puisque le statut ancestral qui lui est conféré par ses découvreurs en dépend. Si ce taxon est paraphylétique, qu'il regroupe deux espèces instinctes, ce statut ancestral ne tient plus. L'espèce *A. afarensis* a en effet été présentée comme l'ancêtre des autres espèces d'australopithèques connues à cette époque, mais aussi comme l'ancêtre du genre *Homo*. Selon ses découvreurs, l'espèce *A. afarensis* représente ainsi l'ancêtre commun d'*Australopithecus africanus* et d'*Homo habilis* (le premier représentant du genre *Homo*)⁴⁴, tandis que l'espèce *A. africanus* aurait de son côté donné naissance aux formes robustes⁴⁵. Cette interprétation phylogénétique est présentée comme la plus parcimonieuse, parce qu'elle consiste à poser la relation la plus directe entre des taxons successifs représentés par les deux genres *Australopithecus* et *Homo*⁴⁶. Or, si les variations présentes dans l'hypodigme d' *A. afarensis* se rapportent à des espèces différentes, voire à des genres différents, ce taxon perd son statut d'ancêtre du genre *Homo*.

6.1.3 Le genre *Australopithecus*, prédecesseur ou contemporain du genre *Homo* ?

Une source majeure de confusion dans la controverse sur le comportement locomoteur de « Lucy » tient à la projection, sur cet individu fossile, du débat concernant la relation entre le genre *Australopithecus* et le genre *Homo*. Ce débat, bien antérieur à la description de la nouvelle espèce *A. afarensis*, porte sur la ressemblance morphologique et fonctionnelle existant entre les spécimens postcrâniens attribués à *Australopithecus* et *Homo*, ainsi que sur la signification phylogénétique de cette ressemblance. Le problème consiste à déterminer s'il existe un unique patron locomoteur partagé par *Australopithecus* et *Homo* ou si ces deux genres sont caractérisés par des patrons locomoteurs différents, et donc uniques en leur genre.

Ce débat sur la relation des genres *Australopithecus* et *Homo* est étroitement lié à la forte rivalité existant dans les années 1970 entre deux grandes expéditions de recherche : l'une est menée depuis 1968 dans la région du lac Turkana, au Kenya, sous l'égide de Richard Leakey⁴⁷ ; l'autre est menée depuis 1973 en Ethiopie, dans la région de l'Afar, sous l'égide de Johanson, Coppens et Taieb, et aboutit à la description de l'espèce *A. afarensis* en 1978. Ces deux équipes défendent deux conceptions très contrastées de l'évolution des hominins, et donc de l'évolution de la bipédie chez les hominins. Pour l'équipe de Leakey, il existe deux patrons locomoteurs différents entre *Australopithecus* et *Homo* ; ces deux taxons sont synchroniques, ce qui signifie que des australopithèques de diverses espèces ont coexisté avec des représentants du genre *Homo*. Pour l'équipe associée à la description d'*A. afarensis*, il existe un seul et unique patron locomoteur partagé par *Australopithecus* et *Homo* ; ces deux taxons diachroniques se sont succédé sans co-exister. Ces deux conceptions différentes de la phylogénie des hominins ont pourtant quelque

44. Johanson, D. C., & White, T. D. (1979), « A systematic assessment of early African hominids », *Science*, 203(4378), 321-330.

45. White, T.D., Johanson, D.C., Kimbel, W.H. (1983), « *Australopithecus africanus* : its phyletic position reconsidered », in Russell L. Ciochon, Robert S. Corrucini (éd.), *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, New York, Plenum Press

46. *Ibid.*

47. Richard Leakey est le fils de Louis Leakey, dont nous avons exposé l'implication dans la description d'*Homo habilis*.

chose en commun : elles illustrent le glissement constant entre le concept de patron locomoteur et le concept de patron phylogénétique, qui constitue un biais majeur dans le débat sur l'évolution de la locomotion chez les hominins. La manière dont est conçue l'évolution des hominins détermine la conception de l'évolution de la locomotion.

Ainsi, les paléanthropologues associés à la description d'*A. afarensis*, qui défendent un modèle linéaire d'évolution avec une succession des genres *Australopithecus* et *Homo*, sont convaincus qu'il existe un seul et unique patron locomoteur partagé par ces deux genres : l'hypothèse de la bipédie humaine d'*A. afarensis* apparaît comme une conséquence de cette conception. Une autre explication est certes possible : on pourrait aussi considérer que la bipédie humaine est seulement inférée des caractères morphologiques ressemblant à ceux qui sont associés à la bipédie humaine actuelle. Il suffit pourtant d'étudier l'histoire de la paléanthropologie pour exclure cette possible explication, dans la mesure où la rivalité entre les deux conceptions de l'évolution des hominins exposée ci-dessus préexiste à la description d'*A. afarensis*. Il est ainsi fort instructif de se référer à l'article que Lovejoy consacrait, en 1973, à la « démarche » d'*Australopithecus*⁴⁸. On y trouve exposée l'hypothèse d'une bipédie pleinement humaine des australopithèques sud-africains, que cet auteur réitère à propos d'*A. afarensis*. En 1975, la nouvelle diagnose du genre *Australopithecus* que Lovejoy propose avec Wolpoff (qui est l'un des défenseurs de « l'hypothèse de l'espèce unique » exposée au chapitre précédent) définit ce genre par « un squelette postcrânien identique à celui d'*Homo* en forme et en proportion »⁴⁹. L'hypothèse d'un unique patron locomoteur, commun à *Australopithecus* et *Homo*, est donc conceptuellement déterminée avant la description de la nouvelle espèce *A. afarensis*.

La rivalité entre ces deux conceptions du patron phylogénétique et locomoteur des hominins est entretenue dans les années 1970 par les découvertes fossiles respectives réalisées par les deux équipes : parallèlement aux découvertes attribuées à *A. afarensis*, de nombreux spécimens fossiles sont mis au jour par l'équipe de Leakey à l'est du lac Turkana, dont certains sont attribués à *Australopithecus*, d'autres à *Homo*⁵⁰. En 1973, deux crânes morphologiquement distincts, bien que supposés contemporains, sont mis au jour et identifiés comme une forme précoce du genre *Homo* (pour le crâne KNM-E.R. 3733) coexistant avec une forme tardive d'australopithèque (pour le crâne KNM-ER 406)⁵¹. Ces fossiles comprennent également de nombreux vestiges post-crâniens, décrits par Michael Day en 1976⁵². On citera notamment parmi les spécimens mis au jour sur le site d'Ileret, au Kenya, les fragments de fémur KNM-ER 1463 et KNM-ER 1463, attribués à *Australopithecus*, ainsi que le fémur KNM-ER 1472 et le squelette partiel des membres inférieurs KNM-ER 1481, attribués au genre *Homo*. L'auteur identifie au moins trois patrons locomoteurs distincts dans l'évolution humaine entre *Australopithecus*, *H. erectus* et *H. sapiens*. Dans cette perspective, plusieurs morphologies distinctes, pourtant toutes associées à la bipédie,

48. Lovejoy, C. O., Heiple, K. G., & Burstein, A. H. (1973), « The gait of *Australopithecus* », *American Journal of Physical Anthropology*, 38(3), pp. 757-779

49. Wolpoff, M. H., Lovejoy, C. O. (1975), « A rediagnosis of the genus *Australopithecus* », *Journal of Human Evolution*, 4(3), 275-276 : « post-cranial skeleton identical to that of *Homo* in form and proportion », p. 276

50. Day M.H. (1976), « Hominid postcranial from the East Rudolf succession », in Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac et R.F. Leakey (éd.), *Earliest man and environment in the Lake Rudolf Basin*, Chicago, Univ. Chicago Press, pp. 507-521

51. Leakey, R. E., & Walker, A. C. (1976), « *Australopithecus*, *Homo erectus* and the single species hypothesis », *Nature*, 261(5561), pp. 572-574

52. Day M.H. (1976), op. cit.

ont coexisté⁵³.

Avec l'hypothèse d'une pluralité ou du moins d'une dualité de patrons locomoteurs dans la lignée des hominins, la notion d'unicité se déplace et change de sens : l'unicité de la bipédie humaine, conférée par extension à tous les membres de la famille humaine, est rompue par la reconnaissance d'autres formes de bipédie également uniques en leur genre. A l'unicité de la bipédie humaine, conçue comme cet événement inaugural qui s'est produit une seule fois dans l'histoire évolutionnaire des hominins, s'oppose l'unicité mise au pluriel de bipédies sans équivalent actuel. Ainsi, Zihlman met en évidence la configuration unique de la hanche, du genou, des articulations de la cheville et du pied chez *Australopithecus*, pour souligner « la configuration unique de la locomotion australopithèque »⁵⁴.

En même temps que l'unicité de la bipédie humaine se trouve remise en cause, « l'hypothèse de l'espèce unique » (*single-species hypothesis*), initiée par Mayr et développée par Brace et Wolpoff à la fin des années 1960, se trouve également mise à mal. Les découvreurs de « Lucy » en sont les héritiers, puisqu'ils affirment qu'il existe un seul genre et une seule espèce d'hominins en Afrique il y a 3 millions d'années⁵⁵. L'unicité du patron locomoteur partagé par *Australopithecus* et *Homo* se trouve cependant défendue à partir d'arguments nouveaux. Lovejoy interprète en effet les variations morphologiques observables entre le pelvis d'*Australopithecus* et celui d'*Homo* comme des réponses aux contraintes obstétriques liées à des degrés d'encéphalisation différents entre les deux genres : « les différences morphologiques entre *Australopithecus* et les humains modernes, significatives sur le plan biomécanique » n'ont selon lui pourtant rien à voir avec le patron locomoteur. Ces différences morphologiques « sont reliées à une marche à grands pas, complètement bipède, combinée à des degrés différentiels d'encéphalisation, plutôt qu'à des différences dans le patron de marche lui-même »⁵⁶. Cet argument est repris en 1976 par Wolpoff⁵⁷ pour critiquer l'analyse multivariée des fémurs d'hominidés fossiles proposée par McHenry et Corruccini⁵⁸. « Lucy » apparaîtra comme l'illustration parfaite de cette hypothèse, Lovejoy allant jusqu'à affirmer qu'elle est, d'une certaine manière, mieux adaptée à la bipédie que nous⁵⁹.

Au terme de cet exposé sur les confusions générées dans le débat sur la locomotion des hominins par les glissements entre l'individu fossile, l'espèce et le genre, chacune des interprétations de la bipédie d'*A. afarensis* apparaît comme philosophiquement problématique. L'interprétation selon laquelle il existe une seule et même forme de bipédie humaine chez *Australopithecus* et *Homo* peut être taxée d'anthropomorphiste : elle consiste à accentuer les ressemblances morphologiques et fonctionnelles des hominins avec les humains actuels et donc à humaniser les hominins. Cette accentuation des traits « humains » contraste avec le cadre « pithécophobe », qui avait conduit dans la première moitié du XXe siècle à l'exclusion de l'arbre phylogénétique humain tout spécimen

53. Day, M. H. (1986), « Bipedalism : pressures, origins, and modes », in B. Wood, L. Martin, P. Andrews (éd.), *Major topics in primate and human evolution*, Cambridge, Cambridge University Press

54. Zihlman, A. L. (1978), « Interpretations of early hominid locomotion », in C. Jolly (éd.), *Early Hominids of Africa*, Duckworth, London, pp. 361-377.

55. Johanson, D. C., & White, T. D. (1979), « A systematic assessment of early African hominids », op. cit.

56. Lovejoy, C. O., Heiple, K. G., Burstein, A. H. (1973), « The gait of *Australopithecus* », *American Journal of Physical Anthropology*, 38(3), 757-779 : p. 778.

57. Wolpoff, M. H. (1976), « Fossil hominid femora », *Nature*, 264, pp. 812-813.

58. McHenry, H. M., Corruccini, R. S. (1976), « Fossil hominid femora and the evolution of walking », *Nature*, 259(5545), pp. 657-658.

59. Lovejoy C.O. (1988), « Evolution of human walking », *Scientific American*, 259, pp. 118-125

fossile présentant des traits associés aux grands singes. A l'inverse, l'interprétation selon laquelle la bipédie d'*Australopithecus* est irréductiblement différente de celle d'*Homo* peut être taxée d'anthropocentriste : elle consiste à accentuer les différences morphologiques et fonctionnelles pour faire de la bipédie humaine une caractéristique exclusive du genre *Homo*, voire de l'espèce *Homo sapiens*. Lovejoy note ainsi, à l'intention de ses contradicteurs, « une tendance à considérer la bipédie humaine comme une sorte de pinacle locomoteur »⁶⁰ ; or, poursuit-il, « nulle exigence mystérieuse ne doit être satisfaite pour que l'homme marche droit »⁶¹. A l'anthropomorphisme consistant à humaniser la bipédie des hominins s'opposerait ainsi un anthropocentrisme consistant à « simianiser » la bipédie des hominins. Nous avons vu, en effet, que Stern et Susman rapprochaient la bipédie d'*A. afarensis* de celle du chimpanzé. Or, il apparaît plutôt que le débat sur la bipédie est contraint par sa restriction à la polarité dualiste opposant « humain » et « grand singe », qui se traduit dans l'opposition des traits « bipèdes terrestres » à des traits « quadrupèdes arboricoles ».

6.2 La confusion entre morphologie, comportement et phylogénie

6.2.1 Morphologie et comportement : l'approche biomécanique

Outre ce premier niveau de confusion entre l'individu, l'espèce et le genre, le débat sur les modalités locomotrices des hominins est aussi obscurci par une confusion constante entre la morphologie, le comportement et la phylogénie, qui constituent les trois strates épistémologiques mobilisées dans l'interprétation des vestiges fossiles. La problématisation du rapport entre la morphologie et le comportement est étroitement liée à l'approche biomécanique qui, dans les années 1970, vient prendre le relais de la méthode fonctionnelle exposée au chapitre précédent : le « patron biomécanique total » (*total biomechanical pattern*) théorisé par Lovejoy en 1975⁶² répond au « patron fonctionnel total » (*total functional pattern*) défini par Napier en 1964⁶³, qui venait lui-même amender le « patron morphologique total » (*total morphological pattern*) proposé par Le Gros Clark en 1955⁶⁴. L'approche biomécanique se présente comme une nouvelle méthode d'analyse intéressée par « la relation de structures biologiques à la force et au déplacement physique », selon la définition générale qu'en propose Gans en 1974⁶⁵. Cette approche biomécanique du squelette locomoteur s'inscrit dans le prolongement du grand tournant fonctionnel identifié au milieu du XXe siècle, qui consiste à appréhender la bipédie comme un comportement plutôt que comme une somme de caractères morphologiques. Dans cette perspective, les caractères morphologiques des vestiges postcrâniens sont considérés avant tout comme les traces du comportement locomoteur qui les ont modelées. La définition du « modèle biomécanique total » proposée par

60. Lovejoy C.O. (1975), « Biomechanical Perspectives on the Lower Limb of Early Hominids », in Tuttle, R.H., *Primate functional morphology and evolution*, Walter de Gruyter, pp. 291-326 : « a tendency to regard human bipedalism as a kind of locomotor pinnacle. Such is not the case »

61. *Ibid.* : « no mysterious requirements need be satisfied for man to walk erect »

62. Lovejoy C.O. (1975), « Biomechanical Perspectives on the Lower Limb of Early Hominids », *op. cit.*

63. Napier, J. R. (1964), « The evolution of bipedal walking in the hominids », *Archives de Biologie de Liège*, 75, pp. 673-708

64. Le Gros Clark, W. (1955), *The Fossil Evidence for Human Evolution*, Chicago, University of Chicago Press.

65. Gans, C. (1974), *Biomechanics : an approach to vertebrate biology*, cité par McHenry, H. M., Temerin, L. A. (1979), « The evolution of hominid bipedalism : evidence from the fossil record », *Yearbook of Physical Anthropology*, 22, pp. 105-131.

Lovejoy entérine ce déplacement du caractère morphologique vers sa cause fonctionnelle : « ce qui doit être regardé comme significatif dans la reconstruction de modèles de marche n'est pas la morphologie du fossile mais ce qui en résulte – quelque chose que nous pourrions appeler le modèle biomécanique total »⁶⁶.

Or, l'un des principaux apports de l'approche biomécanique est la mise en évidence de l'ampleur du décalage qui existe entre la morphologie et le comportement⁶⁷ : l'étude biomécanique de la locomotion indique que le comportement locomoteur ne se reflète pas nécessairement dans la morphologie, comme en attestent les primates actuels dont le comportement bipède occasionnel ne laisse pas de marques sur le squelette postcrânien ; d'autre part, l'approche biomécanique met aussi en évidence la présence de caractères morphologiques qui sont sans incidence sur le comportement. McHenry souligne ainsi que « certains traits morphologiques n'impliquent pas de différences fonctionnelles, par exemple la position exacte du trou nourricier des os longs »⁶⁸. Or, ce décalage entre morphologie et comportement s'avère problématique dans le cadre de l'interprétation des vestiges postcrâniens, où les traits morphologiques « humains » sont systématiquement utilisés pour inférer un comportement bipède. Ce glissement permanent entre ressemblance morphologique et ressemblance fonctionnelle constitue un biais majeur dans l'interprétation de la bipédie des hominins. Le problème posé par l'équivalence entre homologie structurelle et similarité fonctionnelle dans l'interprétation des vestiges postcrâniens est par exemple illustré par l'exemple suivant, développé par Wood⁶⁹ : pour l'espèce humaine actuelle, l'angle de torsion élevé de la tête du talus (l'os qui constitue le pivot de la cheville) est associé à la bipédie. Or, l'identification de ce caractère morphologique sur un spécimen fossile est généralement considéré comme l'indice d'un comportement locomoteur fonctionnellement similaire à celui des humains modernes. Or, souligne Wood, parmi les Primates, un angle de torsion élevé de la tête du talus est également caractéristique du genre *Colobus*, dont le comportement locomoteur est pourtant très différent de la bipédie humaine. Il est donc périlleux d'inférer que des structures homologues impliquent une similarité fonctionnelle. L'équivalence entre ressemblance morphologique et ressemblance fonctionnelle, entre traits « humains » et traits « bipèdes », apparaît ainsi comme un biais inhérent à l'approche fonctionnelle des fossiles, alimenté par l'idéalisation du morphotype humain actuel comme modèle d'évaluation de la ressemblance morphologique et fonctionnelle. Ce rapport problématique entre forme et fonction fait à nouveau émerger le spectre de l'anatomie transcendantale d'Owen, consacrant les homologies de structure au détriment des ressemblances fonctionnelles. Or, Wood rappelle que le concept d'homologie, introduit par Owen, est fondé sur la structure, non sur la fonction, afin de mettre en garde contre la tendance à utiliser « les structures homologues comme l'indication d'une similarité fonctionnelle »⁷⁰.

Toutefois, le décalage entre morphologie et comportement est aussi exploité pour minimiser la

66. Lovejoy O. (1975), *op. cit.*, p. 292 : « what must then be regarded as significant in the reconstruction of gait patterns is not fossil morphology but its resultant – something that we may call the total biomechanical pattern »

67. McHenry H.M., Temerin A. (1979), « The evolution of hominid bipedalism : evidence from the fossil record », *op. cit.*

68. McHenry H.M., (1986), « The first bipeds : a comparison of the *A. afarensis* and *A. africanus* postcranium and implications for the evolution of bipedalism », *op. cit.*

69. Wood B.A. (1978), « An analysis of early hominid fossil postcranial material : principles and methods », in C. Jolly (éd.), *Early hominids of Africa*, pp. 347-360

70. Wood B.A. (1978), « An analysis of early hominid fossil postcranial material : principles and methods », *op. cit.*

signification fonctionnelle des variations morphologiques entre hominins et humains, notamment entre les genres *Australopithecus* et *Homo*. En effet, selon Lovejoy, le « patron morphologique total » est plus variable que le « patron biomécanique total »⁷¹. Autrement dit, les traits morphologiques isolés varient plus que le comportement locomoteur qui leur est associé. Dans cette perspective, les variations morphologiques du squelette postcrânien dans la lignée humaine doivent être rapportées à leur juste niveau d'expression fonctionnelle : elles ne sont pas nécessairement l'indice d'une pluralité de patrons locomoteurs différents. Ici, le décalage entre la morphologie et le comportement est donc utilisé pour défendre l'hypothèse selon laquelle il existe un seul patron locomoteur, donc une seule forme de bipédie partagée par *Australopithecus* et *Homo*, en dépit des différences morphologiques observées entre ces deux genres. On voit donc comment la méthode biomécanique d'interprétation de la bipédie est utilisée comme une stratégie interprétative permettant de sauvegarder la ressemblance fonctionnelle entre la bipédie des hominins et la bipédie humaine : si les ressemblances morphologiques sont interprétées comme l'indice d'une ressemblance fonctionnelle, les différences morphologiques ne sont pas interprétées comme l'indice d'une bipédie fonctionnellement différente. Le décalage entre morphologie et comportement est donc exploité pour sauvegarder la bipédie humaine des hominins.

Ce découplage entre caractères morphologiques et signification fonctionnelle a pourtant des répercussions majeures sur le principe d'interprétation de la bipédie consistant à établir une équivalence entre traits « humains » et traits « bipèdes ». En effet, ce décalage entre morphologie et comportement locomoteur met à mal la tendance à considérer qu'il existe des traits morphologiques absolument et nécessairement associés à la bipédie, dont on a vu la prégnance dans l'interprétation des vestiges postcrâniens. La notion de « traits bipèdes » (*bipedal traits*), à laquelle Prost consacre une analyse épistémologique en 1980⁷², s'avère éminemment problématique. Ces « traits bipèdes » désignent des traits morphologiques associés à la bipédie humaine actuelle dont la présence sur un spécimen fossile signifierait nécessairement un comportement locomoteur effectivement bipède. Or, selon Prost, « la prédominance des traits 'bipèdes' ne garantit pas la bipédie »⁷³ : ces traits associés à la bipédie humaine actuelle ne sont pas nécessairement associés à un comportement locomoteur similaire chez les hominins. Cet auteur suggère en effet que les traits interprétés comme « bipèdes » chez les australopithèques sont probablement des traits liés au grimper, qui ont été « réinterprétés » dans un nouveau patron locomoteur associant grimper arboricole et bipédie terrestre. Ainsi, explique Prost, en admettant que les australopithèques présentent une morphologie « à 80% bipède », cela ne signifie pas que leur bipédie soit à 80% humaine. L'équivalence entre « humain » et « bipède » se trouve donc ici remise en question à partir de l'origine fonctionnelle des traits impliqués dans l'évolution de la bipédie, qui conduit à distinguer la bipédie humaine et la bipédie des hominins.

6.2.2 Fonction et phylogénie : la terminologie cladistique au service d'une conception adaptationniste de la bipédie

La confusion épistémologique qui règne dans le débat sur la bipédie des hominins provient en large part du recours à une terminologie floue, dont on ne sait jamais précisément s'il convient de

71. Lovejoy O. (1973), « The gait of *Australopithecus* », op. cit.

72. Prost, J. H. (1980), « Origin of bipedalism », *American Journal of Physical Anthropology*, 52(2), pp. 175-189.

73. *Ibid.*

lui accorder une signification purement morphologique, essentiellement fonctionnelle, ou également phylogénétique. Cette confusion est perceptible dans l'usage d'une terminologie cladistique, faisant état de caractères dérivés partagés uniquement par les hominins et l'espèce actuelle *Homo sapiens*, pour qualifier des caractères adaptatifs liés à la bipédie. On lit par exemple, dans l'article consacré à l'os du talon d'*A. afarensis* : « la présence d'un processus plantaire latéral peut être directement associée au changement de l'orientation du pied, issu d'un passage adaptatif au *genu valgum*. Là encore, ce trait est partagé uniquement avec *H. sapiens*, indiquant qu'une attitude complètement terrestre était indubitablement en cause »⁷⁴. Ici, la présence chez *A. afarensis* d'un caractère adaptatif associé à la bipédie humaine actuelle est utilisée comme un argument fonctionnel, destiné à démontrer la bipédie humaine de cette espèce, mais elle est aussi utilisée comme un argument phylogénétique, pour étayer le statut d'ancêtre du genre *Homo* qui lui est conféré par ses découvreurs.

Or, cet usage d'une terminologie cladistique au service d'une conception adaptationniste de l'évolution de la bipédie est problématique. En effet, selon la méthode cladistique (ou systématique phylogénétique) théorisée par Hennig en 1950⁷⁵, les caractères dérivés partagés, désignés comme des apomorphies, sont les seuls caractères pertinents pour la reconstruction phylogénétique : les clades, résultant de l'analyse cladistique, sont définis par la possession d'états de caractères uniques. Au contraire, les caractères adaptatifs ne sont pas considérés comme pertinents pour la phylogénie : parce qu'ils sont des caractères fonctionnels, qui ne correspondent pas nécessairement à un signal génétique, les caractères adaptatifs ne sont pas considérés comme un support fiable pour la reconstruction phylogénétique. C'est notamment la raison pour laquelle les reconstructions de la phylogénie des hominins fondées sur la méthode cladistique, qui commencent à se développer en paléanthropologie à la fin des années 1970, ont été exclusivement conduites à partir des caractères crâniens et dentaires⁷⁶ : les caractères postcrâniens ont été exclus, en raison de la rareté et de la variabilité des caractères associés à la locomotion, mais aussi parce que ces caractères sont considérés comme fonctionnels et adaptatifs. Au contraire, l'interprétation des vestiges postcrâniens en paléanthropologie consiste à assigner une signification phylogénétique aux ressemblances fonctionnelles, elles-mêmes inférées de ressemblances morphologiques. En mobilisant une terminologie cladistique pour qualifier des caractères adaptatifs, le type de déclaration sur la comportement locomoteur d'*A. afarensis* cité ci-dessus fait donc appel à deux cadres théoriques inconciliables : la systématique phylogénétique, qui fait abstraction des caractères d'adaptation, et la systématique néo-darwinienne, qui privilégie au contraire les caractères adaptatifs.

74. Latimer, Lovejoy (1989), « The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. », *op. cit.*, p. 385 : « the presence of a lateral plantar process can be directly associated with the change in pedal orientation arising from the adaptative shift to the valgus knee. Again, this feature is shared only with *H. sapiens*, indicating that a completely terrestrial habitus was unquestionably responsible »

75. Hennig W. (1950), *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, Deutscher Zentralverlag, Berlin ; Hennig W. (1966), *Phylogenetic Systematics*. (tr. D. Davis et R. Zangerl), Urbana, Univ. of Illinois Press

76. Delson, E., Eldredge, N., Tattersall, I. (1977), « Reconstruction of hominid phylogeny : a testable framework based on cladistic analysis », *Journal of Human Evolution*, 6(3), pp. 263-278 ; Kimbel, W. H., White, T. D., Johanson, (1986), « On the phylogenetic analysis of early hominids », *Current Anthropology*, 27 ; Skelton, R. R., McHenry, H. M., Drawhorn, G. M., Bilsborough, A., Chamberlain, A. T., Wood, B. A., Vančata, V. (1986), « Phylogenetic Analysis of Early Hominids [and Comments and Reply] », *Current Anthropology*, pp. 21-43 ; Stringer, C. B. (1987), « A numerical cladistic analysis for the genus *Homo* », *Journal of Human Evolution*, 16(1), pp. 135-146.

La cladistique, qui vise à définir des clades et non des grades, c'est-à-dire des degrés adaptatifs, se présente en effet comme une approche anti-adaptationniste⁷⁷. Comme le souligne Raymond Corbey⁷⁸, cet anti-adaptationnisme de la méthode cladistique avait comme objectif le rétablissement d'un critère de démarcation entre science et métaphysique, que Hennig jugeait compromis par les concepts problématiques du néo-darwinisme comme la notion d'adaptation⁷⁹. L'adaptation à la bipédie, conçue dans le cadre néo-darwinien comme la caractéristique propre à la lignée humaine et marquant son origine, est en effet apparue au cours de notre analyse comme un concept particulièrement problématique, à la frontière de la science et de la métaphysique. Or, l'adaptationnisme caractérise toujours le cadre interprétatif de la paléoanthropologie dans les années 1970, comme l'a montré le débat sur le comportement locomoteur d'*A. afarensis* : parce qu'il porte sur la valeur adaptative qu'il convient de reconnaître aux caractères « simiens » et/ou aux caractères « humains », ce débat est enraciné dans un cadre théorique adaptationniste.

La méthode phénétique de classification est davantage en adéquation avec le cadre interprétatif de la paléoanthropologie. Alors que la cladistique, fondée sur le concept phylogénétique d'espèce, ne prend en compte que les caractères dérivés, la méthode phénétique, fondée sur le concept morphologique d'espèce, s'intéresse à la similarité générale, sans opérer de distinction entre caractères hérités et dérivés : la cladistique implique une polarisation des caractères, là où l'approche phénétique ne discrimine pas l'origine des différences mais procède à une mesure générale des similarités et des dissemblances. La méthode phénétique vise ainsi à définir des grades adaptatifs et non des clades. Les analyses morphométriques multivariées qui se développent dans les années 1970 reposent sur cette méthode phénétique, conçue comme l'instrument d'une nouvelle « taxinomie numérique »⁸⁰. Dans les analyses multivariées, l'approche mathématique multidimensionnelle de caractères morphologiques jugés fonctionnellement significatifs aboutit à mettre en évidence la diversité fonctionnelle des spécimens considérés⁸¹. Par exemple, en 1978, McHenry et Corruccini proposent une analyse multivariée des fémurs d'hominés fossiles, portant à la fois sur des spécimens sud-africains (SK82, SK97) et est-africains (KNM-ER 1503, KNM-ER 1472, KNM-ER 1481c)⁸². Leur étude met en évidence l'existence de deux groupes distincts pour *Australopithecus* et *Homo*, avec des articulations de la hanche mécaniquement différentes. L'unicité, c'est-à-dire la particularité fonctionnelle du patron locomoteur propre aux australopithèques, se trouve renforcée par les analyses multivariées. Au terme de son étude sur le squelette postcrânien d'*A. afarensis* et *A. africanus*, McHenry affirme ainsi qu'« *Australopithecus* était différent d'une manière unique »⁸³ par rapport aux grands singes et aux humains actuels ; selon lui, « il y a

77. Sur ce conflit, voir Delisle, R. (2001), « Adaptationism versus cladism in human evolution studies », in Corbey R., Roebroeks W. (éd.), *Studying Human Origins : Disciplinary History and Epistemology*, Amsterdam University Press, pp. 107-121 ; Delisle, R. G. (2007), *Debating Humankind's Place in Nature, 1860-2000 : The Nature of Paleoanthropology*, Prentice Hall.

78. Corbey, R. H. A. (2005), *The metaphysics of apes : Negotiating the animal-human boundary*, Cambridge University Press, p. 103

79. Rosen, D.E., Nelson, G., Patterson, C. (1979), *Foreword to a reprint of W. Hennig Phylogenetic Systematics* [1966], Urbana, University of Illinois Press

80. Sur les analyses multivariées et la méthode phénétique, voir Blackith, R.E., Reyment, R.A. (1971), *Multivariate morphometrics*, London New York, Academic Press ; Sneath et Sokal (1973), *Numerical taxonomy* San Francisco, Freeman

81. Voir notamment Oxnard, C. E. (1975), *Uniqueness and diversity in human evolution : morphometric studies of australopithecines*, Chicago, University of Chicago Press.

82. McHenry H.M., Corruccini R.S., (1978), « The femur in early human evolution », *American Journal of Physical Anthropology*, 49, pp. 473-488

83. McHenry, H. M. (1986), « The first bipeds : a comparison of the *A. afarensis* and *A. africanus* postcranium

un grade distinct d'adaptation locomotrice *Australopithecus* qui ne ressemble à aucune forme vivante »⁸⁴.

Une autre source d'incompatibilité entre la systématique phylogénétique et le cadre interprétatif mobilisé dans l'analyse de la bipédie des hominins tient au rôle respectif qu'y tiennent les patrons phylogénétiques et les processus d'évolution. En effet, la méthode cladistique accorde la priorité au patron de relations phylogénétiques par rapport aux processus d'évolution qui étaient mis au premier plan par la théorie synthétique de l'évolution⁸⁵ : selon la systématique phylogénétique, les processus évolutifs ne peuvent être compris – ou plutôt faire l'objet de prédictions soumises à des tests empiriques⁸⁶ – qu'après avoir identifié les patrons produits par ces processus⁸⁷. L'exclusion des caractères fonctionnels dans la systématique phylogénétique se trouve précisément justifiée par l'exigence de distinguer entre le patron phylogénétique – dans lequel des caractères fonctionnels très significatifs peuvent ne jouer aucun rôle – et les processus d'évolution – sur lesquels les caractères fonctionnels sont hautement informatifs⁸⁸. Or, nous avons vu que dans l'interprétation des vestiges fossiles d'*A. afarensis*, l'identification du processus d'évolution reflété par les adaptations locomotrices de cette espèce a été au centre du débat. Cette contradiction entre le primat du patron phylogénétique et le primat du processus d'évolution est généralement surmontée par l'équivalence implicitement établie entre le patron phylogénétique et le patron locomoteur, que nous avons mise en évidence en discutant le nombre de patrons locomoteurs reconnus aux genres *Australopithecus* et *Homo*. Or, cette équivalence entre patron locomoteur et patron phylogénétique, en elle-même problématique, ne permet guère de résoudre la contradiction entre une approche fondée sur les patrons phylogénétiques, qui exclut les caractères fonctionnels et adaptatifs, et une approche fondée sur les processus d'évolution, qui privilégie au contraire ces caractères.

L'incompatibilité entre la pensée cladistique et la méthode d'interprétation des vestiges postcrâniens tient également à l'approche discontinuiste impliquée par la systématique phylogénétique : la cladistique implique une atomisation de la morphologie en une série de caractères polarisés, qui contribue à accentuer les discontinuités entre les formes analysées. Au contraire, l'interprétation des vestiges postcrâniens établit une continuité fonctionnelle entre les caractères morphologiques associés à la locomotion, que ce soit dans la perspective d'une approche holiste de la morphologie ou dans une perspective sélectionniste, dans laquelle un seul caractère associé à la bipédie humaine actuelle est utilisé pour inférer la signification fonctionnelle de tous les autres. Ce conflit entre les principes de l'analyse cladistique et le cadre interprétatif hérité du néo-darwinisme mobilisé en paléanthropologie a du reste donné lieu à de violentes critiques de la méthode cladistique. En 1988, Brace, promoteur de « l'hypothèse de l'espèce unique » dans les années 1960, dénonce ainsi dans la méthode cladistique, devenue « l'orthodoxie dominante », la résurgence

and implications for the evolution of bipedalism », *op. cit.*, p. 179 : « *Australopithecus* was uniquely different from all living apes and people »

84. *Ibid.*, p. 179 « there is a distinct grade of locomotor adaptation *Australopithecus* which is unlike any living form »,

85. Delisle, R. (2001), *op. cit.*

86. Szalay, P. (1977), « Constructing primate phylogenies : a search for testable hypotheses with maximal empirical content ». *Journal of Human Evolution*, 6, pp. 3-18.

87. Platnick, N.I. (1979), « Philosophy and transformation of cladistics », *Systematic Zoology* 28, pp. 537-546

88. Cracraft, J. (1981), « The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics », *American Zoologist*, 21(1), pp. 21-36.

d'un « néoplatonisme »⁸⁹. Selon lui, la cladistique marque le retour à un mode de pensée scolastique, mobilisant des entités discontinues traitées par pure déduction logique, au détriment des processus d'évolution privilégiés dans le cadre néo-darwinien. Contre cette épistémologie déductive d'inspiration poppérienne, Brace défend un modèle inductif de connaissance, procédant par inférence à partir du fossile⁹⁰. Pourtant, nous avons déjà indiqué que cette démarche censée être strictement inférentielle est orientée par des présupposés.

L'un de ces biais repose précisément sur le système d'équivalences que nous avons exposé entre des termes pourtant relatifs à différents niveaux d'interprétation des vestiges fossiles (la morphologie, la fonction et la phylogénie). Le terme « dérivé », oscillant entre une acception adaptationniste et une acception phylogénétique, est utilisé comme synonyme de « ressemblant à l'humain » (concept morphologique) et de « bipède terrestre » (concept fonctionnel), tandis que le terme « primitif » est utilisé comme équivalent de « ressemblant au grand singe » et de « quadrupède arboricole ». La synonymie entre caractères morphologiques et fonctionnels est ici étendue à la phylogénie, puisque les termes « dérivé » et « primitif » portent sur la signification phylogénétique des caractères morphologiques. Cette polarisation phylogénétique des caractères morphologiques et fonctionnels constitue un biais dans l'interprétation des vestiges postcrâniens : le recours à la terminologie cladistique apparaît comme le symptôme d'un glissement permanent entre morphologie, fonction et phylogénie, qui se manifeste par la projection d'une grille de lecture dichotomique sur les vestiges fossiles.

6.3 La polysémie des modèles de bipédie

6.3.1 Les modèles actuels

Une troisième source de confusion identifiable dans cette séquence de l'histoire de la paléanthropologie concerne la notion de modèle. En effet, plusieurs sortes de « modèles » sont convoqués dans l'interprétation des fossiles postcrâniens d'hominés, à commencer par les modèles actuels, qui sont fournis par les diverses espèces de primates actuels – *Homo sapiens* y compris –, utilisées pour restituer le comportement locomoteur des espèces fossiles d'hominés. Ces modèles actuels sont des modèles « référentiels », selon la terminologie proposée par Tooby et DeVore en 1987⁹¹ : le comportement locomoteur des primates actuels sert de référence pour interpréter le comportement locomoteur des hominés, qui n'est pas directement accessible à partir des données fossiles. Dans quelle mesure le choix des modèles actuels influence-t-il l'interprétation des vestiges fossiles ?

Dans l'interprétation des vestiges postcrâniens d'*A. afarensis*, l'espèce humaine actuelle *Homo sapiens* représente un modèle privilégié pour restituer le comportement locomoteur de cet hominé fossile. Pourtant, la bipédie humaine actuelle représente une forme de locomotion éminemment

89. Brace, C. L. (1988), « Punctuationalism, cladistics and the legacy of Medieval neoplatonism », *Human Evolution*, 3(3), pp. 121-139.

90. *Ibid.*

91. DeVore, I., Tooby, J. (1987), « The reconstruction of hominid behavioral evolution through strategic modelling », in W.G. Kinzey (éd.), *The evolution of human behavior : Primate models*, Albany, State University of New York Press, pp. 183-237.

spécialisée par rapport au comportement locomoteur des primates non-humains, qui se présente comme un « répertoire locomoteur », c'est-à-dire comme une combinaison d'activités locomotrices alternativement mobilisées : par exemple, les siamangs (des primates asiatiques proches des gibbons) pratiquent à la fois la brachiation, le grimper, le saut et la bipédie⁹². La bipédie humaine actuelle fait de ce point de vue exception par rapport à l'amplitude du répertoire locomoteur qui caractérise tous les autres primates. Ce caractère exceptionnel de la bipédie humaine actuelle en fait-il un modèle précieux pour interpréter le comportement locomoteur des hominins ? Ou bien cette exception implique-t-elle un biais dans l'interprétation des vestiges fossiles postcrâniens ? On répondra que la bipédie humaine actuelle constitue un point de départ légitime pour identifier des caractères morphologiques fonctionnellement associés à la bipédie. Cette démarche comparative et inférentielle caractérise la méthode de Zadig définie par Huxley comme la condition de possibilité d'une lecture évolutionniste du registre fossile, consistant à partir des caractéristiques d'une espèce actuelle pour identifier une espèce ancestrale. Pourtant, s'il est légitime de partir de la bipédie humaine actuelle pour identifier des caractères associés à la bipédie sur les spécimens fossiles, il est problématique de conclure que ces caractères associés à la bipédie impliquent un comportement locomoteur identique à celui d'*Homo sapiens* : rien n'autorise à établir une équivalence entre bipédie et bipédie humaine.

Cette équivalence entre bipédie et bipédie humaine revient en effet à humaniser la bipédie des hominins, en supposant que le comportement locomoteur d'une espèce telle qu'*Australopithecus afarensis* est aussi spécialisé que celui de l'espèce *Homo sapiens*. Or, cette extension est problématique, tant au regard des données issues de la primatologie qu'à l'aune des implications philosophiques d'une telle extension. Les limites de l'utilisation de la bipédie humaine actuelle comme modèle de la bipédie des hominins ont été mises en évidence par M.D. Rose à travers la distinction entre les deux concepts de « morphologie d'engagement » (*committed morphology*) et de « morphologie de compromis » (*compromise morphology*)⁹³. Une « morphologie d'engagement » se présente comme le support biomécanique d'un comportement locomoteur spécialisé, tandis qu'une « morphologie de compromis » constitue le support biomécanique d'un comportement locomoteur généralisé, consistant en un répertoire d'activités locomotrices. Parmi les primates actuels, seuls les humains présentent une « morphologie d'engagement », dédiée de manière quasiment exclusive à la bipédie terrestre. Il est donc problématique de faire de cette exception un modèle de l'évolution locomotrice des hominins. Selon Rose, l'hypothèse la moins coûteuse théoriquement consiste à considérer que le comportement locomoteur humain, exceptionnellement spécialisé, a évolué à partir d'un répertoire locomoteur généralisé, principalement mais non exclusivement arboricole, incluant la quadrupédie, le grimper (qui implique une posture verticale du tronc) et la bipédie⁹⁴. Diverses espèces de primates actuels, tels que les atèles, les gibbons et les chimpanzés, offrent précisément l'exemple d'un tel répertoire locomoteur : plusieurs études montrent alors que leur morphologie est adaptée à cette diversité posturale et locomotrice, en mettant en évidence un « chevauchement biomécanique partiel »⁹⁵ entre les exigences du grimper, de la quadrupédie et de la bipédie⁹⁶.

92. Fleagle, J. G. (1976), « Locomotion and posture of the Malayan siamang and implications for hominoid evolution », *Folia Primatologica*, 26(4), pp. 245-269.

93. Rose, M. D. (1991), « The process of bipedalization in hominids », in Coppens Y, Senut B. (éd.), *Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés*, op. cit., pp. 37-48 : p. 39

94. Rose, M. D. (1991), « The process of bipedalization in hominids », op. cit., p. 40

95. *Ibid.*, p. 39 : « partial biomechanical overlap »

96. Kimura, T., Okada, M., Ishida, H. (1979), « Kinesiological characteristics of primate walking : its significance

Le postulat d'un « engagement » précoce des hominins dans une bipédie aussi spécialisée que celle des humains actuels a en effet des implications philosophiques problématiques : il implique une représentation de l'origine de la bipédie sous la forme d'un événement consistant en une soudaine humanisation de la morphologie des hominins, déterminant un « engagement » dans la bipédie humaine. Cette terminologie de l'engagement est utilisée par les partisans d'une bipédie humaine d'*Australopithecus afarensis*. On lit par exemple sous la plume de Lovejoy : « le col du fémur de Lucy était approprié exclusivement pour la bipédie. Elle n'était pas seulement capable de marcher droit ; c'était devenu son seul choix »⁹⁷. On retrouve ici le vocabulaire de la station verticale comme destinée physique propre à l'humain, dont l'occurrence a été commentée dans les chapitres 1 et 2 : ici, les australopithèques sont morphologiquement destinés à être bipèdes comme les humains.

A cette représentation événementialiste de l'origine de la bipédie s'oppose une représentation processuelle d'évolution de la bipédie, à laquelle Rose donne le nom de « bipédalisation ». Ce terme désigne un processus dans lequel la bipédie prend une place de plus en plus importante dans le répertoire locomoteur. Cet auteur considère que « la bipédalisation des hominidés a été un processus plutôt qu'un événement »⁹⁸, dans la mesure où la morphologie des australopithèques représente selon lui une morphologie de compromis, impliquant à la fois la bipédie et le grimper. La question du modèle actuel utilisé est décisive, car le choix du modèle implique une certaine conception de ce qu'est la bipédie et de ce qu'elle signifie : si on prend la bipédie humaine actuelle comme modèle, ce modèle très spécialisé conduit à concevoir la bipédie comme une propriété présente ou absente, dont l'émergence ne peut être pensée que comme un événement. Au contraire, si l'on prend la bipédie de primates non-humains comme modèle, ce modèle moins spécialisé conduit à concevoir la bipédie comme la composante d'un répertoire locomoteur, dont l'émergence peut être pensée comme un processus. Or, si l'on renonce à penser la bipédie comme un événement adaptatif marquant l'origine de la lignée humaine, il n'est plus possible de concevoir la bipédie comme une propriété essentiellement possédée par tous les membres de cette lignée. « La question de savoir si un animal était ou non *un bipède* est essentiellement dénuée de signification »⁹⁹, écrit ainsi Rose. Si l'on conçoit l'évolution de la bipédie comme un processus, la question consiste à déterminer dans quelle mesure la bipédie participe au répertoire locomoteur et non pas à déterminer si elle est présente ou absente : « pour cette raison, il n'est probablement pas sage d'utiliser le fait d'être "bipède" comme un caractère de définition des hominidés »¹⁰⁰.

Toutefois, si le comportement locomoteur des hominins est unique, c'est-à-dire différent de tous les comportements locomoteurs connus actuellement, comment définir un modèle référentiel pertinent pour reconstituer ces modalités posturales et locomotrices dépourvues d'équivalent actuel ? Une manière de contourner cette difficulté tient à la diversification des modèles actuels utilisés comme référence pour reconstruire des comportements locomoteurs passés. A partir des années 1970, la recherche de modèles référentiels s'étend au-delà des grands singes africains

in human walking », in M.E. Morbeck, H. Preuschoft, N. Gomberg (éd.), *Environment, behavior, and morphology : Dynamic interactions in primates*, New York, Fischer, pp. 297-311.

97. Lovejoy C.O. (1988), « Evolution of human walking », *op. cit.*, p. 125 : « Lucy's femoral neck, then, was suited exclusively for bipedality. She was not just capable of walking upright ; it had become her only choice »

98. Rose (1991), « The process of bipedalization in hominids », p. 45 : « hominid bipedalization was a process rather than an event »

99. *Ibid.*, p. 45 « the question as whether or not an animal was a *biped* is essentially meaningless »,

100. *Ibid.*, p. 45 « for this reason, it is probably unwise to use being a "biped" as a defining character of hominids »,

(le gorille et le chimpanzé), utilisés de manière privilégiée tout au long du XXe siècle pour reconstruire la morphologie et le comportement des hominins : les primates plus éloignés d'*Homo sapiens* sont également considérés comme des modèles pertinents. En effet, comme le souligne Moore¹⁰¹, deux sortes de modèles référentiels doivent être distingués : les modèles fondés sur l'homologie (sur la similarité due à un ancêtre commun), par exemple celui du chimpanzé, se distinguent des modèles fondés sur l'analogie (sur la similarité due à une adaptation commune), par exemple celui des babouins terrestres. Cette distinction entre modèle référentiel homologique et modèle référentiel analogique doit donc être prise en compte dans les inférences produites à partir de l'une ou l'autre sorte de modèle.

L'essor de la primatologie dans les années 1970 se traduit par la publication d'études de terrain sur le comportement locomoteur de diverses espèces de primates, au-delà du seul chimpanzé *Pan troglodytes*. Le bonobo (*Pan paniscus*) est notamment considéré comme un nouveau modèle référentiel. En 1978, Zihlman, Cronin et Sarich exposent le « modèle du chimpanzé pygmée » (« *pygmy chimpanzee model* »)¹⁰², qui fait du bonobo (*Pan paniscus*) le « prototype » de l'ancêtre commun des humains, des chimpanzés et des gorilles, dont la séparation est estimée entre 4 et 6 millions d'années : si le bonobo se rapproche de ce dernier ancêtre commun par son comportement locomoteur et social, ainsi que par sa petite taille, il serait alors le meilleur modèle référentiel pour l'étude des premiers hominins¹⁰³. R. Susman voit également en *Pan paniscus* un modèle référentiel précieux pour reconstituer « l'écologie comportementale » des premiers hominins¹⁰⁴. Le choix du bonobo comme modèle référentiel du « prototype » ancestral est remis en cause par l'équipe de recherche associée à la description d'*A. afarensis*, clamant que cette espèce fossile ne ressemble en rien à *Pan paniscus*¹⁰⁵. Selon Cronin, l'un des promoteurs du « modèle du chimpanzé pygmée », cette objection est absurde, puisqu'il n'a jamais été question de démontrer que Lucy était identique à un bonobo, mais seulement d'envisager qu'*Australopithecus* ressemble plus à *Pan paniscus* qu'aux autres singes hominoïdes africains vivant à cette époque¹⁰⁶. En effet, même dans le cas où le modèle utilisé comme référence est homologique (comme pour *Pan paniscus*), il n'y a pas lieu de supposer une identité entre le modèle et ce qu'il sert à connaître.

La diversification des modèles référentiels passe aussi par la diversification des méthodes d'analyse, marquée dans cette période par le développement de l'approche expérimentale, qui consiste à enregistrer et à analyser certaines caractéristiques fonctionnelles mises en évidence dans des expérimentations sur les primates. La méthode expérimentale permet d'obtenir des informations nouvelles sur la structure anatomo-fonctionnelle de primates depuis longtemps utilisés comme

101. Moore, J. (1996), « Savanna chimpanzees, referential models and the last common ancestor », in W. C. McGrew, L. F. Marchant, T. Nishida (éd.), *Great ape societies*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 275-292

102. Zihlman, A. L., Cronin, J. E., Cramer, D. L., & Sarich, V. M. (1978), « Pygmy chimpanzee as a possible prototype for the common ancestor of humans, chimpanzees and gorillas », *Nature*, 275(5682), pp. 744-746.

103. Zihlman, A. L. (1979), « Pygmy chimpanzee morphology and the interpretation of early hominids », *South African Journal of Science*, 75(4), pp. 165-168.

104. Susman, R. L. (1984), « The locomotor behavior of *Pan paniscus* in the Lomako forest », in *The Pygmy Chimpanzee*, Springer US, pp. 369-393 ; Susman, R. L. (1987), « Pygmy chimpanzees and common chimpanzees : models for the behavioral ecology of the earliest hominids », in *The evolution of human behavior : Primate models*, op. cit., pp. 72-86.

105. Latimer, B. M., White, T. D., Kimbel, W. H., Johanson, D. C., & Lovejoy, C. O. (1981), « The pygmy chimpanzee is not a living missing link in human evolution », *Journal of Human Evolution*, 10(6), pp. 475-488.

106. Cronin, J. E. (1983), « Apes, humans, and molecular clocks », in *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, Springer US, pp. 115-150.

modèles de référence, comme le chimpanzé. Ces caractéristiques fonctionnelles découvertes par l'approche expérimentale sont surtout relatives au fonctionnement des muscles et des articulations dans un comportement locomoteur déterminé. Diverses techniques sont développées dans le cadre de cette approche expérimentale, comme l'analyse cinéradiographique utilisée par Jenkins sur le chimpanzé en 1972¹⁰⁷, ou l'électromyographie, utilisée par Susman et Stern pour comparer le rôle du muscle glutéal chez le gibbon, l'orang-outan et le chimpanzé¹⁰⁸.

6.3.2 Les modèles représentationnels

Le choix du modèle référentiel, c'est-à-dire d'une espèce actuelle utilisée comme référence pour étudier le comportement locomoteur des hominins, détermine dans une large mesure le modèle représentationnel qui en procède : ce concept est ici utilisé pour désigner la représentation du comportement locomoteur de l'ancêtre commun à la lignée des hominins et à la lignée des grands singes africains. Cette représentation du processus d'évolution de la bipédie à partir du dernier ancêtre commun se présente, selon Tuttle, comme la « description ou analogie utilisée pour aider à visualiser quelque chose qui ne peut pas être directement observé »¹⁰⁹. Or, ce processus d'évolution inobservable est inféré à partir des comportements locomoteurs également inobservables attribués aux espèces fossiles. On aura donc intérêt à se demander dans quelle mesure l'hypothèse adoptée quant au comportement locomoteur d'une espèce d'hominins fossile conditionne l'hypothèse adoptée quant au comportement locomoteur du dernier ancêtre commun et dans quelle mesure la représentation du comportement locomoteur ancestral détermine à son tour la représentation du processus d'évolution de la bipédie dans la lignée des hominins, conditionnant ainsi l'interprétation des vestiges fossiles postcrâniens.

Les années 1970 consacrent la scission du modèle synthétique proposé par Washburn, qui articulait une phase arboricole de brachiation puis une phase terrestre de knuckle-walking. Le « modèle brachiationniste – knuckle-walking »¹¹⁰ se scinde en deux modèles opposés, un modèle arboricole et un modèle terrestre d'évolution de la bipédie. Le modèle terrestre, fondé sur la phase de knuckle-walking distinguée par Washburn, tient le dernier ancêtre commun pour un quadrupède terrestre, utilisant les membres postérieurs et les phalanges des membres antérieurs pour se déplacer au sol. Dans les années 1970, ce modèle est défendu par Simons et Pilbeam¹¹¹ : selon eux, de nombreux traits par lesquels les vestiges postcrâniens d'hominins se rapprochent davantage des grands singes que des humains actuels ont été jusqu'alors associés à tort à la brachiation arboricole. Au contraire, ces traits de type grand singe pourraient refléter une phase terrestre de

107. Jenkins, F. A. (1972), « Chimpanzee bipedalism : cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait », *Science*, 178(4063), pp. 877-879.

108. Susman, R. L., Stern Jr, J. T. (1979), « Telemetered electromyography of flexor digitorum profundus and flexor digitorum superficialis in *Pan troglodytes* and implications for interpretation of the OH 7 hand », *American journal of physical anthropology*, 50(4), pp. 565-574; Stern, J. T., & Susman, R. L. (1981), « Electromyography of the gluteal muscles in *Hylobates*, *Pongo*, and *Pan* : implications for the evolution of hominid bipedality », *American Journal of Physical Anthropology*, 55(2), pp. 153-166.

109. Tuttle, R. H., Cortright, G. W., Buxhoeveden, D. P. (1979), « Anthropology on the move : Progress in experimental studies of nonhuman primate positional behavior », *Yearbook of Physical Anthropology*, 22, pp. 187-214.

110. Tuttle, R., Butzer, K. W., Blumenberg, B. (1974), « Darwin's apes, dental apes, and the descent of man : normal science in evolutionary anthropology », *Current Anthropology*, pp. 389-426.

111. Simons E.L., Pilbeam D. (1972), « Hominoid paleoprimatology », in R. H. Tuttle (éd.), *The functional and evolutionary biology of primates*, Chicago, Aldine, pp. 36-62

knuckle-walking, susceptible d'avoir précédé la spécialisation arboricole des grands singes – au lieu de lui faire suite, comme Washburn le supposait.

Le modèle arboricole se trouve quant à lui renouvelé par la redéfinition du brachiationnisme théorisé par Keith et Gregory au début du XXe siècle. Alors que la brachiation était jusqu'alors représentée comme un mode de locomotion arboricole très spécialisé, consistant en un déplacement rapide de branche en branche, à la manière des gibbons actuels, la brachiation reçoit désormais un sens plus large, pour désigner « un large spectre de positions et d'activités », incluant aussi bien la suspension que le grimper¹¹². Cette redéfinition est liée à la reconnaissance de l'amplitude du répertoire locomoteur des primates non-humains, en rupture avec la représentation de leur étroite spécialisation dans des activités locomotrices arboricoles. En vertu de ce « brachiationnisme conventionnel »¹¹³, impliquant un large spectre d'activités arboricoles, la brachiation est conçue comme la prédisposition commune des singes africains au knuckle-walking et des hominins à la bipédie¹¹⁴. Ce brachiationnisme plus largement défini est susceptible d'avoir donné naissance à la bipédie terrestre des hominins parce qu'il implique le grimper arboricole, supposant la posture orthograde du tronc, mais aussi une forme de bipédie arboricole. Ce brachiationnisme revisité réhabilite donc l'hypothèse du grimper (« *climbing hypothesis* ») développée par Wood Jones en 1916 dans *Arboreal Man* (voir le chapitre 3) : cette hypothèse du grimper se trouve notamment réhabilitée par les travaux de Lewis sur l'anatomie du poignet, dans laquelle il repère des adaptations brachiatriques communes à l'humain, au chimpanzé et au gorille¹¹⁵. Ce brachiationnisme revisité donne également lieu à la résurgence du « modèle hylobatien » exposé par Tuttle, selon lequel l'ancêtre de la lignée humaine était un hylobatien adapté au grimper vertical et à la bipédie arboricole : en vertu de ce scénario, « la bipédie a précédé l'émergence des *Hominidae* »¹¹⁶.

On assiste donc à la réhabilitation de modèles d'évolution de la bipédie qui avaient été exposés au début du XXe siècle dans une perspective « pithécophobe ». L'hypothèse du grimper, supposant une verticalisation du corps dans les arbres antérieure à la bipédie terrestre, était ainsi utilisée par Wood Jones contre la représentation darwinienne de l'ancêtre comme grand singe arboricole : il s'agissait alors de démontrer que le lointain ancêtre arboricole des humains actuels était « déjà » humain. Or, l'hypothèse du grimper arboricole se trouve désormais mobilisée dans une perspective tout autre, puisqu'elle est utilisée pour remettre en cause l'humanisation de la bipédie des hominins. En effet, si le grimper arboricole représente un « lien biomécanique » entre la brachiation et la bipédie¹¹⁷, cela signifie qu'un comportement locomoteur arboricole n'est pas incompatible avec un comportement locomoteur bipède au sol : le modèle représentationnel d'évolution de la bipédie fondé sur le grimper arboricole est ainsi mobilisé pour étayer la signification fonctionnelle et adaptative accordée aux traits morphologiques par lesquels *A. afa-*

112. Tuttle, R.H. (1979), « Anthropology on the move : Progress in experimental studies of nonhuman primate positional behavior », *op. cit.*

113. *Ibid.*

114. Tuttle, R.H. (1974), « Darwin's apes, dental apes, and the descent of man : normal science in evolutionary anthropology », *op. cit.*

115. Lewis, O.J. (1971), « Brachiation and the early evolution of the *Hominoidea* », *Nature*, 230, pp. 577-579

116. Tuttle, R. H. (1981), « Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 292(1057), pp. 89-94.

117. Fleagle, J. G., Stern, J. T., Jungers, W. L., Susman, R. L., Vangor, A. K., Wells, J. P. (1981), « Climbing : a biomechanical link with brachiation and with bipedalism », in *Symposium of the Zoological Society of London*, 48, pp. 359-375

rensis se distingue des humains actuels, dans l'interprétation proposée par Stern et Susman¹¹⁸. Or, cela signifie également que les traits associés à une posture orthograde et/ou à une locomotion bipède ne peuvent pas être automatiquement considérés comme des traits « humains », puisqu'ils sont également susceptibles de refléter le comportement locomoteur du dernier ancêtre commun : cette remise en cause de l'équivalence entre traits « bipèdes » et traits « humains » fait suite à la critique de la catégorie de « traits bipèdes » exposée dans la section 6.2.1, p 182.

Au contraire, selon le modèle représentationnel d'évolution de la bipédie mobilisé par les paléoanthropologues qui ont décrit l'espèce *A. afarensis*, le comportement locomoteur ancestral consiste en une quadrupédie arboricole. L'équivalence entre traits « bipèdes » et « traits humains » est donc nécessairement sauvegardée dans une telle représentation : « en supposant que les ancêtres d'*Australopithecus afarensis* étaient effectivement des quadrupèdes arboricoles, n'importe quelle altération adaptative s'éloignant de la quadrupédie arboricole signifie que la sélection directionnelle s'exerçait sur une fonction autre que le grimper (c'est-à-dire sur la bipédie terrestre) »¹¹⁹. Par extension, ce modèle représentationnel sert de fondation à la synonymie entre les traits « bipèdes », « humains », « terrestres » et « dérivé », par opposition aux traits « quadrupèdes », « simiens », « arboricoles » et « primitifs ». Dès lors, peut-on encore croire que ces modèles représentationnels sont seulement inférés à partir du registre fossile ? Il semble au contraire légitime d'envisager que ces modèles représentationnels soient posés de manière à garantir les interprétations de la bipédie d'*A. afarensis* respectivement proposées.

6.3.3 L'insuffisance des modèles notionnels

On distinguera enfin, à la suite des modèles référentiels et représentationnels, des modèles « conceptuels »¹²⁰ ou « notionnels »¹²¹, désignant des catégories abstraites utilisées pour distinguer différentes sortes de bipédie. Deux modèles conceptuels sont investis à l'occasion du débat sur le comportement locomoteur d'*A. afarensis* : la notion de « démarche à grands pas » (*striding gait*), défendue par ses découvreurs¹²² et celle de « démarche hanches et genoux fléchis » (*bent-hipped, bent-knee gait*), défendue par Stern et Susman¹²³. Ces deux modèles conceptuels n'ont rien de neuf : on reconnaît ici la distinction établie par Napier en 1964 pour caractériser les deux formes de bipédie différentes qu'il discernait entre les australopithèques graciles et robustes d'Afrique du Sud. Si ces modèles conceptuels sont conservés dans la période qui nous intéresse ici, leur description se trouve affinée dans une perspective biomécanique. Ainsi, Lovejoy définit la notion de « marche à grands pas » à travers trois critères : la bipédie au sens strict

118. Stern, Susman (1983), « The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis* », *op. cit.*

119. Latimer (1991), « Locomotor adaptations in *Australopithecus afarensis* », *op. cit.*, p. 171 : « Assuming that the ancestors of *Australopithecus afarensis* were effective arboreal quadrupeds, any adaptative alteration away from arboreal quadrupedalism means that the directional selection was acting upon a function other than climbing (i.e. Terrestrial bipedalism) »

120. DeVore, I., & Tooby, J. (1987), « The reconstruction of hominid behavioral evolution through strategic modelling », *op. cit.*

121. Prost, J. H. (1980), « Origin of bipedalism », *op. cit.*

122. Lovejoy, C.O.(1978), « A biomechanical review of the locomotor diversity of early hominids », in C.J. Jolly (éd.), *Early hominids of Africa*, *op. cit.*, pp.403-429

123. Stern J.T., Susman R.L. (1983), « The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis* », *op. cit.* ; Susman RL, Stern JT Jr, Jungers WL. (1984), « Arboreality and bipedality in the Hadar hominids », *Folia Primatologica*, 43, pp. 113-156.

(consistant à marcher en plaçant chaque pied sous le centre de gravité du corps), la stabilisation du pelvis (faisant obstacle à la rotation du bassin) et le principe du pendule composé (lié à l'efficacité mécanique de la marche)¹²⁴. De la même manière, « les raisons les plus convaincantes suggérant une bipédie hanche et genoux fléchis » sont identifiées par Stern et Susman dans l'orientation de l'aile iliaque et la conformation de l'acétabulum d'*A. afarensis*¹²⁵, qui se traduit sur le plan fonctionnel par « une moindre extension de la hanche et du genou avec un transfert de poids seulement limité dans le placement du pied »¹²⁶. Le modèle conceptuel de la « démarche hanches et genoux fléchis » est associé au modèle référentiel du chimpanzé : selon Stern et Susman, l'ilium d'*A. afarensis*, morphologiquement et fonctionnellement différent d'un ilium humain actuel, suggère un mécanisme d'équilibre latéral ressemblant à celui qui a été mis en évidence chez le chimpanzé¹²⁷. D'après leur reconstruction des ligaments du pelvis de Lucy, ces auteurs concluent à une « démarche bipède semblable à celle des chimpanzés ou des atèles, dans laquelle le maximum de force verticale est, en moyenne, une plus faible fraction du poids du corps que ce qui caractérise les humains »¹²⁸.

Ces deux modèles de la « démarche à grands pas » et de la « démarche hanches et genoux fléchis », respectivement référés à l'humain et au chimpanzé actuels, impliquent donc une confusion entre un modèle référentiel et un modèle conceptuel. Pourtant, ces deux catégories de modèle sont de nature épistémologique différente, puisque l'un se réfère à un comportement locomoteur actuel et concret, quand l'autre se rapporte à une catégorie abstraite. Il semble donc judicieux, comme le propose Prost, de distinguer soigneusement les « patrons actuels » (« *extant patterns* »), directement observables, et les « patrons notionnels » (« *notional patterns* »), qui « doivent être reconstruits à travers une théorie du comportement » prenant en compte toutes les variables comportementales¹²⁹. En l'absence de cette distinction épistémologique, la projection sur les vestiges fossiles de modèles conceptuels exclusivement informés par le comportement locomoteur associé à une seule espèce actuelle est une source de confusion majeure dans l'interprétation du comportement locomoteur des hominés.

Ce dualisme des modèles conceptuels paraît en outre largement insuffisant pour saisir les différences qualitatives susceptibles d'avoir caractérisé la démarche des premiers hominés, eu égard à l'amplitude du comportement locomoteur mise en évidence chez les primates non-humains actuels. Le problème épistémologique ne concerne pas ici les lacunes du registre fossile, ni le caractère inobservable des modalités locomotrices du passé : il tient à l'insuffisance des distinctions conceptuelles proposées. Selon Zihlman, l'imprécision terminologique entourant les catégories locomotrices complique considérablement l'interprétation de la variabilité morphologique des spécimens postcrâniens : « les hominidés du Plio-Pléistocène peuvent représenter plusieurs expérimentations avec la bipédie, et il pourrait ainsi y avoir plusieurs patrons [...]. Mais les termes n'existent pas pour différencier des styles de bipédie légèrement différents qui ont des

124. Lovejoy C.O. (1978), *op. cit.*, p. 399

125. Stern J.T., Susman R.L. (1983), *op. cit.*, p. 312

126. *Ibid.*, p. 280

127. Stern J.T., Susman R.L. (1981), *op. cit.*

128. Stern J.T., Susman R.L. (1983), p. 313 : « the bipedal gait was like that of chimpanzees or spider monkeys, in which the maximum vertical force is, on the average, a smaller fraction of body weight than characterizes humans »

129. Prost J.H. (1980), « Origin of bipedalism », *op. cit.*

effets biomécaniques très différents »¹³⁰. Cette imprécision terminologique se trouve également dénoncée par Tuttle : déplorant que l'analyse des catégories locomotrices se réduise à quelques labels grossiers, il plaide pour une description finement détaillée du comportement locomoteur, nécessaire à l'étude des patrons de mouvement¹³¹.

La modèle conceptuel de la « marche à grands pas » est particulièrement problématique, car il apparaît comme la typification idéale d'un mode de locomotion spécifique aux humains actuels, qui constitue ainsi un biais fondamental dans l'analyse de la diversité locomotrice des hominés. Le modèle conceptuel est déterminé par un modèle référentiel exclusif (la bipédie humaine actuelle) et utilisé au sens d'un modèle idéal de bipédie, dans une approche formaliste dont les affinités avec l'anatomie transcendantale de Owen apparaissent ici encore. On ne peut que souscrire ici à la déclaration de Zihlman, soulignant qu'au cours des années 1970, « la mesure de 'l'humanité' des australopithèques était leur capacité à marcher à grands pas »¹³² : cette notion de « marche à grands pas », poursuit-elle, « a induit une analyse simpliste de tous les changements dans le pelvis et les membres postérieurs, ainsi qu'une négligence de la nécessaire variabilité et flexibilité motrices »¹³³. Or, cette typification idéale de la « démarche à grands pas », caractéristique de la bipédie humaine actuelle, résulte précisément d'une catégorisation confuse des comportements locomoteurs, dont l'effet pernicieux commence alors à se faire sentir, comme le note Day : « il y a habituellement un manque de précision dans l'usage de mots et de phrases comme "érigé", "bipède" [...] qui brouille la discussion, puisqu'il apparaît que la signification de ces termes repose sur une comparaison avec la condition humaine moderne. Ainsi, les capacités locomotrices des premiers hominidés tendent à être décrites dans des termes qui suggèrent des adaptations 'imparfaites' en comparaison d' *Homo sapiens*, une attitude qui est inacceptable dans les autres domaines de la biologie et qui rappelle le concept platonicien d'idéal-type »¹³⁴. Cet usage problématique du concept de bipédie humaine actuelle dans l'interprétation des vestiges postcrâniens est au fondement de la critique épistémologique conduite dans cette thèse.

Ainsi donc, au moment où le critère naturaliste de la bipédie, affranchi du critère culturaliste de l'outil, est consacré en paléanthropologie, le concept biologique d'humain qu'il contribue à définir se trouve aussitôt rattrapé par les implications métaphysiques associées au concept philosophique de l'humain comme bipède idéal. Le concept de bipédie, irrésistiblement référé à la bipédie humaine actuelle, constitue de ce fait un critère d'interprétation éminemment problématique : la conception de la bipédie comme essentiellement humaine aboutit soit à considérer la bipédie

130. Zihlman A. (1978), « Interpretations of early hominids locomotion », in C. Jolly, *Early hominids of Africa*, op. cit., pp. 361-377, p. 373 : « the Plio-Pleistocene hominids may represent several experiments with bipedalism, and so there may be several patterns. [...] But terms do not exist to differentiate slightly different bipedal styles with very different biomechanical effects »

131. Tuttle, R. H., Cortright, G. W., Buxhoeveden, D. P. (1979), « Anthropology on the move : Progress in experimental studies of nonhuman primate positional behavior », op. cit.

132. Zihlman A. (1978), op. cit., p. 373 : « the measure of australopithecine 'humanity' was whether it could stride »

133. *Ibid.*, p. 373 : « that word [striding] has induced simplistic analysis of all changes in the pelvis and lower limb and disregard of necessary motor variability and flexibility »

134. Day, M. H. (1978), « Functional interpretations of the morphology of postcranial remains of early African hominids », in C. J. Jolly (éd.), *Early Hominids of Africa*, op. cit., pp. 311-345 : « There is commonly a lack of precision in the use of words and phrases such as 'upright', 'bipedal' [...] that clouds discussion since the meaning of these terms often appears to relate to a comparison with the modern human condition. Thus early hominid locomotor abilities tend to be described in terms that suggest 'imperfect' adaptations by comparison to *H. sapiens*, an attitude that is unacceptable in other fields of biology and recalls the Platonic concept of the 'ideal type' »

des hominés comme imparfaitement humaine, soit à humaniser la bipédie des hominés. Cette oscillation entre une vision anthropocentriste et une vision anthropomorphiste de la bipédie des hominés n'est-elle qu'un effet collatéral de la consécration de ce critère ? Ou exprime-t-elle une structure épistémologique inhérente à la paléoanthropologie ? Le dernier chapitre de cette thèse permettra de proposer une réponse à cette question.

Chapitre 7

La rupture de l'équivalence entre bipédie et humanité

Sommaire

7.1	Vestiges fossiles et vestiges théoriques	200
7.1.1	Des traits « humains » nécessairement « bipèdes »	200
7.1.2	Des traits bipèdes nécessairement humains	205
7.1.3	La dialectique de la généralité et de la spécialisation	208
7.2	La rupture de l'équivalence entre bipédie et lignée humaine	212
7.2.1	La lignée humaine est-elle immunisée contre l'homoplasie ?	212
7.2.2	L'os, signal génétique ou comportemental ?	216
7.2.3	De la bipédie humaine aux bipédies plurielles des hominés	222

Les découvertes fossiles qui ont conduit à la description des espèces *Ardipithecus ramidus*, *Orrorin tugenensis* et *Sahelanthropus tchadensis* constituent des événements majeurs dans l'histoire récente de la paléoanthropologie. Respectivement datées à 4,4, millions d'années, 6 millions d'années et 7 millions d'années, ces trois espèces ont toutes été présentées comme bipèdes par leurs découvreurs. La bipédie, jusqu'alors attestée dans la lignée des homininés il y a 3,6 millions d'années¹, serait ainsi deux fois plus ancienne qu'on ne le pensait jusqu'alors. Or, si ces découvertes fossiles sont à l'origine d'une rupture épistémologique fondamentale, ce n'est ni par leur ancienneté, ni par les interprétations qui en ont été proposées : c'est au contraire en étant utilisé pour ces espèces fossiles proches de la date de divergence présumée entre les lignées des homininés et des paninés que le cadre interprétatif de la bipédie des homininés élaboré dans la seconde moitié du XXe siècle se révèle non seulement inadéquat, mais aussi intrinsèquement problématique. Alors que la période récente est marquée par une vigilance à l'égard de l'anthropocentrisme en taxinomie, qui a conduit à rétrograder la lignée humaine de la famille des *Hominidae* à la sous-famille des *Homininae*², l'usage du critère de la bipédie dans l'interprétation des vestiges postcrâniens demeure anthropocentriste. Ce cadre interprétatif, consistant à considérer que la bipédie marque l'origine de la lignée des homininés (si bien qu'être un homininé, c'est nécessairement être bipède), que la bipédie a évolué uniquement dans cette lignée (si bien qu'être bipède, c'est nécessairement être un homininé) et une seule fois dans cette lignée (si bien que la bipédie des homininés est nécessairement humaine) s'avère trop restrictif : il ne permet plus d'expliquer la diversité morphologique des vestiges postcrâniens mis au jour dans la période récente, pas plus qu'il n'est compatible avec les résultats issus de méthodes d'analyse novatrices, tant sur le plan technique que théorique.

7.1 Vestiges fossiles et vestiges théoriques

7.1.1 Des traits « humains » nécessairement « bipèdes »

Par leur ancienneté, les spécimens fossiles auxquels nous nous intéressons dans ce chapitre jettent une lumière nouvelle sur l'évolution posturale et locomotrice des homininés depuis 7 millions d'années. Pourtant, l'équivalence entre traits « humains » et traits « bipèdes » mobilisée de manière récurrente dans la description de ces spécimens constitue un biais dans l'interprétation de ces vestiges, comme nous allons le démontrer en exposant la manière dont la bipédie de ces spécimens a été inférée par leurs découvreurs.

En 1994, l'espèce *Australopithecus ramidus*³ (assignée au nouveau genre *Ardipithecus* l'année suivante⁴) est décrite à partir de vestiges fossiles mis au jour sur le site d'Aramis en Ethiopie

1. L'existence d'un mode de locomotion bipède est en effet attestée par les traces de pas fossilisées de Laetoli, datées à 3,7 millions d'années

2. Dans les années 1990, les grands singes africains sont intégrés dans la famille des *Hominidae* (Hominidés), qui était jusqu'alors réservée au genre *Homo* et à l'ensemble des taxons fossiles qui lui sont apparentés. La lignée humaine est alors désignée comme la sous-famille des *Homininae* (Homininés)

3. White, T. D., Suwa, G., Asfaw, B. (1994), « *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia », *Nature*, 371, pp. 306-312

4. White, T. D., Suwa, G., Asfaw, B. (1995), « *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia », *Nature*, 375(6526), p. 88, Corrigendum for *Nature* 371(6495) : 306-312

dans la région de l'Afar. Ces vestiges datés à 4,4 millions d'années comprennent des spécimens crâniens et dentaires (ces derniers étant désignés comme holotype), ainsi que trois fragments d'os du bras. Toutefois, la possible bipédie de cette espèce fossile est d'emblée mise en avant, à partir de la position avancée des condyles occipitaux : cette caractéristique anatomique associée à la station droite, dont Daubenton avait fait en 1764 l'un des caractères distinctifs de l'humain, était également le critère mobilisé par Dart en 1925 dans la description d'*Australopithecus africanus*. Selon les découvreurs des nouveaux vestiges éthiopiens, la position avancée du trou occipital, ainsi que la forme de la canine (associée à un dimorphisme sexuel réduit) constituent « des caractères crâniodentaires dérivés, partagés chez tous les hominidés »⁵. On retrouve donc ici une terminologie cladistique, mentionnant des caractères dérivés partagés, au service d'une conception de la bipédie qui reste largement adaptationniste. En effet, concluent les auteurs, « l'acquisition de ces états à Aramis pourrait être corrélée à la bipédie, bien que ceci reste à démontrer »⁶ : l'adaptation à la bipédie est donc ce qui rend possible l'acquisition d'états de caractères dérivés. La bipédie se trouve ainsi de nouveau posée comme la condition de possibilité requise pour expliquer la présence de caractéristiques distinctives de la lignée humaine.

En 2001, l'espèce *Orrorin tugenensis*⁷ est décrite à partir de vestiges fossiles datés à 6 millions d'années mis au jour sur le site de Lukeino, au Kenya. Le matériel fossile attribué à cette espèce comprend une mandibule (désignée comme holotype de l'espèce), plusieurs dents, ainsi qu'une phalange de la main, un fragment d'humérus et trois fragments de fémur (appartenant à des individus différents, Figure ??)⁸. Tandis que les spécimens issus des membres supérieurs sont rapprochés des grands singes africains et d'*Australopithecus afarensis*, les spécimens fémoraux sont rapprochés des humains actuels⁹ et présentés comme plus humains qu'*A. afarensis*¹⁰ : la diagnose différentielle d'*Orrorin* signale que « sur le plan postcrânien, il diffère des Australopithèques par la morphologie du fémur proximal, qui est de type plus humain que les australopithèques et les grands singes africains »¹¹. Pour comprendre cette insistance à montrer que la morphologie postcrânienne d'*Orrorin* est plus « humaine » que celle d'*A. afarensis*, il faut rappeler que Senut a été l'une des premières à étayer l'hypothèse d'un comportement locomoteur associant bipédie et arboricolisme chez cette dernière espèce. L'enjeu est donc de montrer qu'*Orrorin*, s'il possède des caractères associés à un comportement arboricole, possède également des caractères plus « humains » qu'*A. afarensis* et donc que sa bipédie est plus humaine que celle de cette dernière espèce. De fait, l'article conclut qu'« *Orrorin* était déjà adapté à la bipédie (de manière différente et plus humaine que celle des Australopithèques), tout en étant encore agile dans les arbres »¹². Une telle déclaration est emblématique du glissement entre les concepts de bipède et

5. White, T. D., Suwa, G., & Asfaw, B. (1994), p. 212 : « derived craniodental characters shared among all hominids »

6. *Ibid.*, p. 212 : « acquisition of these states at Aramis could correlate with bipedality, although this remains to be demonstrated »

7. Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K., Coppens, Y. (2001), « First hominid from the Miocene (Lukeino formation, Kenya) ». *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 332(2), pp. 137-144.

8. Il s'agit du fémur gauche BAR 1002'00 (le spécimen le plus complet, qui comprend la tête du fémur), du fémur gauche BAR 1003'00 et du fémur droit BAR 1215'00

9. Notamment par la présence d'une tubérosité glutéale développée : voir Senut (2001), p. 141

10. Notamment parce que la tête du fémur, par rapport à la diaphyse, est présentée comme proportionnellement plus petite que chez l'homme moderne, mais plus grande que chez A.L. 288-1 : voir Senut (2001), p. 141

11. Senut et al. (2001), p. 139 : « Postcranially, it differs from Australopithecines by the morphology of the proximal femur, which is more human-like than those of australopithecines or African apes ».

12. Senut et al. (2001), p. 139

d'humain : l'aptitude à la bipédie est interprétée comme une adaptation à la bipédie, qui est à son tour comprise comme essentiellement humaine. En dépit de son comportement partiellement arboricole, *Orrorin* est dépeint comme anatomiquement destiné à être bipède au sol : « *Orrorin tugenensis* était déjà adapté à la bipédie habituelle ou même obligatoire lorsqu'il était au sol, mais il était aussi un bon grimpeur »¹³.

L'année suivante est publiée une deuxième étude intitulée « la bipédie d'*Orrorin tugenensis* révélée par ses fémurs »¹⁴ : la formulation est évocatrice de ce que la bipédie est considérée comme une propriété essentielle, dont la présence est inférée à partir de certains caractères morphologiques et fonctionnels. Deux éléments sont particulièrement frappants dans cet article. D'une part, on y retrouve une terminologie cladistique déjà relevée dans la description d'*Ardipithecus* : les auteurs soulignent qu'*Orrorin* ne possède aucun des caractères « dérivés » propres aux grands singes africains¹⁵, ne partageant avec ces derniers que des caractères « plésiomorphes » présents chez tous les hominoïdes, donc également chez les australopithèques et les humains¹⁶. Au contraire, *Orrorin* possède des caractères « dérivés partagés » avec les hominins et l'humain¹⁷ : la présence d'une gouttière de l'*obturator externus* (un muscle de la cuisse mobilisé dans l'extension du fémur et de la hanche dans la posture et la marche bipède), ainsi que la distribution asymétrique du cortex du col fémoral, plus épaisse à la partie inférieure qu'à la supérieure. Or – c'est le deuxième point relevé ici – ces deux caractéristiques sont précisément celles que Stern et Susman donnaient comme exemples de « traits magiques »¹⁸, censés valoir comme des preuves irréfutables de la bipédie humaine d'*A. afarensis*¹⁹. S'agissant d'*Orrorin*, s'ils ne sont plus utilisés pour exclure la possibilité d'un comportement arboricole, ces traits restent considérés comme des signes absolus indiquant la bipédie²⁰. Dans une étude consacrée à « l'histoire cachée des fémurs d'hominoïdes »²¹, White estime au contraire que la structure osseuse interne des fémurs d'*Orrorin* ne reflète pas « une bipédie similaire à celle de l'homme moderne et d'*Australopithecus* », mais plaide davantage pour « une forme de locomotion originale et inconnue auparavant »²². Le découvreur d'*Ardipithecus* reconnaît chez *Orrorin* une bipédie non-humaine, qui ne sera toutefois pas définie plus précisément.

En 2002, l'espèce *Sahelanthropus tchadensis* est décrite à partir d'un crâne (TM 266-01-60-1), de

13. Senut B. et al. (2001), p. 142 : « *Orrorin tugenensis* was already adapted to habitual or perhaps even obligate bipedalism when on the ground, but that it was also a good climber ».

14. Pickford, M., Senut, B., Gommery, D., Treil, J. (2002), « Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora », *Comptes Rendus Palevol*, 1(4), pp. 191-203.

15. Comme la morphologie de la fosse trochantérienne. Voir Pickford M. et al. (2002), p. 201.

16. Comme la platymérie et le développement d'une ligne spirale sous le petit trochanter. Voir Pickford M. et al. (2002), p. 201.

17. Haile-Selassie, Y. (2001), « Late Miocene hominids from the middle Awash, Ethiopia », *Nature*, 412(6843), pp. 178-181.

18. Stern, J. T., Susman, R. L. (1991), « "Total morphological pattern" versus the "magic trait" : conflicting approaches to the study of early hominid bipedalism, in *Origine (s) de la bipédie chez les Hominoïdes*, pp. 99-112.

19. La distribution corticale asymétrique du col du fémur, qui constitue une réponse au poids du corps exercé sur le fémur dans la marche bipède, a été présentée comme une caractéristique propre à la bipédie humaine. Voir Ohman, J. C., Krochta, T. J., Lovejoy, C. O., Mensforth, R. P., & Latimer, B. (1997). Cortical bone distribution in the femoral neck of hominoids : implications for the locomotion of *Australopithecus afarensis*. *American journal of physical anthropology*, 104(1), 117-131.

20. En 2005, Ohman, Lovejoy et White publient un article sévère sur l'analyse de la morphologie corticale d'*Orrorin*, à leurs yeux très différente de celle d'*Australopithecus* et des humains. Voir Ohman, J. C., Lovejoy, C. O., & White, T. D. (2005). Questions about *Orrorin* femur. *Science*, 307(5711), 845.

21. White, T. D. (2006), « Early hominid femora : The inside story », *Comptes Rendus Palevol*, 5(1), pp. 99-108

22. White, T. D. (2006), p. 107

deux fragments de mandibule et de trois dents²³. Ces vestiges fossiles ont été découverts au Tchad, c'est-à-dire à l'ouest de la vallée du rift africain, mettant à mal l'hypothèse de Coppens selon laquelle la lignée humaine trouve son origine à l'est de cette vallée. En l'absence de spécimen postcrânien publié, la bipédie de cette espèce est inférée à partir de la position avancée du trou occipital, en rapport avec un plan nuchal orienté horizontalement. S'ils reconnaissent qu'en l'absence de vestiges postcrâniens, cet argument ne permet pas de conclure avec certitude que *Sahelanthropus* était un bipède habituel, les auteurs de la description affirment toutefois qu'« une telle inférence ne serait pas déraisonnable étant donné les autres similarités basicrânielles et faciales du crâne avec des hominidés fossiles plus tardifs qui étaient clairement bipèdes »²⁴. On objectera toutefois qu'il semble au contraire largement déraisonnable, s'agissant de spécimens datés à 7 millions d'années, d'inférer un mode de locomotion habituellement bipède à partir d'une caractéristique anatomique qui n'est associée qu'à une posture orthograde.

Enfin, la publication en 2009 d'un squelette partiel d' *Ardipithecus ramidus* présenté sur la Figure ?? constitue un épisode majeur dans le débat récent sur les modalités locomotrices des hominidés. Trente-cinq ans après la découverte du squelette partiel de « Lucy » (daté à 3,2 millions d'années), le squelette partiel ARA-VP-6/500 surnommé « Ardi » (daté à 4,4 millions d'années) permet d'étudier dans son ensemble une morphologie postcrânienne, représentée à la fois par des fragments de membres supérieurs et inférieurs, mais aussi d'évaluer les proportions des membres du squelette locomoteur. Les os du pelvis et du pied issus de ce squelette partiel sont une source d'information particulièrement précieuse. Ces vestiges sont en effet caractérisés par une mosaïque de caractères dont certains sont rapprochés de la morphologie des grands singes africains, d'autres, de la morphologie humaine. Or, selon les paléanthropologues qui décrivent ces spécimens, cette morphologie mosaïque « dévoile comment notre squelette a été progressivement modifié pour la bipédie »²⁵. Ainsi, le pelvis d' « Ardi » – dont la reconstruction a été, comme pour celui de « Lucy », effectuée par Lovejoy – ressemble à un pelvis de grand singe africain dans sa partie inférieure (l'ischium), tandis qu'il ressemble davantage à un pelvis humain dans sa partie supérieure (l'ilium). Les auteurs de cette description affirment qu'il s'agit d'un « ilium exceptionnellement dérivé »²⁶, qui « implique une adaptation précoce à la bipédie terrestre habituelle »²⁷. Ce raisonnement exprime de manière paradigmatique le problème philosophique que nous identifions dans l'équivalence ininterrogée entre l'humain et la bipédie. En effet, puisque le terme « dérivé » qualifie ce qui ressemble à l'humain plutôt qu'au grand singe, il faut donc comprendre que l'ilium d' *Ardipithecus ramidus* est exceptionnellement humain. Le caractère exceptionnel de cet ilium tient certes à la présence de traits considérés comme humains sur un spécimen âgé de 4,4 millions d'années. Mais ce caractère exceptionnel signale aussi que cet ilium porte la marque de l'exception humaine qu'incarne la bipédie. En effet, le raisonnement consiste à considérer que les traits humains de cet ilium sont nécessairement associés à une bipé-

23. Brunet, M. *et al.* (2002), « A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa », *Nature*, 418, pp. 145–151

24. Brunet (2002), p. 150 : « There is not yet sufficient information to infer reliably whether *Sahelanthropus* was a habitual biped. However, such an inference would not be unreasonable, given the skull's other basicranial and facial similarities to later fossil hominids that were clearly bipedal »

25. Lovejoy, C. O., Suwa, G., Spurluck, L., Asfaw, B., White, T. D. (2009), « The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus* : the emergence of upright walking », *Science*, 326(5949), pp. 71e1-71e6, p. 71 : « unveils how our skeleton became progressively modified for bipedality »

26. *Ibid.*, p. 71e3 : « exceptionally derived ilium »

27. *Ibid.*, p. 71e3 : « it implies an early adaptation to habitual terrestrial bipedality »

die terrestre non pas seulement occasionnelle, mais habituelle. Ainsi donc, ce qui est humain est nécessairement bipède : on retrouve au fondement de ce raisonnement une définition essentialiste de l'humain comme bipède.

Cette équivalence entre traits humains et traits bipèdes constitue un problème philosophique fondamental, qui subsiste même lorsque les traits considérés comme arboricoles sont également pris en compte dans l'interprétation du comportement locomoteur. En effet, dans le chapitre 6, nous avons exposé le problème posé par le privilège exclusivement accordé aux traits humains, donc bipèdes, dans l'interprétation du comportement locomoteur d'*A. afarensis*. Au contraire, s'agissant d'*Ar. ramidus*, l'ensemble des caractères impliqués dans la morphologie mosaïque du pelvis se trouve pris en compte : les auteurs évoquent « un pelvis mosaïque qui était utile à la fois pour grimper et pour marcher en station droite »²⁸. Or, si cette morphologie mosaïque est ici interprétée comme une mosaïque fonctionnelle, le problème posé par l'équivalence entre les traits considérés comme humains et les traits considérés comme bipèdes reste entier : dans cette dernière citation, les traits humains sont interprétés non pas seulement comme l'indice d'un mode de locomotion bipède, mais d'une posture droite, associée à la bipédie humaine actuelle. « Le pelvis, le fémur et les éléments thoraciques préservés d'*Ar. ramidus* établissent que les adaptations à la marche en station droite dans ces régions du corps étaient bien établies il y a 4,4 millions d'années, malgré la rétention d'une capacité locomotrice arboricole substantielle »²⁹. De ce que le squelette postcrânien d'*Ardipithecus ramidus* est compatible avec un mode de locomotion bipède, ses découvreurs infèrent une adaptation effective à la bipédie. La description de la morphologie mosaïque du pied d'« Ardi » est marquée par le même biais. Ce pied se caractérise par la présence d'un gros orteil opposable et préhensile, alors que l'adduction du gros orteil était jusqu'alors considéré comme l'une des propriétés essentiellement associées à la bipédie humaine. Or, le pied d'« Ardi » est aussi caractérisé par sa base rigide, susceptible d'assurer un rôle de propulsion dans la marche bipède. De plus, les autres orteils sont décrits comme étant plus proches de l'anatomie humaine. « Parce qu'il avait substantiellement modifié les quatre autres orteils pour la marche redressée, même en retenant un gros orteil préhensile, le pied d'*Ardipithecus* était une étrange mosaïque qui œuvrait tout à la fois pour la marche redressée et la marche dans les arbres »³⁰, affirment donc les auteurs de cette description.

Pour l'ensemble des spécimens fossiles que nous avons passés en revue, l'équivalence entre traits « humains » et traits « bipèdes » se trouve donc maintenue. Si le comportement locomoteur d'*Orrorin*, comme celui d'*Ardipithecus*, est présenté par leurs découvreurs comme une association entre bipédie et arboricolisme, ces interprétations continuent à être portées par le privilège accordé aux caractères morphologiques considérés comme humains et donc comme des propriétés nécessairement associées à la bipédie. Toutes ces descriptions ont donc en commun le recours à un concept essentialiste de la bipédie humaine, celui-ci étant instancié par des traits « hu-

28. Lovejoy et al. (2009), « The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus* », p. 71 : « a mosaic pelvis that was useful both for climbing and upright walking »

29. *Ibid.*, p. 71e5 : « The pelvis, femur, and preserved thoracic elements of *Ar. ramidus* establish that adaptations to upright walking in these regions were well established by 4.4 Ma, despite retention of a capacity for substantial arboreal locomotion »

30. Lovejoy, C. O., Latimer, B., Suwa, G., Asfaw, B., White, T. D. (2009). Combining prehension and propulsion : the foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326(5949), 72-72e8, p. 72 : « because it had substantially modified the other four toes for upright walking, even while retaining its grasping big toe, *Ardipithecus* foot was an odd mosaic that worked for both upright walking and climbing in trees »

mains », donc « bipèdes », dont la signification adaptative l'emporte sur celle des autres traits. En dépit du fait que la bipédie conférée à ces spécimens très anciens qualifie un comportement locomoteur seulement occasionnel, voire habituel sans être toutefois exclusif, toutes ces descriptions supposent qu'être « adapté » à la bipédie équivaut fondamentalement à devenir humain. La notion d'adaptation est donc ici au service d'une définition essentialiste de l'humain par la bipédie, conduisant en retour à concevoir la bipédie comme essentiellement humaine.

7.1.2 Des traits bipèdes nécessairement humains

Si les caractères morphologiques « humains » sont considérés comme des caractères « bipèdes », la bipédie est à son tour utilisée comme un critère taxinomique et phylogénétique d'appartenance à la lignée humaine : la circularité du raisonnement mobilisé en paléoanthropologie tient à ce que les traits morphologiques « humains » sont considérés comme des traits fonctionnels « bipèdes », lesquels sont à leur tour considérés comme des traits « humains », d'un point de vue taxinomique et phylogénétique. Cette circularité se trouve illustrée dans l'interprétation des trois espèces fossiles auxquelles nous nous intéressons ici. Pour chacune de ces espèces, la bipédie a été utilisée comme un argument permettant de justifier le statut d'homininé qui leur a été accordé par leurs découvreurs. Ce n'est certes pas sur ce seul critère que s'est jouée l'appartenance à la lignée des hominés : le critère de la denture a également tenu un rôle important dans la description de ces espèces tout comme dans la polémique que ces descriptions ont suscitée. Pourtant, la bipédie constitue un enjeu fondamental dans l'assignation d'une espèce fossile à la lignée humaine, parce que cette caractéristique ne fournit pas seulement un critère taxinomique : elle implique un concept essentialiste d'humain, dont la bipédie marquerait l'origine, et dont nous allons montrer la rémanence à propos de ces trois espèces fossiles.

La bipédie d'*Ardipithecus ramidus* a été utilisée comme un argument pour assigner cette espèce à la lignée humaine bien avant la description du squelette partiel d' « Ardi ». En effet, les caractéristiques crâniodentaires de cette espèce ont été considérées, dès 1994, comme des corrélats anatomiques dont la bipédie est identifiée comme la condition de possibilité. « La démarcation anatomique / comportementale majeure entre les grands singes et les *Hominidae* est largement reconnue comme étant la bipédie et ses corrélats anatomiques »³¹, écrivent alors les auteurs dans cette première publication. La bipédie constitue donc un critère de démarcation entre la lignée des grands singes, mais elle signale aussi la démarcation initiale entre ces deux lignées : la bipédie se trouve ici réaffirmée comme ce qui marque l'origine de la lignée humaine et donc comme une propriété possédée par tous les membres de cette lignée.

L'équivalence entre bipédie et origine de la lignée humaine se trouve signifiée jusque dans le nom de l'espèce *Ardipithecus ramidus* : en effet, précisent ses découvreurs, « *ramid* » signifie racine en afar (la langue parlée dans la région de l'Afar où ces vestiges fossiles ont été découverts)³², tandis que « *ardi* » signifie « sur le sol » dans cette même langue³³. Sans se risquer à une traduction littérale, on dira donc que le nom accordé à cette espèce signifie qu'il s'agit d'un singe bipède au

31. White T.D. et al. (1994), p. 312 : « the major anatomical/behavioural threshold between known great apes and *Hominidae* is widely recognized to be bipedality and its anatomical correlates »

32. White T.D. et al. (1994), *op. cit.*, p. 306

33. White et al. (1995), p. 88

sol, qui représente pour cette raison la racine de la lignée humaine. Si « *A. ramidus* est l'ancêtre le plus simien connu »³⁴, sa bipédie en fait toutefois, selon ses découvreurs, un singe qui a déjà commencé à devenir humain et représente à ce titre le plus lointain ancêtre des humains actuels. La description du squelette partiel d'« Ardi » en 2009 consacre ce statut d'ancêtre en faisant d'*Ar. ramidus* l'espèce ancestrale aux genres *Australopithecus* et *Homo*, à partir d'un ensemble de caractères dérivés partagés avec les hominins plus tardifs³⁵. Si le critère de la bipédie permet d'assigner *Ar. ramidus* au clade des hominins, ce critère permet également de définir un grade évolutionnaire précédant *Australopithecus* – la notion de grade désignant un plateau adaptatif défini par des caractères fonctionnels. Dans la mesure où *Ardipithecus* a été décrit avant *Orrorin* et *Sahelanthropus*, les auteurs suggèrent qu'en vertu des règles de préséance taxinomique, le nom de genre *Ardipithecus* devrait être utilisé pour désigner tous les hominins plus anciens que 4,2 millions d'années³⁶ (soit l'âge des spécimens les plus récents assignés à ce genre).

Le critère de la bipédie joue également un rôle majeur dans l'assignation d'*Orrorin tugenensis* à la lignée humaine. C'est en effet principalement sur ce critère que ses découvreurs entendent démontrer qu'*Orrorin* est le plus ancien représentant de la lignée humaine³⁷ et renvoyer *Ardipithecus ramidus* au statut de grand singe fossile³⁸. En effet, lorsque l'espèce *Orrorin tugenensis* est décrite en 2001, les vestiges postcrâniens d'*A. ramidus* n'ont pas encore été publiés, si bien que Senut et les co-signataires de cette description font valoir que « la bipédie d'*Ardipithecus* reste à démontrer »³⁹. L'étymologie du nom de genre *Orrorin* donne également lieu à commentaire : « le nom générique *Orrorin* [...] signifie "l'homme originel" en Tugen. Il faut remarquer la prononciation des deux premières syllabes semblables au mot français "aurore" »⁴⁰. On ne saurait signifier avec plus d'insistance que la bipédie marque l'origine de la lignée humaine.

Le statut ancestral accordé à *Orrorin* met également en jeu la conception de l'évolution des hominins défendu par Senut bien avant la description de cette espèce⁴¹. Ce modèle d'évolution dualiste pose l'existence de deux lignées dans l'évolution des hominins : une lignée *Australopithecus* sans descendance et une lignée *Praeanthropus*, qui a donné naissance au genre *Homo*. Cette théorie a été élaborée dans le cadre du débat sur la cohésion de l'espèce *Australopithecus afarensis*, exposé dans le chapitre précédent. Selon Senut, deux espèces différentes sont représentées dans l'hypodigme attribué à *A. afarensis*. La première, désignée comme l'espèce *Australopithecus antiquus*, rassemble des individus de petite taille, arboricoles, qui ont donné naissance à une lignée de bipèdes grimpeurs, comprenant *A. africanus* et les australopithèques robustes ultérieurs (*Paranthropus aethiopicus*, *P. robustus*, *P. boisei*). La deuxième espèce, que Senut désigne comme *Praeanthropus africanus*, rassemble les spécimens bipèdes de grande taille assignés à *A. afarensis*, qui ont donné naissance à une deuxième lignée bipède conduisant au genre *Homo*.

34. White T.D. et al. (1994), « *A. ramidus* is the most apelike ancestor known » 1994, p. 312

35. White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G., & WoldeGabriel, G. (2009), « *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids », *Science*, 326(5949), pp. 64-86.

36. White T.D. Et al. (2009), *op. cit.*, p. 84

37. Pickford, M., & Senut, B. (2001). Millennium Ancestor', a 6-million-year-old bipedal hominid from Kenya. *South African journal of science*, 97(1/2), pp. 22-27.

38. Senut B. et al (2001), *op. cit.*

39. Senut, B. et al. (2001). p. 138 (dans le résumé en français)

40. Senut B. et al. (2001), p. 138 (dans le résumé en français)

41. Senut B. (1980), « Nouvelles données sur l'humérus et ses articulations chez les Hominidés plio-pléistocènes », *L'Anthropologie* 84 112-118; Senut, B. (1996), « Pliocene hominid systematics and phylogeny », *South African journal of science*, 92(4), 165-166.

Orrorin se trouve donc désigné comme le plus ancien représentant connu de cette lignée *Praeanthropus*, tandis qu' *Ardipithecus*, dans cette perspective, pourrait être le premier représentant de la lignée *Australopithecus*, considérée comme une branche latérale de l'arbre phylogénétique des hominins⁴².

Ce statut d'hominin ancestral accordé à *Orrorin* à partir d'une bipédie dont a vu que ses découvreurs la jugent plus humaine que celle des australopithèques est largement contestée. « Les reconstructions phylogénétiques proposant d'exclure de la lignée conduisant à l'homme tous les hominins, à l'exception d'*Orrorin*, ne sont pas étayées »⁴³, souligne ainsi White. D'autres chercheurs remettent également en question le support morphologique de cette interprétation, qui implique une bipédie plus moderne chez *Orrorin* que chez les australopithèques. Selon Aiello et Collard, l'argument de Senut (une tête du fémur « humaine » et large, en relation avec la taille du col du fémur) ne permet pas d'établir qu'*Orrorin* ressemble davantage à *Praeanthropus* (comprenant *A. anamensis* et certains *A. afarensis*) qu'à *Australopithecus*, qui tombe dans le rang de variation humaine à cet égard⁴⁴. Dans une étude comparative quantitative et morphométrique sur le fémur d'*Orrorin*, Richmond et Jungers établissent que ce spécimen diffère des grands singes et d'*Homo* pour se rapprocher d'*Australopithecus* et de *Paranthropus* : ils concluent qu' « *O. tugenensis* était bipède mais pas plus étroitement apparenté à *Homo* qu'à *Australopithecus* »⁴⁵.

S'agissant, enfin, de *Sahelanthropus tchadensis*, la bipédie inférée par ses découvreurs à partir de la position avancée du trou occipital constitue l'un des arguments mis en avant pour établir l'appartenance à la lignée humaine de cette espèce fossile (avec la petite taille des canines, l'épaisseur intermédiaire de l'émail et un fort torus sus-orbitaire) : « la mosaïque observée de caractères primitifs et dérivés évidente chez *Sahelanthropus* indique sa position phylogénétique comme hominidé proche du dernier ancêtre commun aux humains et aux chimpanzés »⁴⁶. *Sahelanthropus* est donc présenté comme le « nouveau doyen du rameau humain »⁴⁷, c'est-à-dire le premier représentant connu de la lignée humaine, peu après sa séparation à partir du dernier ancêtre commun. Cette assignation à la lignée humaine notamment fondée sur la position du trou occipital, c'est-à-dire sur un caractère associé à la posture orthograde et non à une locomotion bipède, a été contestée avec virulence par les découvreurs d'*Orrorin*. En effet, si *Sahelanthropus*, avec ses 7 millions d'années, est assigné à la lignée humaine, *Orrorin*, avec ses 6 millions d'années, cesse d'être le plus ancien représentant de la lignée humaine. Selon Senut et Pickford, les caractères mis en avant dans la description de *Sahelanthropus*, notamment la position du trou occipital et du plan nuchal, sont insuffisants pour assigner cette espèce à la lignée humaine. Ils tiennent *Sahelanthropus* pour « un singe vivant dans un environnement plus tard habité par des australopithèques, qui s'est adapté comme eux avec un puissant complexe masticatoire »⁴⁸.

42. Senut, B. (2002). From apes to humans : locomotion as a key feature for phylogeny. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 83(2-3), 351-360.

43. White, T. D. (2006)

44. Aiello, L. C., & Collard, M. (2001), « Palaeoanthropology : Our newest oldest ancestor ? », *Nature*, 410(6828), pp. 526-527.

45. Richmond, B. G., & Jungers, W. L. (2008), « *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism », *Science*, 319(5870), pp. 1662-1665.

46. Brunet, M. (2002), *op. cit.* (p. 151)

47. Brunet, M., Guy, F., Boissarie, J. R., Djimdoumbaye, A., Lehmann, T., Lihoreau, F., ... & Zollikofer, C. (2004). « "Toumaï" », Miocène supérieur du Tchad, le nouveau doyen du rameau humain », *Comptes Rendus Palevol*, 3(4), pp. 277-285.

48. *Ibid.* (p. 582)

Ces arguments sont exposés dans un article au titre éloquent : « *Sahelanthropus* ou *Sahelpithecus* ? »⁴⁹. La polémique suscitée par ces spécimens fossiles proches de la date de divergence entre la lignée humaine et la lignée des grands singes africains reconduit en effet le débat au niveau de l'assignation humain / grand singe : cette polarité est précisément celle qui se trouvait mise en jeu à l'époque de *Pithecanthropus erectus* (que son découvreur avait d'abord appelé *Anthropopithecus*) ou lors du débat occasionné par la description d'*Australopithecus africanus*.

En dépit des polémiques qui les opposent, toutes ces interprétations semblent être prisonnières de la circularité conduisant de la définition de l'humain comme bipède à la bipédie comme critère de reconnaissance de l'humain. Sans doute les conditions actuelles de fonctionnement et de financement de la recherche en paléanthropologie contribuent-elles à conforter cette circularité, en favorisant la course au plus vieil ancêtre bipède de l'humanité. Pourtant, cette explication n'est pas suffisante. Cette sacralisation du critère de la bipédie, défini par des traits humains et définissant en retour l'humain, mobilise une définition essentialiste de l'humain par la bipédie. Il est éclairant de se reporter ici à la problématique aristotélicienne de la définition, illustrée par l'exemple de la bipédie, telle qu'elle a été exposée dans le chapitre 1 : supposons que bipède soit la définition de l'humain, alors un bipède est nécessairement humain, expliquait en substance le Stagirite. On reconnaît dans ce raisonnement fondé sur une définition essentialiste de l'humain par la bipédie le type d'inférence constamment mobilisé dans l'interprétation des vestiges post-crâniens. Cela ne signifie évidemment pas que les paléanthropologues mobilisent à leur insu une métaphysique aristotélicienne impliquant un concept d'essence : cela signifie qu'ils ont tendance à faire un usage essentialiste du concept de bipédie, comme intrinsèquement lié à l'humain, et qu'ils s'inscrivent par là-même dans une certaine tradition métaphysique consistant à considérer la bipédie comme l'attribut distinctif de l'humain.

7.1.3 La dialectique de la généralité et de la spécialisation

L'un des vestiges théoriques dont la résurgence est la plus frappante, dans l'interprétation des vestiges fossiles auxquels nous nous intéressons ici, concerne la conception généraliste ou spécialisée du comportement locomoteur du dernier ancêtre commun. En effet, nous avons évoqué, notamment dans le chapitre 4, le conflit entre la généralité et la spécialisation de la structure anatomique présumée du dernier ancêtre commun : ce conflit prenait alors la forme d'un conflit entre les « pithécophobes », assurant que la généralité de la structure anatomique humaine ne pouvait trouver son origine que dans la structure non-spécialisée d'un primate généraliste, et les « pithécophiles », convaincus que la spécialisation humaine dans la bipédie trouvait son origine dans les spécialisations arboricoles d'un grand singe ancestral, qui avaient ouvert la voie à la verticalisation du corps. Le consensus néo-darwinien établi au milieu du XXe siècle, en établissant que la lignée humaine avait évolué à partir d'un grand singe ancestral, avait d'une certaine manière clos cette polémique – sans toutefois clore les spéculations sur le comportement locomoteur de ce dernier ancêtre commun.

Or, la description du squelette partiel d'« Ardi » remet au premier plan cette dialectique entre généralité et spécialisation. Ses auteurs ne prétendent certes pas que la lignée humaine a pour

49. Wolpoff, M. H., Senut, B., Pickford, M., & Hawks, J. (2002), « *Sahelanthropus* or '*Sahelpithecus*' ? », *Nature*, 419(6907), pp. 581-582.

ancêtre un primate non-spécialisé qui aurait vécu il y a plusieurs dizaines de millions d'années, comme le supposaient les « pithécophobes » dans la première moitié du XXe siècle : ils contestent que la morphologie du dernier ancêtre commun soit aussi spécialisée que celle des grands singes actuels. Selon eux, « *Ar. ramidus* démontre que les ancêtres communs aux humains et aux grands singes africains étaient morphologiquement bien plus primitifs que ce que l'on anticipait »⁵⁰. Or, la morphologie d'un squelette partiel d'homininé suffit-elle à démontrer la morphologie du dernier ancêtre commun ? Pour les découvreurs d'*Ardipithecus*, cette inférence n'est pas problématique, comme l'indique l'article intitulé : « la grande division : *Ardipithecus ramidus* révèle le postcrânien de notre dernier ancêtre commun avec les grands singes africains »⁵¹. Pourtant, il y a aussi de bonnes raisons de considérer que la morphologie du dernier ancêtre commun n'est pas seulement inférée à partir des vestiges fossiles de cet homininé, mais posée *a priori* et modifiée *ad hoc*, afin de pouvoir expliquer les caractères morphologiques d'*Ardipithecus*.

L'histoire évolutionnaire du pied reconstruite à partir du pied d'*Ardipithecus* vient illustrer cette ambiguïté. Selon les paléoanthropologues qui l'ont décrit, le pied d'*Ardipithecus* est profondément différent de celui des grands singes actuels, notamment parce qu'il possède un os peroneum, qui est absent chez les grands singes, mais présents chez les singes [*monkeys*] et chez les humains – ou, du moins, chez certains, puisqu'il s'agit d'un os surnuméraire du pied humain, qui n'est pas présent chez tous les individus⁵². L'interprétation du pied d'*Ardipithecus ramidus* engage donc, selon ses découvreurs, une relecture critique de la conception de l'évolution du pied développée dans l'histoire de la paléoanthropologie⁵³. Selon Lovejoy, il a été généralement admis que le pied humain a évolué à partir d'un pied similaire à celui des grands singes. C'est de fait la thèse soutenue par Lamarck, Huxley et Darwin (voir le chapitre 2), qu'ont ensuite reprise Keith, Gregory et Morton (voir le chapitre 3). Mobilisant à nouveau l'argument de la spécialisation excessive des grands singes, qui était employé de manière récurrente par les « pithécophobes », Lovejoy assure que le pied d'*Ardipithecus* n'aurait pas pu évoluer à partir d'un pied comme celui des grands singes actuels, jugé excessivement spécialisé de par sa fonction préhensile – qui leur a valu, rappelle-t-il, d'être jadis désignés comme des quadrumanes⁵⁴. Pourtant, comme nous l'avons mentionné, le pied d'*Ardipithecus* se distingue précisément par son gros orteil opposable et préhensile. Dès lors, l'hypothèse de la non-spécialisation du pied de l'ancêtre commun n'est-elle pas destinée à accentuer les caractères dérivés et donc humains du pied d'*Ardipithecus* ? C'est en effet ce que suggère une déclaration comme celle-ci : « si notre dernier ancêtre commun avec le chimpanzé n'avait pas retenu un pied non-spécialisé, peut-être la marche en station droite n'aurait-elle jamais évolué en premier »⁵⁵. La généralité du pied ancestral est donc posée comme

50. Lovejoy, C. O., Simpson, S. W., White, T. D., Asfaw, B., & Suwa, G. (2009), « Careful climbing in the Miocene : the forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and humans are primitive », *Science*, 326(5949), 70-70e8.

51. Lovejoy, C. O., Suwa, G., Simpson, S. W., Matternes, J. H., & White, T. D. (2009). The great divides : *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes. *Science*, 326(5949), 73-106.

52. Lovejoy C.O. et al. (2009), op. cit. (p. 72e1). L'os peroneum est généralement absent chez les grands singes, mais présent chez les singes de l'ancien monde et le gibbon et conservé chez les humains.

53. Lovejoy, C. O., Latimer, B., Suwa, G., Asfaw, B., & White, T. D. (2009). Combining prehension and propulsion : the foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326(5949), 72-72e8.

54. Lovejoy, C. O., Latimer, B., Suwa, G., Asfaw, B., & White, T. D. (2009). Combining prehension and propulsion : the foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326(5949), 72-72e8. (p. 72) : « very early anatomists argued that the “quadrumanus” apes were not related to humans because of their hand-like feet ».

55. Lovejoy, C. O. (2009), « Combining prehension and propulsion : the foot of *Ardipithecus ramidus* », p. 72 : « If our last common ancestor with the chimpanzee had not retained such an unspecialized foot, perhaps upright walking might never have evolved in the first place »

la condition de possibilité de l'évolution de la bipédie humaine.

Selon les découvreurs d'*Ardipithecus*, le comportement locomoteur du dernier ancêtre commun ne peut correspondre qu'à une quadrupédie arboricole non-spécialisée consistant à marcher sur les branches en s'appuyant sur les paumes des pieds et les mains. Ce mode de locomotion se trouve désigné comme la « palmigradie » : « l'image du dernier ancêtre commun du gorille/chimpanzé et humain qui émerge est celle d'un pont généralisé, délibéré avec une palmigradie quadrupède et une préférence pour les substrats de large diamètre »⁵⁶. Or, cette représentation du dernier ancêtre commun comme quadrupède généraliste est très ancienne : c'est précisément celle que mobilisait les « pithécophobes », comme Boule ou encore Straus, anatomiste qui se trouve ici réhabilité en raison de sa conception généraliste de la morphologie ancestrale, qui le conduit à écarter les australopithèques de la lignée humaine⁵⁷. Selon ses découvreurs, *Ardipithecus* ne présente aucun des caractères morphologiques associés aux spécialisations locomotrices des grands singes actuels que sont la suspension, le grimper vertical ou encore le knuckle-walking⁵⁸. L'anatomie de la main, du poignet et du tronc d'*Ardipithecus* est jugée incompatible avec les trois grands modèles d'évolution de la bipédie développés au XXe siècle que sont le modèle brachiationniste (fondé sur la suspension), le modèle du grimper vertical et le modèle du knuckle-walking. La quadrupédie palmigrade présumée de l'ancêtre de la lignée humaine « peut avoir impliqué la suspension ou le grimper vertical, mais sans fréquence suffisante pour permettre des adaptations morphologiques spécifiques à ces comportements »⁵⁹. Selon ces auteurs, l'orthograde des grands singes et des humains aurait évolué en parallèle, à travers la suspension et le grimper arboricole pour les uns, à travers la bipédie terrestre pour les autres⁶⁰. Quant au modèle du knuckle-walking, qui a été de nouveau défendu au début des années 2000⁶¹, il est écarté à partir d'arguments empiriques (le poignet flexible d'*Ardipithecus* est jugé incompatible avec ce mode de locomotion), mais il est également contesté d'un point de vue théorique. Ce modèle a été proposé initialement par Washburn, qui intégrait une phase de knuckle-walking entre la phase de brachiation arboricole et la phase de bipédie terrestre. Le déterminisme de ce modèle se trouve ici dénoncé, parce qu'il suppose que « le knuckle-walking était un signal adaptatif des deux premières phases d'une succession déterministe conduisant à la bipédie : suspension / grimper vertical → terestrialité / knuckle-walking → bipédie »⁶².

Or, en admettant que le modèle d'évolution de la bipédie proposé par Washburn soit déterministe, on objectera que le modèle concurrent proposé par les découvreurs d'*Ardipithecus* ne l'est pas moins. Ces derniers substituent en effet à un déterminisme fondé sur un processus graduel et mécaniste un déterminisme qui ne permet de penser l'émergence de la bipédie que comme un

56. *Ibid.* (p. 103)

57. Lovejoy, C. O., Suwa, G., Simpson, S. W., Matternes, J. H., & White, T. D. (2009). The great divides : *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes. *Science*, 326(5949), 100-106. (p. 100)

58. Lovejoy, C. O., Suwa, G., Simpson, S. W., Matternes, J. H., & White, T. D. (2009), « The great divides : *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes », *Science*, 326(5949), pp. 100-106.

59. *Ibid.*, p. 103

60. *Ibid.*, p. 100

61. Richmond, B. G., Begun, D. R., & Strait, D. S. (2001), « Origin of human bipedalism : the knuckle-walking hypothesis revisited », *American journal of physical anthropology*, 116(S33), pp. 70-105.

62. Lovejoy, C. O., Suwa, G., Simpson, S. W., Matternes, J. H., & White, T. D. (2009), « The great divides : *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes », p. 100

événement, marquant l'origine de la lignée humaine. La conception généraliste de la morphologie ancestrale permet en effet de réhabiliter la représentation des destins anatomiques différenciés de l'humain et du grand singe, dont la résurgence est notamment illustrée dans la déclaration suivante : « les anatomistes du milieu du XXe siècle⁶³ ont eu raison de s'inquiéter du pied humain comme ils l'ont fait : les nôtres ont évolué dans une direction, tandis que ceux des grands singes africains ont évolué dans une direction assez différente »⁶⁴. La lignée des grands singes africains se serait ainsi spécialisée dans un comportement arboricole, tandis que la lignée humaine se serait perfectionnée dans la bipédie terrestre. Or, ce perfectionnement n'est pas conçu comme une spécialisation restrictive, mais comme une ouverture qui rend possible l'émergence de l'humain, en annonçant « *Homo* – le primate généraliste global ultime »⁶⁵. On retrouve avec cette formule la représentation de l'humain comme être fondamentalement non-spécialisé, dont on a vu dans le chapitre 4 qu'elle était sous-jacente à la conception généraliste du dernier ancêtre commun et qu'elle faisait écho à la conception philosophique de l'humain comme être de manque.

Le comportement locomoteur du dernier ancêtre commun est conçu d'une tout autre manière par les découvreurs d'*Orrorin*, qui considèrent que le grimper arboricole est à l'origine de la bipédie humaine. La démarche consiste toutefois également à inférer ce comportement locomoteur ancestral à partir du comportement locomoteur attribué à une espèce fossile. La démarche s'expose donc au même questionnement, consistant à demander si cette inférence du comportement locomoteur ancestral n'a pas pour objectif principal de garantir l'interprétation des vestiges fossiles défendue par leurs découvreurs. Dans le cas d'*Orrorin*, l'hypothèse du grimper arboricole s'appuie sur les caractères considérés comme arboricoles qui ont été repérés sur les vestiges post-crâniens, à partir de l'anatomie de l'humérus et de la forme allongée et courbe de la phalange du pouce⁶⁶. Ces caractères indiquent selon ses découvreurs qu'*Orrorin* continuait à grimper aux arbres, en dépit de son adaptation présumée à la bipédie⁶⁷ : « c'était un être qui n'était pas encore libéré d'une vie partiellement arboricole », selon la formule éloquente employée par Senut dans l'ouvrage de vulgarisation qu'elle a consacré à *Orrorin*, intitulé *Et le singe se mit debout*⁶⁸.

Le comportement partiellement arboricole reconnu à *Orrorin* est utilisé par ses découvreurs pour inférer un comportement locomoteur associé au grimper vertical chez l'ancêtre commun : l'hypothèse du grimper vertical implique un redressement du corps en milieu arboricole, dont la bipédie humaine pourrait être issue. Senut s'appuie sur *Oreopithecus*, un primate fossile daté de 7 à 9 millions d'années qui aurait pratiqué un déplacement terrestre en bipédie associé au grimper et à la suspension. Selon elle, ces caractères liés au grimper vertical s'inscrivent dans un « stock ancestral arboricole »⁶⁹, à partir duquel plusieurs stratégies ont été utilisées : quadrupédie avec knuckle-walking, brachiation ou encore grimper vertical. C'est cette dernière hypothèse qui est retenue pour expliquer le développement de la bipédie dans la lignée humaine. Selon Senut,

63. C'est-à-dire les anatomistes qui ont défendu une conception généraliste de la morphologie du dernier ancêtre commun.

64. Lovejoy, C. O. (2009), « Combining prehension and propulsion : the foot of *Ardipithecus ramidus* », p. 72 : « the mid-20th-century anatomists were correct to worry about the human foot as they did : Ours turns out to have evolved in one direction, while those of African apes were evolving in quite another »

65. White, T. D. (2009), « *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids », p. 85 « *Homo* – the ultimate global primate generalist »

66. Senut B. et al. (2001), « First hominid from the Miocene (Lukeino formation, Kenya) », p. 141

67. *Ibid.* (p. 202)

68. Senut, B., & Devillers, M. (2008). *Et le singe se mit debout*. Paris, Albin Michel, p. 152

69. *Ibid.*, p. 163

dans un contexte de changement environnemental où les arbres sont de plus en plus rares, deux possibilités seulement se présentent à un primate lorsqu'il passe des arbres au sol : « soit il reste sur ses quatre pattes, soit il se met sur ses deux pattes postérieures. Si le tronc de l'animal est déjà redressé, ce qui était le cas de nos lointains ancêtres, il est bien plus aisé d'adopter une posture bipède. C'est sans doute ainsi que l'on s'engagea sur la voie de l'humain »⁷⁰. La structure du scénario lamarckien et darwinien est ici conservée et conciliée avec l'hypothèse du grimper vertical. Or, cette hypothèse, supposant que la posture orthograde associée à la bipédie humaine (ce que Senut désigne ici comme une « posture bipède ») trouve son origine dans le redressement du corps lié au grimper vertical en milieu arboricole, n'a rien de neuf.

Selon Senut, ce n'est que dans les années 1990 que l'hypothèse d'une origine arboricole de la bipédie humaine cesse d'être considérée comme hérétique⁷¹. Cependant, l'hypothèse selon laquelle le grimper vertical constitue une pré-adaptation à la bipédie est en effet, comme nous l'avons déjà rappelé dans le chapitre 6, théorisée par Wood Jones dès 1916⁷² et largement redécouverte à partir des années 1970. Nous avons montré dans le chapitre précédent que l'hypothèse du grimper vertical a alors conduit à mettre en évidence une superposition entre les traits considérés comme « bipèdes » et les traits considérés comme « arboricoles » : les caractères morphologiques qu'on croyait jusqu'alors liés à la posture orthograde associée à la bipédie pourraient aussi bien être liés à la posture orthograde associée au grimper arboricole. Or, ces implications problématiques de l'hypothèse du grimper vertical sur l'interprétation des vestiges fossiles ne sont pas prises en compte : la difficulté épistémologique est ignorée, tandis que l'orthograde arboricole en tant que condition de possibilité de la bipédie humaine est privilégiée.

7.2 La rupture de l'équivalence entre bipédie et lignée humaine

7.2.1 La lignée humaine est-elle immunisée contre l'homoplasie ?

L'équivalence entre « bipède » et « humain », qui a structuré toute l'histoire de la paléanthropologie moderne, se trouve mise en difficulté dans la période récente sur un point majeur : l'équivalence entre bipédie et appartenance à la lignée humaine est rendue problématique par la réintroduction du concept d'homoplasie dans le débat sur l'évolution locomotrice des hominins, qui conduit à remettre en question la signification phylogénétique univoque jusqu'alors associée à la bipédie. Comme nous l'avons exposé dans le chapitre 5, la consécration de la bipédie comme critère nécessaire et suffisant d'appartenance à la lignée humaine, qui a marqué la refondation néo-darwinienne de la discipline, a impliqué la conjuration des homoplasies systématiquement avancées dans la première moitié du XXe siècle pour contester la signification phylogénétique des caractères fonctionnels associés à la bipédie. L'argument de l'évolution parallèle, mobilisé pour contester l'équivalence entre bipédie et appartenance à la lignée humaine, avait alors été congédié au profit d'une interprétation homologique des caractères associés à la bipédie, fondée sur l'hypothèse selon laquelle la bipédie a évolué uniquement dans la lignée humaine. Le cadre

70. *Ibid.*, p. 164

71. Senut, B. (2012). Fifty years of debate on the origins of human bipedalism. *Journal of Biological Research-Bollettino della Società Italiana di Biologia Sperimentale*, 85(1), p. 40

72. Jones, Frederic Wood. (1916). *Arboreal Man*. Edward Arnold : London

interprétatif issu du néo-darwinisme présuppose ainsi que la lignée humaine est « immunisée » contre les homoplasies⁷³.

Or, depuis les années 1990, les homoplasies ont fait leur grand retour en paléanthropologie, non pas dans l'interprétation des fossiles, où l'homologie demeure un principe fondamental de l'analyse, mais dans la réflexion épistémologique sur cette discipline menée par des chercheurs comme Wood, Cartmill⁷⁴ ou McHenry⁷⁵. La réintroduction du concept d'homoplasie dans l'interprétation de l'évolution locomotrice a des conséquences majeures : si les caractères associés à la bipédie, jusqu'alors tenus pour des homologies propres à la lignée humaine, sont susceptibles d'être homoplasiques, le cadre interprétatif des vestiges postcrâniens actuellement mobilisé en paléanthropologie s'effondre. En effet, la possibilité d'homoplasies relatives aux adaptations posturales et locomotrices dans la lignée des hominins conduit à remettre en question le statut d'hominin ancestral réclamé pour *Ardipithecus*, *Orrorin* et *Sahelanthropus* à partir de leur bipédie présumée : les interprétations respectivement proposées pour ces trois espèces fossiles par leurs découvreurs reposent toutes sur l'hypothèse selon laquelle la bipédie a évolué uniquement dans la lignée humaine et vaut donc comme critère d'appartenance à cette lignée. Or, du point de vue théorique, rien n'interdit que ces espèces fossiles n'appartiennent à la lignée des grands singes africains, dans l'hypothèse où celle-ci partage des homoplasies avec le clade humain.

Dès la publication de *Sahelanthropus tchadensis*, Wood a ainsi fait remarquer que le statut d'« hominidé ancestral » (« *stem hominid* ») réclamé par ses découvreurs est contrarié par la fréquence des homoplasies sur certains caractères mis en avant dans la description de cette espèce (par exemple les arcades sourcilières)⁷⁶. Or, les homoplasies menacent également les caractères relatifs à l'évolution de la bipédie, précisément parce qu'il s'agit de caractères fonctionnels, liés à l'environnement. Si *Ardipithecus*, *Sahelanthropus* et *Orrorin* partagent assurément des traits dérivés avec des hominins plus tardifs, cela ne signifie pas que « ces traits sont immunisés contre l'homoplasie »⁷⁷ : les traits « bipèdes », interprétés comme un critère univoque d'appartenance à la lignée humaine, sont susceptibles d'avoir évolué parallèlement à cette lignée, si bien que ces trois espèces d'hominins pourraient théoriquement appartenir à une lignée de grand singe africain ayant développé indépendamment des hominins des adaptations à la bipédie⁷⁸. La signification phylogénétique univoque accordée à la ressemblance morphologique entre hominins et humains, consistant à faire de la bipédie un critère univoque d'appartenance à la lignée humaine, s'avère donc éminemment problématique.

Cependant, il ne faut pas oublier que la signification phylogénétique de la ressemblance morphologique est d'un certain point de vue un postulat absolument nécessaire à la possibilité de la connaissance de l'évolution humaine à partir de données paléontologiques. Si l'on dénie toute signification phylogénétique à la ressemblance morphologique (seule donnée directement accessible

73. « L'immunité » supposée de la lignée humaine face aux homoplasies est discutée par B. Wood : Wood, B., Harrison, T. (2011). The evolutionary context of the first hominins. *Nature*, 470(7334), 347-352

74. Cartmill, M. (1994), « A critique of homology as a morphological concept », *American Journal of Physical Anthropology*, 94(1), pp. 115-123.

75. McHenry, H. M. (1996), « Homoplasy, clades, and hominid phylogeny », *Contemporary issues in human evolution*, 21, pp. 77-89.

76. Wood, B. (2002), « Palaeoanthropology : hominid revelations from Chad », *Nature*, 418(6894), pp. 133-135.

77. Wood, B., & Harrison, T. (2011), « The evolutionary context of the first hominins », *Nature*, 470(7334), 347-352, p. 349

78. *Ibid.*

sur les fossiles), la reconstruction phylogénétique, qui constitue l'un des buts inhérents à cette discipline scientifique, tourne à vide, comme l'a illustré le paradigme de « l'homme fantôme »⁷⁹ dans la première moitié du XXe siècle. S'il convient de prendre en compte les contraintes empiriques imposées à la paléanthropologie par le matériel fossile (des vestiges rares et fragmentaires), a fortiori pour les spécimens les plus anciens, ces contraintes ne sauraient toutefois à elles seules justifier d'écarter l'hypothèse d'homoplasies dans la lignée des hominins, en dépit – ou en raison – de ses conséquences problématiques pour la reconstruction de la phylogénie humaine.

Actuellement, remarquent Wood et Harrison, l'« hypothèse nulle », c'est-à-dire l'hypothèse par défaut face à un hominoïde fossile, est homologique : « la seule option pour un hominidé entre 7 et 4 millions d'années qui partage quelques traits avec des hominins plus tardifs est d'être un hominidé ancestral »⁸⁰ (*stem hominin*). De fait, seule cette option a été envisagée par les découvreurs d'*Ardipithecus*, d'*Orrorin* et de *Sahelanthropus*. Or, rien ne justifie le recours systématique à cette hypothèse nulle en ce qui concerne l'évolution humaine : les cas d'homoplasies sont nombreux chez les mammifères⁸¹ et il n'y a aucune raison a priori de postuler que les homoplasies sont moins fréquentes chez les primates hominoïdes, en particulier quand on s'intéresse aux adaptations posturales et locomotrices du squelette postcrânien⁸². Du reste, si l'homoplasie est systématiquement négligée dans l'étude de l'évolution des hominins, elle est mobilisée pour rendre compte de l'évolution des grands singes, entre gorilles et chimpanzés⁸³, mais aussi entre singes africains et asiatiques⁸⁴. L'hypothèse de l'immunité de la lignée humaine face aux homoplasies, présupposant que la bipédie a évolué uniquement dans cette lignée, constitue donc un régime d'exception dans la biologie de l'évolution : ainsi, le présupposé d'une exception humaine alimente cette conception de l'évolution de la bipédie.

Or, ce biais en faveur de l'homologie dans l'interprétation de la bipédie pourrait légitimement céder la place à une hypothèse nulle tenant les homoplasies pour aussi probables que les homologues⁸⁵. Cette hypothèse a des conséquences épistémologiques majeures, puisque la nature homoplasique des caractères associés à la bipédie est envisageable non seulement entre la lignée humaine et la lignée des grands singes africains, mais aussi à l'intérieur de la lignée humaine : l'éventualité d'homoplasies dans l'évolution posturale et locomotrice vaut « à l'intérieur et autour du clade humain »⁸⁶. Ce double niveau d'homoplasies potentielles aboutit à deux conclusions différentes, mais toutes deux éminemment problématiques au regard des principes d'interprétation des fossiles toujours mobilisés actuellement dans l'interprétation des vestiges postcrâniens. En premier lieu, si l'on envisage la possibilité d'homoplasies à l'intérieur du clade humain, « il n'y a aucune raison logique pour exclure l'hypothèse que la bipédie est apparue plus d'une fois

79. Hammond, M. (1988), « The Shadow Man Paradigm in Paleoanthropology », 1911-1945, in *Bones, Bodies, and Behavior : Essays on Bioanthropology*.

80. Wood, B. & Harrison, T. (2011), « The evolutionary context of the first hominins », p. 351 : le terme « hominidé » s'applique ici à la lignée humaine (lignée des hominins) et à la lignée des grands singes africains

81. *Ibid.*, p. 349

82. Wood B. (2010), « Reconstructing human evolution : Achievements, challenges, and opportunities », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(Supplement 2), pp. 8902-8909 : p. 8908

83. White, T. D. et al. (2009), « *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids »

84. Ward, C. V. (2002), « Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis* : where do we stand ? »

85. Wood B. (2010), « Reconstructing human evolution : Achievements, challenges, and opportunities », p. 8908

86. *Ibid.* (p. 8902)

dans le clade des homininsés », comme le souligne Wood⁸⁷. Cette hypothèse permettrait de rendre compte de la diversité des morphologies associés à la bipédie dans la lignée des homininsés, notamment attestée par l'étude de la proportion des membres locomoteurs⁸⁸. En second lieu, si l'on envisage l'hypothèse d'homoplasies autour du clade humain, « il n'y a aucune raison a priori pour conclure que la bipédie facultative était confinée au clade des homininsés »⁸⁹. En effet, les ancêtres des grands singes africains sont susceptibles d'avoir été eux aussi bipèdes : *Oreopithecus bambolii* ou *Ramapithecus* représentent dans cette perspective de possibles cas d'homoplasie, dans l'hypothèse où elles ont développé des adaptations à la bipédie indépendamment de la lignée des homininsés. Ces deux exemples cités par Wood mettent en évidence « les dangers inhérents au fait de supposer de manière non critique que des similarités partagées sont une indication fiable de parenté »⁹⁰.

Le cadre homologique et la cadre non-homologique d'interprétation de la bipédie impliquent ainsi deux conceptions radicalement différentes de l'évolution humaine. La première suppose un modèle linéaire anagénétique⁹¹ qui « prend peu ou pas en compte l'homoplasie autour et à l'intérieur du clade des homininsés » et établit une équivalence entre « bipède » et « homininsé ». La seconde suppose un modèle buissonnant cladogénétique⁹² soumettant à conditions l'assignation du statut d'homininsé ancestral à partir de caractères associés à la bipédie⁹³. La critique du cadre homologique jusqu'alors consacré dans l'interprétation des vestiges postcrâniens a des conséquences majeures, puisqu'elle remet en cause la double hypothèse selon laquelle la bipédie a évolué uniquement dans la lignée des homininsés et a évolué une seule fois dans la lignée des homininsés⁹⁴. C'est en effet sur cette double hypothèse que repose l'équivalence entre « bipède » et « homininsé », mais aussi entre « bipède » et « humain », qui conduit à concevoir la bipédie des homininsés comme morphologiquement et fonctionnellement humaine. Ces deux hypothèses sont l'illustration emblématique d'une « axiomatique de l'unicité », selon la formule de Raymond Corbey, mobilisée au principe des interprétations de la bipédie⁹⁵.

L'interprétation homologique des caractères associés à la bipédie, fondée sur le présupposé de son unicité dans la lignée humaine, pose de redoutables problèmes, exposés par Matt Cartmill dans sa « critique de l'homologie comme concept morphologique »⁹⁶. Le concept d'homologie, en effet, n'a pas seulement un sens morphologique, mais aussi génétique : en biologie moléculaire, on parle par exemple de deux séquences homologues de nucléotides. Or, le concept morphologique d'homologie, tel qu'il est utilisé en paléanthropologie, pose un problème épistémologique majeur, lié à la circularité de la définition de l'homologie. On considère en effet que « deux structures sont

87. *Ibid.* (p. 8908)

88. Voir par exemple Green D.J., Gordon A.D., Richmond B.G. (2007), "Limb-size proportions in *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus* », *Journal of Human Evolution*, 52, pp. 187–200.

89. Wood B. (2010), *op. cit.*, p. 8908

90. Wood, B. & Harrison, T. (2011), « The evolutionary context of the first homininsés », p. 351

91. L'anagénèse désigne un processus d'évolution fondé sur la transformation progressive d'une espèce dans une lignée unique

92. La cladogénèse désigne un processus d'évolution dans lequel l'apparition de nouvelles espèces résulte de la scission d'une lignée ancestrale

93. Wood, B. & Harrison, T. (2011), p. 349

94. Wood B. (2010), « Reconstructing human evolution : Achievements, challenges, and opportunities », p. 8908

95. Corbey, R. (2005). *The metaphysics of apes : Negotiating the animal-human boundary*. Cambridge University Press. (p. 112)

96. Cartmill, M. (1994), « A critique of homology as a morphological concept », *American Journal of Physical Anthropology*, 94(1), pp. 115-123.

homologues si elles sont héritées de structures correspondantes chez un ancêtre commun »⁹⁷. Or, cette définition de l'homologie suppose d'avoir déjà défini ce qui compte comme correspondance, c'est-à-dire comme homologie. Le concept d'homologie morphologique nous conduit ainsi dans l'impasse de la « mêmété » (*sameness*)⁹⁸. Cartmill juge impossible de s'extraire de cette circularité : le critère évolutionniste de la filiation ne permet pas de sortir du cercle de la ressemblance, rajoutant seulement un niveau interprétatif (en faisant des ressemblances des caractères dérivés d'un ancêtre commun). La notion de « synapomorphie », issue de la cladistique et susceptible de remplacer le terme d'homologie, ne permet pas davantage, selon lui, de s'extraire des difficultés. En effet, ces critères opèrent à deux niveaux différents : la similarité morphologique entre deux formes constitue l'indice d'une synapomorphie possible (impliquant trois formes) qu'il convient alors de tester⁹⁹. La critique de l'homologie développée par Cartmill vise l'essentialisme implicite qui accompagne la définition de ce concept comme propriété de structures homologues. L'auteur propose de définir plutôt l'homologie comme propriété de séquences ontogénétiques et/ou phylogénétiques reliant les possesseurs de ces structures. Dans cette nouvelle approche de l'homologie, « les jugements homologues au niveau interspécifique ne peuvent émerger que comme produits d'une analyse cladistique »¹⁰⁰. Or, s'agissant des caractères associés à la bipédie, il n'est pas possible de soumettre le jugement homologue à la méthode de l'analyse cladistique, puisque les caractères postcrâniens ne sont pas pris en compte dans les reconstructions phylogénétiques fondées sur la méthode cladistique, comme nous l'avons signalé. La seule issue que nous identifions est donc épistémologique : elle consiste à critiquer la conception de la bipédie comme propriété homologue possédée par tous les membres de la lignée humaine.

7.2.2 L'os, signal génétique ou comportemental ?

La remise en question de la signification univoque jusqu'alors conférée aux caractères associés à la bipédie se traduit également, dans la période récente, par une interrogation sur la nature génétique ou comportementale de la signification des os postcrâniens. La refondation théorique de la paléoanthropologie, exposée au chapitre 5, avait impliqué une redéfinition de la bipédie comme comportement, c'est-à-dire comme patron locomoteur envisagé sous un angle fonctionnel, et non plus simplement comme une somme de caractères morphologiques. Le tournant biomécanique initié dans les années 1970 avait d'autre part mis en évidence un décalage entre morphologie et comportement. Attentives à la signification fonctionnelle des caractères morphologiques, ces approches n'avaient pourtant pas remis en question la surdétermination génétique du changement morphologique, conçu comme le résultat d'un changement comportemental : dans cette perspective, le développement de traits « humains » résultant de l'adaptation à la bipédie est considérée comme un processus génétiquement déterminé. Or, cette surdétermination génétique des caractères morphologiques se trouve massivement critiquée à partir des années 1990, à travers la distinction entre des traits génétiques, qui reflètent le changement génétique à l'intérieur d'une espèce et des traits épigénétiques, qui reflètent le comportement d'un individu au cours d'une

97. *Ibid.*, p. 115

98. *Ibid.*, p. 117 : voir Schoch R.M. (1986), « Phylogeny Reconstruction in Paleontology », New York : Van Nostrand Reinhold.

99. Patterson C., (1988), « Homology in classical and molecular biology », *Molecular Biology and Evolution*, 5, pp. 603-625

100. Cartmill M. (1994), « A critique of homology as a morphological concept », p. 122

vie. Dans cette perspective, il s'avère que les traits jusqu'alors associés de manière univoque à la bipédie recouvrent deux types de traits, qui ne fournissent pas le même type d'information¹⁰¹ : les os postcrâniens sont susceptibles d'exprimer tantôt un signal génétique, tantôt un signal comportemental. On notera toutefois que la distinction avait déjà été mise en avant dans la première moitié du XXe siècle, à travers la distinction entre les traits liés à l'héritage et les traits liés à l'habitus, mise en avant dans l'approche « épigénétique » alors promue contre les pithécophobes.

Le concept d'épigénétique refait surface dans la paléanthropologie dans les années 1990, en réactivant un clivage très ancien. On assiste en effet à l'émergence d'une approche fonctionnaliste de l'épigénétique (dont on verra qu'elle recouvre un sens étroit, défini par Waddington, et un sens large, relatif à la plasticité développementale), opposée à une approche structuraliste des caractères morphologiques, qui n'accorde aucune signification aux traits épigénétiques. En premier lieu, l'approche épigénétique est mobilisée en paléanthropologie à travers une approche fonctionnaliste qui valorise les traits épigénétiques au sens strict, c'est-à-dire au sens défini par Waddington en 1942, à partir de l'étude des mutations chez la mouche drosophile : l'épigénétique désigne ici l'étude des facteurs intrinsèques ou externes agissant sur le programme génétique, impliquant l'assimilation génétique des caractères acquis, c'est-à-dire des caractères héréditaires qui ne passent pas par les gènes. Pour Waddington, les mutations génétiques ne sont pas le seul vecteur du changement phénotypique d'un organisme¹⁰². Cette approche épigénétique au sens strict est développée en paléanthropologie par Christine Tardieu, dont nous avons signalé l'étude fonctionnelle du genou de « Lucy » : ses travaux utilisent le « paradigme épigénétique » défini par Waddington pour étudier les variations morphologiques et fonctionnelles au cours du développement ontogénétique¹⁰³. Ce paradigme est concrètement mis en œuvre dans une étude de 2006, portant sur deux caractéristiques associées à la bipédie : l'angle d'obliquité fémoral et l'épiphyse distale du fémur¹⁰⁴. Tandis que l'angle d'obliquité du fémur (lié à l'adduction des genoux) est déjà présent chez *Australopithecus afarensis* (il y a environ 3 millions d'années), le sillon sur la partie basse du fémur (permettant d'éviter une luxation latérale de la rotule en raison d'un angle d'obliquité fémoral trop élevé) apparaît seulement chez les premiers *Homo*. Or, Tardieu et ses collègues observent que l'angle d'obliquité fémoral est absent chez le nouveau-né, n'apparaissant qu'avec l'apprentissage de la marche, tandis que le sillon fémoral est présent dès la naissance chez *Homo sapiens*. Ainsi, « ce qui est premier causalement semble devenir second », commente Tardieu¹⁰⁵. Le paradigme épigénétique de Waddington se trouve précisément mobilisé pour expliquer ce décalage entre deux traits qui sont pourtant fonctionnellement liés : il conduit à faire l'hypothèse que la saillie externe et le sillon trochléen « ont d'abord été acquis dans la vie postnatale en réponse directe à l'obliquité de la diaphyse fémorale sur la trochlée fémorale par l'intermédiaire mécanique de la rotule : ce sont des caractères d'abord acquis »¹⁰⁶. Ces caractères acquis ont ensuite été sélectionnés, selon le processus d'assimilation génétique des caractères

101. Ward C.V. (2002), « Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis* : where do we stand ? »

102. Waddington, C. H. (1942), « Canalization of development and the inheritance of acquired characters. », *Nature*, 150(3811), 563-565 ; Waddington, C. H. (1957), *The strategy of the genes*, George Allen, Londres.

103. Tardieu, C. (2012). *Comment nous sommes devenus bipèdes : le mythe des enfants-loups*, Paris, Odile Jacob, p. 178

104. Tardieu, C., Glard, Y., Garron, E., Boulay, C., Jouve, J. L., Dutour, O., ... & Bollini, G. (2006), « Relationship between formation of the femoral bicondylar angle and trochlear shape : independence of diaphyseal and epiphyseal growth », *American journal of physical anthropology*, 130(4), pp. 491-500.

105. Tardieu, C. (2012), p. 179

106. *Ibid.*, p. 180

décrit par Waddington. L'apparition de ces caractéristiques de l'épiphyse distale correspond à une « réponse adaptative » qui « a elle-même une base génétique »¹⁰⁷, la sélection naturelle (favorisant un mécanisme d'évitement des luxations) conduisant à l'assimilation génétique du sillon trochléen. La signification adaptative des caractères associés à la bipédie n'est donc pas univoque : ils reflètent une relation complexe entre le comportement locomoteur et le processus de sélection.

Toujours dans une perspective fonctionnaliste, l'épigénétique est aussi utilisée dans un sens plus large, pour désigner des traits modifiés par le comportement au cours de la vie d'un individu : la « sensibilité épigénétique »¹⁰⁸ désigne alors une plasticité développementale¹⁰⁹, qui reflète la plasticité du phénotype¹¹⁰. Cette approche consiste à identifier les influences comportementales et fonctionnelles qui s'exercent sur la morphologie postcrânienne pour les espèces actuelles, afin de mesurer la variabilité épigénétique des caractères et leur degré de plasticité développementale. Ces données sont ensuite utilisées pour interpréter les caractères des vestiges postcrâniens d'homininés¹¹¹. Ces traits épigénétiques ont une valeur épistémologique décisive, dans la mesure où ils sont utilisés comme des preuves fonctionnelles, permettant de distinguer l'aptitude à la bipédie de sa pratique effective. Ainsi, l'identification de traits épigénétiques liés à la pratique de la bipédie a servi à montrer que l'espèce *Australopithecus afarensis* était effectivement engagée dans une forme de bipédie¹¹². Ce sont des « traits bipèdes », au sens défini par Prost¹¹³ : ces traits impliquent une pratique effective de la bipédie, par distinction avec les traits qui sont compatibles avec la bipédie. Toutefois, cette approche épigénétique n'empêche pas la reconduction d'une surévaluation des traits associés à la bipédie par rapport aux traits associés à un comportement arboricole : « la preuve [que les australopithèques] grimpaient aux arbres est moins claire, mais aussi moins soigneusement explorée »¹¹⁴, note ainsi Ward. Pourtant, plusieurs études ont mis en évidence des caractères épigénétiques liés à un comportement arboricole, liés à la robustesse de la diaphyse du métacarpe ou du fémur, ainsi qu'à la taille et la force des muscles¹¹⁵. La torsion humérale (moins élevée chez *Australopithecus* que chez les humains ou les grands singes actuels) constitue aussi un trait intéressant, car épigénétiquement sensible¹¹⁶, qui peut être mis en rapport avec un usage différent des membres supérieurs ou avec la forme particulière du thorax chez Lucy. En dépit de ces éléments, conclut Ward, on ignore si ces caractères épigé-

107. Tardieu, C. (2012), *Comment nous sommes devenus bipèdes : le mythe des enfants-loups*, p. 180

108. Ward, C. V. (2002), « Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis* : where do we stand ? », p. 185

109. *Ibid.*, p. 192

110. *Ibid.*, p. 193

111. Ward, C. V. (2002), p. 193

112. Tardieu, C., & Trinkaus, E. (1995), « Early ontogeny of the human femur », *American journal of physical anthropology*, 95(2), 183-195 ; Duren DL, Ward CV. (1995), « Femoral physeal plate angles and their relationship to bipedality, *American Journal of Physical Anthropology* [Suppl] 20 :86 ; Frost H.M.. (1990), « Skeletal structural adaptations to mechanical usage (SATMU) : 1. Redefining Wolff's law : the bone remodeling problem », *The Anatomical Record*, 226, pp. 403-413

113. Prost, J. H. (1980), « Origin of bipedalism », *American Journal of Physical Anthropology*, 52(2), 175-189.

114. Ward, C. V. (2002), p. 202

115. Coffing KE. 1998. The metacarpals of *Australopithecus afarensis* : locomotor and behavioral implications of cross-sectional geometry. Ph.D. Dissertation, Johns Hopkins University, Baltimore, MD ; Ruff CB. (1998), « Evolution of the hominid hip », in : Strasser E, Fleagle J, Rosenberger AL, McHenry HM (éd.), *Primate locomotion : recent advances*. New York : Plenum Press. p. 449-469

116. Pieper HG. (1988), « Humeral torsion in the throwing arm of handball players ». *American Journal of Sports Medicine*, 26, pp. 247-253.

nétiqes reflètent « des comportements arboricoles adaptativement signifiants »¹¹⁷. Ainsi, « les études de la morphologie épigénétiquement sensible ont montré que les individus d'*A. afarensis* marchaient de manière bipède » et qu'ils « auraient été plus compétents dans les arbres que ne le sont les humains typiques » – c'est-à-dire exclusivement bipèdes – mais elles « n'ont pas mené à un consensus sur la locomotion d'*A. afarensis* »¹¹⁸. En effet, la distinction entre des caractères génétiquement déterminés et des caractères épigénétiquement sensibles associés à la bipédie laisse ouverte la question de la diversité des bipédies susceptibles d'avoir évolué dans la lignée humaine.

L'ambivalence des caractères associés à la bipédie est également mise en évidence par l'étude des adaptations fonctionnelles de l'os, dans la tradition conceptuelle initiée par la « loi de Wolff » formulée en 1892, selon laquelle les os reflètent les charges mécaniques auxquelles ils ont été soumis¹¹⁹. Dans cette perspective, l'os n'est pas considéré comme le support d'un mécanisme génétiquement déterminé, reflétant un processus linéaire d'adaptation à la bipédie : il est envisagé comme un matériau vivant, modelé par des contraintes biomécaniques qui impliquent des adaptations fonctionnelles complexes. Dans un article de 2006, Ruff, Holt et Trinkaus publient un article intitulé entendent ainsi réhabiliter la notion d'adaptation fonctionnelle¹²⁰ à partir de la loi de Wolff et de la « mécanique du développement » théorisée en 1881 par W. Roux¹²¹, dans ses deux principes fondamentaux : la capacité des organismes à modifier leurs structures en fonction de nouvelles conditions de vie et la capacité des cellules des os à répondre à des contraintes mécaniques locales¹²². Cette approche est illustrée par l'article que Ruff consacre en 2003 à la notion d'« adaptation ontogénétique »¹²³. Il compare la force et la longueur proportionnelles du fémur et de l'humérus chez des enfants de six mois à la fin de l'adolescence pour montrer que ces deux caractères ne sont pas équivalents. La mesure de la force fait apparaître un changement vers un an, avec l'apprentissage de la bipédie, tandis qu'il y a peu de changements au cours de la croissance pour la longueur des membres : celle-ci ne reflète pas directement les événements comportementaux. Ruff conclut que ces deux caractéristiques sont indépendantes du point de vue des réponses physiologiques à l'environnement : la force réagit beaucoup aux stimuli environnementaux, tandis que la longueur est davantage déterminée génétiquement. Cette étude sur le postcrânien permet d'établir le type de dichotomie recherché dans l'approche épigénétique fonctionnelle entre des traits génétiques et des traits épigénétiques au sens large (incluant donc les « adaptations ontogénétiques » au sens qui vient d'être évoqué).

L'expression fonctionnelle de l'os fossile, sa capacité à refléter des comportements locomoteurs du passé, se trouve aussi explorée par de nouvelles méthodes d'analyse, s'intéressant à l'os en tant que matériau vivant, modelé par les contraintes biomécaniques qui se sont exercées au cours d'une vie. L'analyse de la structure interne de l'os constitue ainsi un apport du point de vue sémiotique ou indiciaire, en mettant en évidence des signes associés à la bipédie : la structure

117. Ward, C. V. (2002), p. 203

118. *Ibid.*, p. 203

119. Wolff, J. (1892), *Das Gesetz der Transformation der Knochen*, Berlin, Hirschwald

120. Ruff, C., Holt, B., & Trinkaus, E. (2006). Who's afraid of the big bad Wolff? : "Wolff's law" and bone functional adaptation. *American journal of physical anthropology*, 129(4), 484-498.

121. Roux, W. (1881), *Der züchtende Kampf der Teile, oder die "Teilauslee" im Organismus (Theorie der "funktionellen Anpassung")*, Leipzig : Wilhelm Engelmann.

122. Ruff et al., 2006 p. 495

123. Ruff, C. (2003), « Ontogenetic adaptation to bipedalism : age changes in femoral to humeral length and strength proportions in humans, with a comparison to baboons », *Journal of human evolution*, 45(4), pp. 317-349.

interne de l'os permet d'inférer les contraintes biomécaniques dont il porte les traces. La notion de « signature bipède » a ainsi été avancée pour caractériser les marques d'un mode de locomotion bipède dans la structure interne de l'os, à partir d'une analyse des variations d'épaisseur de l'os cortical du fémur¹²⁴. Or, avec cette signature de la bipédie dans l'os cortical, ne retrouve-t-on pas un « trait magique », mobilisé dans les interprétations d'*Australopithecus afarensis* mais aussi d'*Orrorin* ? La notion de « signature bipède » se distingue toutefois de la notion de « trait magique », parce qu'elle permet de mettre en évidence des variations dans l'épaisseur de l'os qui reflètent une diversité biomécanique des modes locomoteurs du passé.

A ce courant fonctionnaliste, qui accorde un poids important aux caractères épigénétiques ou ontogénétiques, s'oppose un courant structuraliste, qui privilégie les mécanismes génétiques dans la détermination de la morphologie des os, au détriment des traits épigénétiques. Selon ce courant, l'évolution des hominins repose sur le développement d'une structure ou patron (*pattern*) bipède, selon un mécanisme génétique d'évolution et de développement des os. Dans cette perspective, les caractères épigénétiques liés au comportement individuel n'ont pas de valeur phylogénétique ; ils représentent un bruit, toutefois informatif sur les processus d'évolution et la variabilité. Ce courant structuraliste contemporain est représenté par Lovejoy, dans une approche qui intègre l'évolution et le développement et examine le rapport entre sélection et ontogénie. Le parcours conceptuel de cet anthropologue reflète les tournants méthodologiques qui ont marqué l'histoire récente de la paléanthropologie. Théoricien du « patron biomécanique total » dans les années 1970, il critique à la fin des années 1990 les explications biomécaniques « compliquées » et « labyrinthiques » des adaptations fonctionnelles du squelette postcrânien des hominins. Selon Lovejoy, il est totalement obsolète de raisonner en termes d'adaptation fonctionnelle (comme le fait Ruff par exemple), eu égard aux avancées de la biologie du développement¹²⁵. S'il était encore possible, au cours des dernières décennies, de postuler un déterminisme génétique s'exerçant sur chaque partie des membres locomoteurs, « l'analogie traditionnelle de 'l'empreinte' génétique »¹²⁶, censée déterminer chaque partie de la structure morphologique, n'est plus envisageable à l'heure actuelle. « Il n'y a pas de gènes pour les os » (*there are no genes for bones*), affirment Lovejoy, Cohn et White¹²⁷ : la biologie du développement implique que « la formation de patrons dans les membres est déterminée à un niveau cellulaire, et pas anatomique. La morphologie est l'ultime résultat de ces interactions moléculaires complexes »¹²⁸.

Pourtant, cette perspective développementale¹²⁹ est au service de la même hypothèse sur l'évolution de la bipédie dans la lignée humaine que celle défendue dans les années 1970 dans une perspective biomécanique¹³⁰. Dans les deux cas, il s'agit de démontrer que l'évolution du squelette locomoteur des hominins correspond à un processus homogène en direction de la bipédie humaine. En 1975, Lovejoy subordonnait la variété des caractères morphologiques à l'unité fon-

124. Puymérail, L. (2011), « Caractérisation de l'endostructure et des propriétés biomécaniques de la diaphyse fémorale : la signature de la bipédie et la reconstruction des paléo-répertoires posturaux et locomoteurs des hominins », thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

125. Lovejoy, C. O., Cohn, M. J., & White, T. D. (1999). Morphological analysis of the mammalian postcranium : a developmental perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(23), 13247-13252.

126. *Ibid.*, p. 13247

127. *Ibid.*, p. 13247

128. *Ibid.*, p. 13247

129. *Ibid.*, p. 13251

130. Lovejoy, C.O. (1975), « Biomechanical Perspectives on the Lower Limb of Early Hominids », in Tuttle, R.H. (éd.), *Primate functional morphology and evolution*. Walter de Gruyter.

tionnelle supérieure signifiée par la notion de « patron biomécanique total », établissant ainsi que les adaptations à la bipédie étaient dues à la sélection naturelle et non pas à la plasticité du squelette postcrânien. En 1999, Lovejoy privilégie à nouveau la sélection par rapports aux facteurs comportementaux, en s'appuyant désormais sur les ressources de la biologie du développement¹³¹. Cinq types de « traits analytiques » sont désormais distingués : 1) des traits fixés par la sélection directionnelle ou la sélection de stabilisation ; 2) des effets collatéraux de ces changements, imputables à une pléiotropie¹³² ; 3) des changements dans le contrôle des systèmes au cours du développement ; 4) des traits épigénétiques, définis comme des effets phénotypiques en rapport avec l'environnement, sans valeur phylogénétique, mais instructifs sur le comportement habituel ; 5) des traits liés à la variabilité individuelle, sans signification par rapport au comportement habituel. Les traits épigénétiques sont ici réduits à des effets phénotypiques non héréditaires et dépourvus de valeur phylogénétique, une « plasticité phénotypique »¹³³ ; ils sont renvoyés à une « sensibilité » qui « peut être 'exploitée' par la sélection pour produire des changements anatomiques relativement profonds avec des changements seulement minimes dans l'information positionnelle »¹³⁴.

Cette approche structuraliste du squelette locomoteur s'inscrit dans le prolongement de l'anatomie transcendantale développée par Owen au XIX^e siècle, en mettant en avant l'unicité de la structure anatomique humaine, qui se trouve désormais défendue à partir d'une approche développementale. Lovejoy met en avant le rôle des « morphogènes », qui sont des signaux chimiques extracellulaires, dans le développement des membres¹³⁵, ainsi que des « champs morphogénétiques », qui désignent l'assignation d'information positionnelle aux cellules des systèmes musculo-squelettique, sur laquelle agit la sélection. Lovejoy procède à une vaste relecture de l'évolution du pelvis chez les hominidés à la lumière de la biologie du développement, remettant en cause l'hypothèse implicite selon laquelle les traits sont indépendamment altérés, séparément fixés dans le génome et individuellement hérités génétiquement. Or, les caractères morphologiques n'ont pas été hérités séparément : il convient donc de les traiter comme des complexes de traits. « L'histoire de l'attribution phylogénétique comme de l'analyse fonctionnelle est celle d'une décomposition de structures anatomiques en unités morphologiques largement arbitraires »¹³⁶ : un nouveau holisme est promu ici, à travers l'hypothèse de la pléiotropie (selon laquelle un gène a plusieurs effets), qui permet de sauvegarder l'explication de la bipédie par des facteurs génétiques et développementaux, en restreignant la portée des traits épigénétiques. Selon cette nouvelle lecture, les changements morphologiques du pelvis résultent de « changements subtils dans la disposition de l'information positionnelle », qui constituent « les modes morphogénétiques les plus probables d'évolution du pelvis des hominidés »¹³⁷.

Ces concepts issus de la biologie du développement ont été utilisés dans l'interprétation d'*Ardipithecus ramidus*, qui mentionne le rôle des gènes *Hox* dans le développement des membres

131. Lovejoy, C. O. et al. (1999). p. 13251

132. La pléiotropie qualifie un gène qui a plusieurs effets phénotypiques

133. Lovejoy, C. O. et al. (1999), « Morphological analysis of the mammalian postcranium : a developmental perspective », p. 13247

134. *Ibid.*, p. 13249

135. Lovejoy, C. O., McCollum, M. A., Reno, P. L., & Rosenman, B. A. (2003), « Developmental biology and human evolution », *Annual Review of Anthropology*, 85-109, p. 86

136. *Ibid.*, p. 102

137. Lovejoy, C.O. et al. (1999), « Morphological analysis of the mammalian postcranium : a developmental perspective », p. 13249

et la différenciation de la colonne vertébrale¹³⁸. Cette interprétation informée par la biologie du développement engage une redéfinition de la notion d'adaptation dans un sens non-adaptationniste, affranchi de la catégorie d'adaptation fonctionnelle. Considérant que « de nombreuses hypothèses actuelles sur les fonctions musculosquelettiques requièrent une base génomique particulière pour que des caractères anatomiques individuels puissent être regardés comme des adaptations »¹³⁹, Lovejoy redéfinit l'adaptation comme « sélection directe agissant sur des champs morphogénétiques »¹⁴⁰, en renvoyant ces traits adaptatifs à la première catégorie de traits exposée dans la typologie de 1999. Cette nouvelle conception de l'adaptation est mobilisée dans l'interprétation du squelette postcrânien d'*Ardipithecus ramidus* : à partir de connaissances issues de la biologie développementale sur le tendon et les ligaments, Lovejoy identifie dans l'articulation du deuxième métatarse de ce fossile « une adaptation [sélection directe agissant sur des champs morphogénétiques ; type I] à la marche et la course érigées »¹⁴¹. Ainsi, la philosophie fonctionnaliste ou structuraliste adoptée dans l'interprétation des vestiges fossiles détermine deux conceptions opposées de la bipédie des hominins. Tandis que l'approche fonctionnaliste met en évidence la diversité et la complexité des adaptations fonctionnelles du squelette locomoteur, l'approche structuraliste met en avant l'unicité d'une structure anatomique devenant de plus en plus humaine.

7.2.3 De la bipédie humaine aux bipédies plurielles des hominins

La synonymie entre « bipède » et « humain » s'est vue doublement remise en cause, comme nous l'avons exposé précédemment, à travers la critique de l'équivalence entre la bipédie et l'appartenance à la lignée humaine, mais aussi de l'équivalence entre traits morphologiques « humains » et traits effectivement bipèdes. C'est donc l'ensemble du cercle épistémologique fondé sur le concept de bipédie humaine qui se trouve en difficulté : ce concept semble désormais trop étroit pour permettre d'appréhender de manière adéquate la diversité morphologique et fonctionnelle des comportements locomoteurs du passé. L'hypothèse d'une pluralité de bipédies dans l'évolution de la lignée humaine semble en accord avec la diversité des vestiges postcrâniens mis au jour dans la période récente : alors que la bipédie était considérée comme l'adaptation unique à l'origine de la lignée humaine, ces vestiges suggèrent une pluralité d'adaptations à des bipédies fonctionnellement distinctes les unes des autres et irréductibles aux étapes d'une évolution posturale et locomotrice conduisant nécessairement à la bipédie humaine actuelle.

L'hypothèse d'une pluralité de bipédies dans l'évolution de la lignée humaine s'impose face à la diversité des vestiges postcrâniens mis au jour dans la période récente. Outre les fossiles attribués aux trois espèces *Ardipithecus ramidus*, *Orrorin tugenensis* et *Sahelanthropus tchadensis*, de nombreux restes issus du squelette locomoteur ont été découverts. Cette augmentation spectaculaire du registre fossile a mis en évidence une diversité dans la morphologie postcrânienne des hominins, qui ne peut plus être référée à une évolution continue en direction de la bipé-

138. Lovejoy, C. O. et al. (2009), « The great divides : *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes », p. 102

139. Lovejoy, C.O. et al. (1999), p. 13251

140. Lovejoy, C.O. et al. (2009), « Combining prehension and propulsion : the foot of *Ardipithecus ramidus* », p. 72e3

141. *Ibid.*

die humaine. En effet, ces vestiges postcrâniens présentent des mosaïques de caractères toutes uniques en leur genre, dont la signification fonctionnelle et phylogénétique est de plus en plus problématique. Nous mentionnerons par exemple le pied découvert à Sterkfontein, en Afrique du Sud¹⁴² (Sts 573, surnommé « Little Foot »). Ce spécimen fossile, daté à 3,5 millions d'années, est présenté comme le plus ancien homininé bipède connu en Afrique du Sud, mais il présente un gros orteil long et flexible, indiquant une vie partiellement arboricole. L'espèce *Australopithecus-sediba* décrite en 2010 (1,95-1,78 millions d'années), avec deux squelettes partiels issus du site de Malapa, en Afrique du Sud¹⁴³, se caractérise également par une mosaïque de caractères. Selon ses découvreurs, « de nombreux traits de la hanche, du genou et de la cheville indiquent qu'*Au. sediba* était un bipède habituel »¹⁴⁴.

Alors que la bipédie était considérée comme l'adaptation unique à l'origine de la lignée humaine, ces vestiges suggèrent une pluralité d'adaptations à des bipédies fonctionnellement distinctes les unes des autres et irréductibles aux étapes d'une évolution posturale et locomotrice conduisant nécessairement à la bipédie humaine actuelle. Cette pluralité d'adaptations bipèdes a été étayée par le squelette partiel de pied (BRT-VP-2/73) découvert en 2012 dans la région de l'Afar, en Ethiopie, là où ont été mis au jour les vestiges attribués à *Australopithecus afarensis*¹⁴⁵. Estimé à 3,4 millions d'années, ce spécimen est donc contemporain de cette dernière espèce, alors qu'il présente une morphologie différente, avec la présence d'un gros orteil opposable, qui le rapproche d'*Ardipithecus ramidus*. Ce spécimen suggère donc l'existence de plusieurs lignées d'homininés, présentant des adaptations différentes au niveau du pied, qui auraient évolué à la même époque et dans la même région entre 3 et 4 millions d'années. Les données fossiles font ainsi obstacle à la surévaluation des traits associés à la bipédie, qui ne peuvent plus, de fait, être interprétés d'une manière univoque. Ainsi, ce pied est décrit comme une mosaïque de caractères dérivés d'homininés « associés à une bipédie obligatoire »¹⁴⁶ et de traits associés à un comportement arboricole. Or, cette mosaïque de caractères ne peut plus être ici interprétée comme l'indice d'une bipédie permanente, identique à la bipédie humaine actuelle : selon les découvreurs de ce vestige de pied, cet homininé « était au moins bipède de manière facultative, bien qu'il ait pu pratiquer une bipédie d'une nouvelle manière, probablement similaire à *Ar. ramidus* »¹⁴⁷.

Cette diversité des morphologies postcrâniennes avérée par les découvertes fossiles a aussi pour conséquence que le concept de bipédie est devenu inadéquat, parce qu'il est insuffisamment déterminé : l'identification d'une aptitude à la bipédie ne permet plus d'inférer une bipédie fonctionnellement humaine. C'est ce qu'indique la description de l'espèce *Ardipithecus kadabba*. Cette autre espèce attribuée au genre *Ardipithecus* rassemble des spécimens éthiopiens datés entre 5,2 et 5,8 millions d'années, comprenant deux fragments de phalange de la main, d'humérus et d'ulna, ainsi qu'une phalange proximale du pied (AME-VP-5/71). Cette phalange de pied se caractérise

142. Clarke, R. J., & Tobias, P. V. (1995), « Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid », *Science*, 269(5223), 521-524.

143. Berger, L. R., de Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Schmid, P., Carlson, K. J., Dirks, P. H., & Kibii, J. M. (2010). *Australopithecus sediba* : A new species of Homo-like australopith from South Africa. *Science*, 328(5975), pp. 195-204.

144. Berger et al. (2010), p. 202

145. Haile-Selassie, Y., Saylor, B. Z., Deino, A., Levin, N. E., Alene, M., & Latimer, B. M. (2012), « A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations », *Nature*, 483(7391), pp. 565-569.

146. *Ibid.* p. 566 : « associated with obligate bipedality »

147. Haile-Selassie, Y. et al. (2012), p. 568 : « when on the ground it was at least facultatively bipedal, although it may have practiced bipedality in a novel fashion probably similar to *Ar. ramidus* ».

par « une mosaïque de traits partagés à la fois avec les grands singes et *A. afarensis* »¹⁴⁸ : si elle a une forme recourbée, comme celle des grands singes, cette phalange se distingue toutefois, selon ses découvreurs, par l'orientation de la surface articulaire, jugée similaire à celle d'*A. afarensis*. Cette seule caractéristique de la phalange conduit ses découvreurs à conclure qu'elle est « compatible avec une forme précoce de bipédie terrestre »¹⁴⁹. Or, la signification de cette compatibilité avec une bipédie terrestre est désormais floue : elle n'implique plus ni une bipédie effective, ni une bipédie fonctionnellement humaine.

Si le concept de bipédie humaine est devenu problématique au regard de la diversité des bipédies reflétée par le registre fossile, ses limites ont également été mises en évidence par l'analyse plus poussée du comportement locomoteur des primates non-humains. La bipédie occasionnelle des grands singes est établie depuis longtemps. Toutefois, des études récentes ont démontré que tous les primates non-humains ont recours de manière occasionnelle à un déplacement bipède. Ainsi, une étude de synthèse publiée en 1996 met en évidence la diversité des postures et des locomotions chez les primates et la place qu'y tient la bipédie¹⁵⁰. Les auteurs y recensent pas moins de 32 modes positionnels (impliquant à la fois la posture et la locomotion), qu'ils subdivisent en 52 sous-modes posturaux et 74 sous-modes locomoteurs. Dans cette perspective, 3 types de station bipède (en extension, en flexion et aidée par les membres supérieurs)¹⁵¹ et 3 modes de locomotion bipède (la marche, la course et le saut) sont distingués¹⁵². Ces études ont également remis en cause les particularités anatomiques et fonctionnelles jusqu'alors considérées comme des caractéristiques uniques et distinctives de la bipédie humaine. Par exemple, l'opposition entre la rigidité du pied humain, associée à un mode de déplacement bipède orthograde et la flexibilité du pied des grands singes, associée à un déplacement arboricole, a été remise en cause par des études sur la bipédie du gibbon, indiquant que la flexibilité du pied est compatible avec un mécanisme de propulsion requis dans le déplacement bipède¹⁵³. Quelles sont les conséquences épistémologiques de ces diverses bipédies pratiquées par les primates non-humains sur le concept de bipédie humaine ? La portée de ces études ne se limite pas à suggérer que la bipédie n'est pas le propre de l'humain, au motif que les primates non-humains sont eux aussi, au moins occasionnellement, des bipèdes. D'une part, cette réfutation de la bipédie comme propre de l'humain n'aurait rien de nouveau, puisqu'elle était déjà en jeu dans la description des singes anthropomorphes exposée dans le chapitre 1. D'autre part, il est toujours possible de singulariser la bipédie humaine actuelle par rapport aux bipédies des primates non-humains, en précisant sa fréquence et l'ensemble des caractéristiques biomécaniques qui lui sont associées. L'intérêt épistémologique majeur présenté par ces études sur la diversité posturale et locomotrice des primates se situe à un autre niveau. Tout d'abord, il ressort de ces analyses que le concept de bipédie est polysémique : il recouvre une diversité de postures et de locomotions sur deux pieds dont la bipédie humaine ne représente qu'une instance. Par conséquent, être bipède, au sens général du terme, n'implique en aucune manière

148. Haile-Selassie, Y. (2001), « Late Miocene hominids from the middle Awash, Ethiopia », *Nature*, 412(6843), 178-181. p. 180 : « a mosaic of features shared with both apes and *A. afarensis* »

149. *Ibid.*, p. 180 : « derived relative to all known apes and is consistent with an early form of terrestrial bipedality »

150. Hunt, K. D., Cant, J. G., Gebo, D. L., Rose, M. D., Walker, S. E., & Youlatos, D. (1996), « Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes », *Primates*, 37(4), pp. 363-387.

151. *Ibid.*, p. 372

152. *Ibid.*, pp. 377-378

153. Vereecke, E. E., & Aerts, P. (2008), « The mechanics of the gibbon foot and its potential for elastic energy storage during bipedalism », *Journal of Experimental Biology*, 211(23), 3661-3670.

la possession de caractéristiques morphologiques, fonctionnelles et biomécaniques associées à la bipédie de l'espèce *Homo sapiens*. D'autre part, ces diverses bipédies des primates non-humains constituent autant de modèles actuels ou référentiels (au sens où ce terme a été exposé dans le chapitre 6) qui peuvent être utilisés pour appréhender la diversité des bipédies susceptibles d'avoir évolué dans la lignée humaine : cette diversification des modèles référentiels apparaît comme une condition nécessaire pour appréhender les bipédies des hominins sans les référer à la bipédie humaine actuelle.

Cette diversification des modèles, qui contribue à mettre en évidence la pluralité des bipédies, est également rendue possible par des innovations méthodologiques telles que le développement de modèles numériques de représentation du mouvement. Ces modèles dynamiques, cinétiques ou cinématiques reposent sur une modélisation mathématique du mouvement, de l'énergie et/ou de la vitesse impliqués dans des déplacements en bipédie chez l'humain et d'autres primates actuels : cette modélisation de la bipédie à partir de données expérimentales est utilisée pour simuler le déplacement des hominins, dans le but de tester des hypothèses sur leur mode de locomotion. Ces modèles numériques s'inscrivent dans le registre de l'expérimentation *in silico*¹⁵⁴ : ils permettent d'acquérir plus de données de manière non invasive (sans abîmer les vestiges fossiles) mais aussi d'une manière plus objective. En effet, ce type de modèle prend en compte un ensemble de paramètres (*input*) et de variables quantitatives (relatives à l'anatomie, à la longueur des pas ou encore à la vitesse de déplacement), ainsi que des contraintes mécaniques, issues des lois de la physique newtonienne. Dans le cas d'un modèle dynamique, le résultat obtenu (*output*) correspond à un mouvement modélisé, c'est-à-dire calculé et simulé. L'étape de validation du modèle passe par la confrontation de ce mouvement modélisé aux données expérimentales.

Cette modélisation permet de simuler le déplacement en bipédie des hominins, à partir de données issues des vestiges postcrâniens, afin de tester des hypothèses locomotrices concurrentes. Il s'agit donc d'évaluer la pertinence des modèles notionnels utilisés pour catégoriser les modalités locomotrices des hominins, tels que la démarche « jambes tendues » ou « hanches et genoux fléchis ». Ces deux modèles notionnels ont par exemple été mis à l'épreuve dans une modélisation dynamique visant à simuler la démarche d'*Au. afarensis*¹⁵⁵. Cette étude réalisée en 1998 s'est intéressée à la performance biomécanique du squelette locomoteur de « Lucy », en évaluant « l'efficacité mécanique de la démarche bipède »¹⁵⁶ dans l'hypothèse d'une bipédie de type « jambes tendues », correspondant à la bipédie humaine actuelle, et dans l'hypothèse d'une bipédie de type « hanches et genoux fléchis », correspondant à la bipédie du chimpanzé. La simulation de ces deux modes locomoteurs conduit au constat qu'une bipédie de chimpanzé n'est pas cinématiquement compatible avec les proportions des membres d'A.L. 288-1, car elle serait mécaniquement inefficace. « Si cette espèce marchait, il est probable qu'elle marchait droite »¹⁵⁷, concluent les auteurs, à qui l'on doit une autre étude sur les mouvements sagittaux des membres antérieurs comparant *Au. afarensis* et *Homo ergaster* à travers les patrons de force musculaire engagés dans la marche bipède¹⁵⁸. La modélisation dynamique du mouvement est également

154. Crompton, R. H., Sellers, W. I., & Thorpe, S. K. (2010), « Arboreality, terrestriality and bipedalism », *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1556), 3301-3314. p. 3301

155. Crompton, R. H., Weijie, L. Y. W., Günther, M., & Savage, R. (1998). The mechanical effectiveness of erect and "bent-hip, bent-knee" bipedal walking in *Australopithecus afarensis*, *Journal of Human Evolution*, 35(1), 55-74

156. *Ibid.*, p. 57

157. *Ibid.* p. 71

158. Wang, W., Crompton, R. H., Carey, T. S., Günther, M. M., Li, Y., Savage, R., Sellers, W. I. (2004).

utilisée pour tester des hypothèses sur le comportement locomoteur à partir duquel la bipédie est susceptible d'avoir évolué dans la lignée humaine. Par exemple, l'hypothèse d'une « orthograde palmigrade compressive », qui désigne une bipédie arboricole assistée par les mains, a été confrontée à l'hypothèse du grimper vertical¹⁵⁹. Cette simulation a permis de mettre en évidence la pertinence du modèle orthograde d'évolution de la bipédie, qui a également été étayé par l'étude de la « locomotion sur des branches flexibles » dans le comportement locomoteur des orangs-outans¹⁶⁰.

Plusieurs difficultés entourent toutefois la modélisation, certaines liées de manière intrinsèque à cette méthode, d'autres relatives à des limitations techniques. La modélisation représente un mouvement abstrait, qui n'intègre ni l'aspect énergétique, ni l'environnement, ce qui rend problématique la capacité d'un tel modèle à représenter le comportement locomoteur effectif des hominins. Si la modélisation engage nécessairement une simplification des structures, l'intégration de ces structures dans des systèmes plus ou moins complexes demeure toutefois incomplète actuellement, en partie pour des raisons techniques limitant les travaux réalisés à l'échelle du système.

L'intérêt épistémologique de ces modèles numériques pour l'étude de l'évolution locomotrice des hominins est immense. D'abord, l'utilisation de modèles permet d'avoir accès à des données qui ne sont pas directement accessibles sur les fossiles. Les variables obtenues à la sortie du modèle (validé par l'actuel) sont en effet inaccessibles à partir des seules données fossiles : il est impossible d'inférer la vitesse ou l'efficacité mécanique du déplacement en s'appuyant uniquement sur les vestiges postcrâniens. D'autre part, la modélisation permet d'intégrer la variabilité du squelette locomoteur des hominins, mais aussi la variété des mouvements qui leur est associée : cette méthode constitue un outil fondamental pour mettre en évidence la pluralité des bipédies dans l'évolution des hominins. Enfin, parce que le modèle est censé fonctionner sans a priori, en s'appuyant sur les lois de la mécanique newtonienne, il permet de disposer de données objectives sur lesquelles la paléanthropologie peut s'appuyer pour faire émerger d'autres formes de bipédie que la bipédie humaine actuelle.

Comparison of inverse-dynamics musculo-skeletal models of AL 288-1 *Australopithecus afarensis* and KNM-WT 15000 *Homo ergaster* to modern humans, with implications for the evolution of bipedalism. *Journal of human evolution*, 47(6), 453-478. voir la réponse de Stern J. T. (1999). The cost of bent-knee, bent-hip bipedal gait. A reply to Crompton *et al.* *Journal of human evolution*, 36(5), pp. 567-570.

159. Crompton, R. H., Sellers, W. I., & Thorpe, S. K. (2010). Arboreality, terrestriality and bipedalism. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1556), 3301-3314 : p. 3301

160. Thorpe, S. K., Holder, R. L., & Crompton, R. H. (2007), « Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches », *Science*, 316(5829), pp. 1328-1331.

Conclusions

Cette analyse philosophique du concept de bipédie humaine nous a conduit de la représentation platonicienne de l'humain comme créature dressée vers le ciel à des fragments d'os vieux de plusieurs millions d'années, présentés comme humains en raison notamment de l'aptitude à la bipédie que leurs découvreurs y ont déchiffrée. Ce vaste mouvement de naturalisation, marqué par le passage d'un concept métaphysique de la station droite à un concept naturaliste de la bipédie, s'est pourtant avéré fondamentalement ambigu. Si la station droite avec tous les attributs métaphysiques qui lui sont associés n'a évidemment plus cours en paléanthropologie, la bipédie constitue toujours dans cette science un marqueur fort de l'unicité humaine : l'unicité s'est naturalisée plutôt qu'elle n'a disparu, en venant s'inscrire dans des caractères anatomiques considérés comme uniquement humains. Si la métaphysique de la station droite, au sens où nous l'avons exposée au début de ce parcours, s'est définitivement éteinte, un usage métaphysique du critère de la bipédie a néanmoins toujours cours en paléanthropologie.

L'usage du critère de la bipédie, tel que nous l'avons analysé dans la description des vestiges postcrâniens, peut être qualifié de métaphysique à un double titre. Premièrement, il implique un ensemble de présupposés et d'assertions qui excèdent les caractéristiques physiques des spécimens fossiles et conduisent à l'identification de caractères considérés comme essentiellement bipèdes et uniquement humains. Deuxièmement, cet usage méta-physique du critère de la bipédie fait écho à la métaphysique de la station droite à plusieurs égards. La bipédie reste en effet considérée dans la description des fossiles comme une caractéristique propre à l'humain et uniquement possédée par les membres de la lignée humaine. Le concept biologique d'humain, correspondant à la lignée humaine ou au clade des hominins, est ainsi défini de manière essentialiste à travers des propriétés bipèdes censées être nécessairement présentes dès l'origine de cette lignée. D'autre part, cet usage du critère de la bipédie reconduit une conception anthropocentriste qui consacre l'unicité humaine de cette caractéristique, censée avoir évolué uniquement dans la lignée des hominins. Alors que le critère de la bipédie était censé affranchir la paléanthropologie des conceptions anthropocentristes liées aux critères culturaliste et cérébraliste, son usage n'a cessé de mettre en avant l'unicité humaine de ce mode de locomotion, au prix d'une confusion constante entre homininé et humain.

Pourtant, le travail de recherche conduit au cours de cette thèse a permis de mettre en évidence que cette conception *anthropocentriste* de la bipédie est alimentée par une interprétation *anthropomorphiste*, qui consiste à surévaluer les ressemblances morphologiques et fonctionnelles entre humains actuels et hominins fossiles, à travers l'extension à ces derniers de caractéristiques morphologiques et fonctionnelles associées à la bipédie humaine actuelle. Au lieu de sonner la dis-

solution du propre de l'humain, cette conception anthropomorphiste de la bipédie des hominins le reconduit au contraire, en procédant à son extension. La théorie bipédiste qui régit actuellement la représentation de l'évolution des hominins a ainsi pris le relais des théories cérébraliste et culturaliste qui l'ont précédée. Tandis que ces théories fondées sur le critère du volume cérébral et de l'outil ont conduit à exclure de l'humanité les espèces d'hominins fossiles dépourvues des caractéristiques culturelles ou cérébrales considérées comme uniquement humaines, la théorie bipédiste consiste à inclure dans l'ancestralité humaine des espèces d'hominins fossiles possédant des caractéristiques posturales et locomotrices considérées comme uniquement humaines.

A travers une analyse inédite des usages du critère de la bipédie dans l'interprétation des vestiges fossiles, nous avons mis en évidence une continuité souterraine entre l'anthropologie philosophique et l'anthropologie biologique dans laquelle s'inscrit la paléoanthropologie. Alors que la biologie évolutionniste semblait avoir entériné l'impossibilité d'une définition de l'humain, l'usage du critère de la bipédie en paléoanthropologie démontre au contraire que la définition de l'humain par l'attribut essentiel de la bipédie y est posée comme principe. Ainsi, l'attachement à « l'exception humaine » ne serait pas l'apanage des seules sciences humaines et sociales, qui s'emploieraient à transcender la naturalité de l'humain comme espèce biologique : la conception naturaliste de l'humain, dans le temps de son évolution biologique, constitue aussi le support d'une exception humaine, étendue de l'espèce humaine actuelle à l'origine de la lignée dont elle est issue.

Notre analyse de la bipédie humaine a fait la démonstration que l'équivalence entre « bipède » et « humain », parfois mise en péril, a néanmoins survécu aux diverses ruptures épistémologiques qui ont scandé ce parcours, de l'institution de la taxinomie linnéenne, dans laquelle l'espèce *Homo sapiens* a été classée parmi les Primates, à la mise en place de l'évolutionnisme darwinien, établissant notre communauté d'origine avec les grands singes, mais consacrant dans le même temps l'unicité de la bipédie humaine et sa coïncidence avec l'origine de notre lignée. Il est en outre apparu que l'entrée dans la modernité de la paléoanthropologie, lors de sa refondation théorique à partir des concepts néo-darwiniens, a coïncidé avec la consécration de l'équivalence entre bipédie et humanité : la bipédie a alors été définie comme l'adaptation propre à la lignée humaine et pensée comme un événement adaptatif qui marque l'origine de cette lignée. Pourtant, cette oscillation constante entre anthropologie physique et métaphysique est aussi ce qui fait la richesse de la paléoanthropologie, dont notre analyse s'est efforcée de mettre en avant le statut double, relevant à la fois de la biologie et de l'anthropologie, entre science naturelle et science humaine. Supprimer le passage sur la métaphysique

La relecture de l'histoire de la paléoanthropologie que nous avons développée n'a pas seulement permis de révéler les enjeux philosophiques insoupçonnés impliqués dans l'interprétation des fossiles d'hominins : chacun des problèmes philosophiques identifiés au terme de ce parcours constitue aussi un apport épistémologique indispensable à la progression du débat sur l'évolution posturale et locomotrice des hominins, qui est actuellement paralysé par plusieurs sources de confusion. Tout d'abord, nous avons mis en évidence différents modes d'équivalence entre « bipède » et « humain », depuis *Pithecanthropus erectus*, dont la bipédie parfaitement redressée a été interprétée en 1894 comme l'indice de sa semi-humanité, jusqu'à *Ardipithecus ramidus*, dont la bipédie occasionnelle et différente de la bipédie humaine actuelle a été interprétée en 2009 comme l'indice univoque de son appartenance à la lignée humaine. Notre analyse n'a pas seulement fait apparaître la déclinaison de ces divers modes d'équivalence entre « bipède » et

« humain » au cours de l'histoire de la paléanthropologie : elle a aussi permis de dégager la polysémie du concept d'humain impliqué dans cette équivalence, qui oscille sans cesse entre un sens morphologique, un sens fonctionnel et un sens phylogénétique. En effet, ce terme qualifie à la fois des caractères morphologiques liés à la bipédie humaine actuelle et des caractéristiques fonctionnelles associées à ce comportement locomoteur, lesquels sont interprétés comme des indices univoques d'appartenance à la lignée humaine. Cette équivalence entre « bipède » et « humain », scellée dans le concept de bipédie humaine, entretient ainsi une confusion entre les différents niveaux d'analyse impliqués dans l'interprétation des données fossiles, en conduisant à assimiler ressemblance morphologique, similarité fonctionnelle et parenté phylogénétique. Pourtant, chacune des étapes du raisonnement inférentiel conduisant de la morphologie à la fonction et de la fonction à la phylogénie s'est révélée problématique. Il s'avère ainsi que l'interprétation des vestiges postcrâniens en paléanthropologie reste aux prises avec un concept philosophique d'humain, excédant l'assignation taxinomique au genre *Homo*, qui se traduit par la tendance à interpréter la présence de traits associés à la bipédie comme l'indice d'un engagement nécessaire dans un devenir humain.

D'autre part, en analysant les descriptions de nombreux vestiges postcrâniens, nous avons identifié un raisonnement circulaire conduisant d'une définition essentialiste de l'humain par la bipédie à l'interprétation de la bipédie des hominines comme humaine. Dans le sillage de la « méthode de Zadig » définie par Huxley et analysée par Claudine Cohen¹⁶¹, nous avons mis en évidence un « cercle herméneutique » dans l'interprétation des spécimens fossiles, consistant à interpréter les traits ressemblant à l'humain comme des traits bipèdes et donc comme des traits marquant l'appartenance à la lignée humaine. Nos analyses ont en effet dégagé la dimension herméneutique de l'interprétation des vestiges fossiles, liée à la manière dont les paléanthropologues font parler les signes associés à la bipédie, en déchiffrant les spécimens comme des textes dans lesquels seraient lisibles l'origine et l'histoire évolutionnaire de notre lignée. La notion de cercle herméneutique, initialement théorisée par Schleiermacher et Dilthey, renvoie aussi à la contrainte épistémologique, constamment prise en compte dans notre travail, impliquant que le fragment fossile ne peut être interprété qu'en référence à une totalité absente, ici référée au système postural et locomoteur humain actuel. Nous avons ainsi distingué un paradigme sémiotique, référé ici au repérage des signes associés à la marche bipède en station debout et définis comme des caractères anatomiques uniquement humains dans le cadre de l'anatomie comparée, et un paradigme herméneutique, qui consiste à établir un système d'équivalence entre la ressemblance à l'humain, la bipédie et l'appartenance à la lignée humaine. Notre concept de cercle herméneutique, dont nous avons analysé la consécration relativement tardive et contrariée en paléanthropologie, se démarque ainsi du naturalisme herméneutique dont Wiktor Stoczkowski a exposé la structure¹⁶². Le biais anthropomorphiste signalé dans l'interprétation des vestiges fossiles a en outre permis de mettre en évidence que la ressemblance morphologique à l'humain ne constitue pas un donné objectif, mais qu'elle est instituée au travers d'une démarche comparative orientée par des présupposés théoriques et influencée par des choix méthodologiques. Cette dimension herméneutique de l'interprétation en paléanthropologie a été reliée au cours de cette thèse aux contraintes épistémologiques impliquées par la nature lacunaire de l'objet fossile. Si ces contraintes épisté-

161. Cohen, C. (2011), *La méthode de Zadig : la trace, le fossile, la preuve*, op. cit.

162. Stoczkowski, W. (1995), « Le bipède et sa science : Histoire d'une structure de la pensée naturaliste », op. cit.

mologiques sont le lot de la paléontologie, elles pèsent lourdement en paléoanthropologie, où la dimension spéculative de l'interprétation des vestiges fossiles se traduit par la sacralisation des caractères morphologiques associés à l'humain.

C'est donc un nouveau champ de connaissance que nous avons exploré, en mettant en évidence la structure épistémologique de polémiques largement spéculatives sur l'humanité de fragments d'os. Or, l'os fossile, avec les contraintes épistémologiques qu'il implique, est pourtant incontournable dans la connaissance des évolutions locomotrices du passé : s'il peut sembler obsolète au regard de la biologie moléculaire actuelle, il demeure le support non seulement légitime, mais absolument nécessaire pour reconstruire l'évolution du comportement locomoteur, dont on ne peut attendre qu'il soit révélé par le matériel génétique, même en supposant que celui-ci soit exploitable pour les espèces fossiles les plus anciennes. En effet, si le comportement locomoteur, avec l'ensemble des déterminations écologiques et sociales qui lui sont associées, a contribué à façonner le phénotype des hominins, le génome est incapable de révéler quelles étaient les modalités posturales et locomotrices du passé, ni la manière dont elles ont évolué. L'os fossile est en ce sens indépassable, parce qu'il est vivant : modelé par le comportement locomoteur, il porte les traces d'une forme de vie du passé sans équivalent actuel. Par ses propriétés biomécaniques, il livre le témoignage d'une histoire évolutionnaire qui resterait inaccessible en son absence.

L'évolution de la locomotion dans la lignée humaine constitue un champ d'étude novateur pour l'épistémologie, en raison des avancées majeures réalisées dans ce domaine au cours des dernières décennies. Tout d'abord, le registre fossile relatif au squelette postcrânien s'est considérablement étoffé : alors qu'on ne disposait à la fin du XIX^e siècle que de quelques fémurs, on dispose aujourd'hui de plusieurs centaines de spécimens attribués à plus de vingt d'espèces d'hominins et dont les plus anciens sont âgés de 7 millions d'années. Ce registre fossile permet désormais l'étude comparative des vestiges postcrâniens entre différents taxons d'hominins et non plus seulement par rapport à l'espèce humaine actuelle : cette richesse du registre fossile a mis en évidence l'existence d'une grande diversité morphologique dans la lignée humaine, indiquant que l'évolution du squelette locomoteur des hominins ne peut plus être conçue comme un processus graduel d'amplification des caractères humains, qui correspondrait à un perfectionnement progressif dans une bipédie de plus en plus humaine. Ce champ d'étude est également stimulant en raison du grand nombre de questions toujours ouvertes actuellement concernant les origines et les modalités d'évolution de la bipédie dans la lignée humaine. Il n'existe aujourd'hui aucun consensus sur le comportement locomoteur du dernier ancêtre commun que nous partageons avec les grands singes africains : on ignore s'il pratiquait un mode de locomotion terrestre, comme le knuckle-walking, arboricole, comme le grimper ou la suspension, si sa posture était orthograde ou pronograde. On ne sait pas davantage à quel moment ni pourquoi s'est produite la séparation entre la lignée des hominins et celle des paninés, ni quand sont apparus les premiers hominins ayant un comportement locomoteur identique à celui des humains actuels. Or, les découvertes fossiles futures ne permettront pas à elles seules d'apporter une réponse définitive à ces questions. En effet, au cours de notre analyse, nous avons pointé les illusions qui guettent une conception positiviste de l'histoire de la paléoanthropologie, selon laquelle le progrès des connaissances ne serait fonction que de l'augmentation du registre fossile. Cette vision a été mise à l'épreuve par le registre fossile postcrânien, où l'augmentation du nombre de fossiles a avant tout révélé la complexité des évolutions locomotrices et a suscité plus d'interrogations qu'il n'a permis d'en résoudre. De plus, une critique épistémologique des hypothèses sur l'origine de la bipédie humaine

est nécessaire, car nous avons montré que l'inférence du comportement locomoteur hypothétique du dernier ancêtre commun à partir du comportement locomoteur supposé des hominidés dépend le plus souvent de choix interprétatifs prédéterminés.

L'épistémologie de la paléanthropologie dont nous avons posé les jalons est également appelée à se prolonger dans une analyse critique des méthodes d'interprétation des fossiles désormais disponibles. Les avancées techniques considérables qui ont marqué l'histoire récente de la discipline ont en effet définitivement révolu l'époque où la reconstitution du comportement locomoteur des espèces fossiles ne pouvait consister qu'en une spéculation fonctionnelle s'appuyant uniquement sur les caractères morphologiques externes des spécimens. L'étude de l'architecture interne des os et de leurs propriétés biomécaniques, ainsi que la modélisation informatique du mouvement, permettant de simuler la démarche bipède des hominidés, constituent des apports majeurs dans l'étude de la variabilité morphologique et de la diversité fonctionnelle du squelette locomoteur dans l'évolution humaine. La richesse épistémologique de ces nouveaux instruments de connaissance est immense, puisqu'ils permettent d'explorer des caractéristiques comportementales inobservables que l'os fossile a enregistrées. Certaines de ces méthodes d'analyse permettent d'extraire davantage d'informations des spécimens fossiles; elles permettent, autrement dit, de recueillir des signes jusqu'alors inaccessibles exprimant l'histoire évolutive dont ces spécimens témoignent. Certaines de ces techniques permettent, elles, de faire parler davantage les signes recueillis jusqu'alors, selon la distinction entre sémiotique et herméneutique mobilisée dans nos analyses. Toutefois, on ne peut attendre de ce progrès technique qu'il dissipe à lui seul le brouillage de la signification fonctionnelle et phylogénétique des caractères morphologiques associés à la bipédie. Comme nous l'avons vu, il n'est désormais plus possible de considérer que les caractères des spécimens fossiles émettent un signal génétique clair, qui indiquerait leur position sur la ligne conduisant à l'humanité actuelle. En effet, il est apparu que les caractères pris pour des indices sur l'histoire évolutive d'une espèce fossile sont susceptibles d'être des signes relatifs au comportement d'un individu au cours de sa vie. Il est également apparu que les ressemblances morphologiques auxquelles on accordait une signification phylogénétique univoque ne signalent pas nécessairement un lien de parenté direct avec l'humanité actuelle. Cette découverte du caractère fondamentalement ambigu de la bipédie implique que les adaptations posturales et locomotrices qu'on croyait uniques à notre lignée ne le sont peut-être pas.

Ces progrès méthodologiques doivent également être interrogés par rapport à la cyclicité des interprétations de la bipédie et du squelette postcrânien mise en évidence dans l'histoire de la paléanthropologie. D'une part, deux grandes traditions interprétatives, l'une attentive aux ressemblances structurelles, l'autre aux différences fonctionnelles, ont été mises en évidence dans l'histoire de l'anatomie comparée et identifiées dans l'interprétation des fossiles d'hominidés. D'autre part, les questions apparemment les plus novatrices posées dans la période récente, celles qui ont le plus déstabilisé le cadre interprétatif des vestiges postcrâniens admis jusqu'alors, portant notamment sur la présence d'homoplasies, sur l'influence du comportement sur les caractères morphologiques ou encore sur l'origine arboricole de la posture orthograde sont en réalité des hypothèses vieilles de plus d'un siècle, qui ont été congédiées dans la deuxième moitié du XXe siècle. S'il ne s'agit pas de substituer à la vision positiviste une conception strictement cyclique de l'histoire des sciences, dans laquelle les mêmes hypothèses ne cesseraient de se répéter, il faut pourtant tenter de rendre raison de cette récurrence.

Sans entreprendre ici une « psychanalyse de la connaissance objective », telle que l'envisageait Bachelard¹⁶³, on remarque toutefois que les hypothèses mentionnées ont été développées en paléanthropologie dans la première moitié du XXe siècle, une période marquée par la fraude de Piltdown et l'exclusion des australopithèques hors de la lignée des hominins. Or, tous les arguments discutés au cours de cette période semblent avoir été refoulés dans l'histoire de la paléanthropologie en même temps que cette période, en réaction à laquelle a été opérée la refondation théorique néo-darwinienne des années 1950. C'est à cette époque de refondation, lorsque la bipédie est promue comme le critère de définition d'un concept d'humain unifié, qu'à la surévaluation des différences a succédé l'exagération des ressemblances entre les hominins fossiles et l'humain actuel : le « paradigme de l'homme fantôme »¹⁶⁴ semble avoir cédé la place à un « paradigme du singe fantôme », aboutissant à la situation actuelle dans laquelle on ne dispose d'aucun vestige postcrânien de grand singe fossile entre 12 millions d'années et aujourd'hui. Est-ce le contre-effet de programmes de recherches focalisés sur la découverte d'hominins fossiles ? Ou l'indice de l'attribution erronée de certains vestiges postcrâniens au clade des hominins ?

Plusieurs perspectives de recherche sont ouvertes au terme de cette analyse du concept de bipédie humaine. Tout d'abord, la reconnaissance récente de la pluralité des bipédies des hominins constitue un champ d'étude novateur, pour lequel une approche épistémologique est requise. En effet, après avoir mis en évidence le problème épistémologique posé par l'unicité qui est conférée à la bipédie humaine, il ne s'agit pas de substituer à cette bipédie unique et idéale dont participerait la bipédie des hominins un « essaim » de bipédies toutes différentes les unes des autres, pour employer une terminologie platonicienne¹⁶⁵. Il est au contraire indispensable d'établir des critères de distinction entre ces différentes bipédies, en définissant des catégories fonctionnellement cohérentes à partir de la diversité morphologique attestée par le registre fossile et en confrontant cette représentation arborescente des évolutions locomotrices à la représentation arborescente de la phylogénie des hominins. Cette analyse épistémologique de la pluralité des bipédies des hominins implique en effet une perspective intégrative susceptible de faire la synthèse des apports respectifs des différentes méthodes d'analyse désormais disponibles pour l'étude des évolutions locomotrice des hominins.

La perspective d'épistémologie de la paléanthropologie ouverte par ce travail de recherche appelle aussi à être prolongée par une exploration de la métaphysique de cette science. En effet, si notre analyse s'est employée à mettre en évidence l'attachement implicite de cette discipline à une métaphysique d'obédience anthropocentriste, qui contraint les interprétations des découvertes fossiles dans une perspective anthropomorphiste, elle n'implique aucunement de congédier toute métaphysique. Au contraire, l'émergence d'une métaphysique attentive aux entités dont se compose le monde des paléanthropologues nous apparaît comme la condition de clarifications épistémologiques nécessaires au progrès des connaissances dans cette discipline scientifique. Il serait tout particulièrement éclairant d'analyser l'engagement ontologique adopté à l'égard de l'objet fossile en paléanthropologie, visant à préciser le mode d'existence qui lui est implicite-

163. Bachelard G. (1938), *La formation de l'esprit scientifique. Contribution à une psychanalyse de la connaissance objective*, Paris, Vrin

164. Hammond M. (1988), « The Shadow Man Paradigm in Paleoanthropology, 1911-1945 », in Stocking, G.W. (dir.), *Bones, bodies, behavior : Essays in Biological Anthropology*, University of Wisconsin Press, Madison, pp 117-137

165. Dans le *Ménon* de Platon, la tentative de définition de ce qui fait l'unicité de l'Idée de vertu aboutit à l'énumération d'une multiplicité de vertus particulières, désignées comme un « essaim de vertus »

ment attribué. La paléanthropologie semble en effet acquise à un réalisme radical, consistant à considérer que les caractères d'un spécimen fossile existent au même titre que l'objet physique : l'os fossile est interprété comme s'il possédait des propriétés « humaines » ou « bipèdes », en attente d'être déchiffrées, ce qui conduit à une fétichisation des vestiges fossiles. Il serait pertinent d'opposer à ce réalisme une approche constructionniste, pour apprécier la manière dont l'objet fossile est construit d'un point de vue matériel (puisqu'il doit être le plus souvent reconstruit à partir de plusieurs fragments), mais aussi épistémologique, puisqu'un bout d'os ne prend sens qu'à l'aide des hypothèses et des théories qui permettent de faire parler les signes. Cela n'implique bien sûr pas de tomber dans un relativisme radical consistant à considérer que les paléanthropologues font parler les fossiles à leur gré. En contrepoint à cette sacralisation des caractères substantiels de l'objet fossile, l'exploration d'une métaphysique des relations et des processus impliqués dans la reconstruction des origines et de l'ancestralité humaines nous semble être une piste particulièrement prometteuse.

Enfin, à travers l'analyse du concept de bipédie humaine, cette thèse a mis en évidence l'existence de passerelles entre anthropologie biologique et anthropologie philosophique. Au lieu d'indiquer que ces deux disciplines devraient être renvoyées dos à dos, parce qu'elles seraient coupables des mêmes biais, ces passerelles suggèrent bien plutôt la fécondité du dialogue entre ces deux formes d'anthropologie. Si l'anthropologie philosophique est enracinée dans la problématique de la définition de l'humain, sa confrontation à l'anthropologie biologique, loin de signifier l'obsolescence de cette problématique, en révèle au contraire l'actualité. Nous avons vu en effet que le concept d'humain se trouvait concrètement mis en jeu dans l'interprétation des vestiges fossiles en paléanthropologie, mais que l'usage de ce concept posait problème, notamment parce qu'il recouvrait différents niveaux taxinomiques. Or, c'est précisément cette pluralité des figures de l'humain qui dessine pour l'anthropologie philosophique un nouveau programme de recherche : il ne s'agirait plus tant de définir un nouveau concept unifié d'humain que de mettre le concept d'humain à l'épreuve de la diversité de ses significations dans le temps de l'évolution. Ce programme n'implique aucunement de réduire l'anthropologie philosophique à une critique épistémologique de l'anthropologie biologique : il confirme plutôt que les différents concepts d'humain requis pour penser l'évolution des hominins font du travail d'interprétation des fossiles en paléanthropologie un véritable objet philosophique.

Bibliographie

Abbé Prévost (1748), *Histoire naturelle des voyages*, Paris, Didot

Aiello, L. C., & Collard, M. (2001), « Palaeoanthropology : Our newest oldest ancestor? », *Nature*, 410(6828), pp. 526-527.

Alsberg, M. (1902), *Die Abstammung des Menschen und die Bedingungen seiner Entwicklung : Für naturforscher, ärzte und gebildete Laien*, Cassel, Fischer

Alsberg, P. (1922), *Das Menschheitsrätsel*, Dresde, Sibyllen-Verlag, réédition de 1979, Giessen, Schlot

Ardrey, R. (1976), *The Hunting Hypothesis*, New York, Atheneum

Aristote (2014), *Œuvres complètes*, sous la direction de Pierre Pellegrin, Paris, Flammarion

Bachelard G. (1938), *La formation de l'esprit scientifique. Contribution à une psychanalyse de la connaissance objective*, Paris, Vrin

Barsanti G (1989). « L'orang-outan déclassé. Histoire du premier singe à hauteur d'homme (1780-1801) et ébauche d'une théorie de la circularité des sources ». In : *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, Nouvelle Série. Tome 1 fascicule 3-4, pp. 67-104.

Barsanti, G (1995), « Les singes de Lamarck », in *Ape, man, Apeman*, in Corbey R.H.A., Theunissen B., *Ape, man, apeman : changing views since 1600*, Leiden, Leiden University, 408 p., pp. 101-116

Bayertz K. (2012) *Der aufrechte Gang. Eine Geschichte des anthropologischen Denkens*. Munich, C.H. Beck

Berge, C. (1994), « How did the australopithecines walk? A biomechanical study of the hip and thigh of *Australopithecus afarensis* », *Journal of human evolution*, 26(4), pp. 259-273

Berger, L. R., de Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Schmid, P., Carlson, K. J., Dirks, P. H., & Kibii, J. M. (2010). *Australopithecus sediba* : A new species of Homo-like australopith from South Africa. *Science*, 328(5975), pp. 195-204.

Berillon, G. (2004), « In What Manner Did They Walk on Two Legs? », in Meldrum J., Hilton C.E. (éd.), *From Biped to Strider : The Emergence of Modern Human Walking, Running and*

- Ressource Transport*, Springer US, pp. 85-100.
- Bimbenet, E. (2011), *L'animal que je ne suis plus*, Paris, Gallimard, Folio Essais
- Blackith, R.E., Reyment, R.A. (1971), *Multivariate morphometrics*, London New York, Academic Press
- Blackwelder R. E. (1967), *Taxonomy : a Text and Reference Book*. John Wiley & Sons, New York
- Blanckaert, Claude (1987), «Les vicissitudes de l'angle facial» et les débuts de la craniométrie (1765–1875). *Revue de synthèse*, 108(3-4), p. 417-453
- Blumenbach (1779), *Handbuch der Naturgeschichte*, 1e édition, Göttingen, Dieterich
- Blumenbach (1791), *Handbuch der Naturgeschichte*, 4e édition, Göttingen, Dieterich
- Blumenbach, J. F. (1775), *De Generis humani varietate nativa*, 1e édition, Göttingen, Rosenbusch
- Blumenbach, J. F. (1797), *Handbuch der Naturgeschichte*, 5e édition,
- Blumenbach, J. F. [1795], *De l'unité du genre humain et de ses variétés*, 3e édition, trad. Frédéric Chardel, Paris, Allut, 1804
- Blumenbach, J.F. [1799], *Manuel d'histoire naturelle*, 6e édition, trad. Soulange Artaud, tome I, Metz, Collignon, 1803
- Boèce (2002), *La consolation de la philosophie*, trad. Jean-Yves Guillaumin, Paris, Belles Lettres
- Bolk, L. (1926). *Das problem der Menschwerdung*, Iéna. Traduit en français par F. Gantheret et G. Lapassade : Bolk, L. (1961), "Le problème de la genèse humaine", *Revue française de psychanalyse*, 25(2), pp. 243-279.
- Bontius (de Bondt) J. (1658), *Historiae naturalis et medicae Indiae orientalis*, Amsterdam, Elzévir
- Boule, M. (1913), *L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints*, Paris, Masson
- Boule, M. (1921), *Les hommes fossiles : éléments de paléontologie humaine*, Paris, Masson
- Bowler, P. J. (1986). *Theories of Human Evolution. A Century of Debate, 1844-1944*, Oxford, Blackwell
- Brace C.L. (1967), *The stages of human evolution : Human and cultural origins*, New York, Prentice Hall
- Brace, C. L. (1988), « Punctuationism, cladistics and the legacy of Medieval neoplatonism », *Human Evolution*, 3(3), pp. 121-139.
- Broberg, G. (1983), « Homo sapiens. Linnaeus's classification of man », in T. Frängsmyr (éd.), *Linnaeus : The man and his work*, p. 156-194, Berkeley : University of California Press.

- Broca, P. (1869), « L'ordre des primates : parallèle anatomique de l'homme et des singes », *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris*, II^o Série, Tome 4, pp. 228-401
- Broom, R. (1925), « On the newly discovered South African man-ape », *Natural History* 25 (4), pp. 409-418
- Broom, R. (1933). *The Coming of Man : Was it Accident Or Design ?*, Londres, Witherby
- Broom, R. (1943), « An ankle-bone of the ape-man, *Paranthropus robustus* », *Nature*, 152, pp. 689-690
- Broom, R. (1950) *Finding the missing link*, Londres, Watts
- Broom, R., & Robinson, J. T. (1952). *Swartkrans ape-man, Paranthropus crassidens*, Transvaal Museum Memoir n^o6, Pretoria, Transvaal Museum
- Broom, R., Robinson, J. T. (1947), « Further remains of the Sterkfontein ape-man, *Plesianthropus* », *Nature*, 160, pp. 430-431
- Broom, R., Robinson, J. T. (1950), « Notes on the pelves of the fossil ape-men, *American journal of physical anthropology*, 8(4), pp. 489-494
- Broom, R., Schepers, G. W. H. (1946). *The South African fossil ape-men : the Australopithecinae*, Transvaal Museum Memoir, 2, pp. 1-272
- Brunet, M. *et al.* (2002), « A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa », *Nature*, 418, pp. 145-151
- Brunet, M., Guy, F., Boisserie, J. R., Djimdoumbaye, A., Lehmann, T., Lihoreau, F., ... & Zollikofer, C. (2004). « "Toumaï", Miocène supérieur du Tchad, le nouveau doyen du rameau humain », *Comptes Rendus Palevol*, 3(4), pp. 277-285.
- Buffon, G. L. (1749), *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy*, tome II, « Histoire naturelle de l'homme »
- Buffon, G.-L. (1753), *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy*, tome IV, « Discours sur la nature des animaux »
- Buffon, G.-L. (1766), *Histoire naturelle générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy*, tome XIV, « Nomenclature des singes »
- Bumüller, J. (1899), *Das menschliche Femur nebst Beiträgen zur Kenntnis der Affen-femora* (thèse de doctorat, université de Munich)
- Camper P. [1779] *De l'orang outan et de quelques autres espèces de singes* in *Œuvres de Pierre Camper qui ont pour objet l'histoire naturelle*, tome I, Paris, Jansen, 1803
- Camper, P. (1791), *Dissertation physique de M. Pierre Camper sur les différences réelles que présentent les traits du visage chez les hommes de différents pays et différents âges : Sur le beau qui caractérise les statues antiques et les pierres gravées (publiée de manière posthume par son*

- files*), trad. Denis Bernard Quatremere d'Isjonval, Wild et Altheer, Utrecht
- Canguilhem G. (1968), *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences*, « Introduction : l'objet de l'histoire des sciences », Paris, Vrin, 7e édition augmentée, 2002
- Cartmill, M. (1990), « Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology », *International Journal of Primatology*, 11(3), pp. 173-192.
- Cartmill, M. (1994), « A critique of homology as a morphological concept », *American Journal of Physical Anthropology*, 94(1), pp. 115-123.
- Cela-Conde, C. J. (1998). « The meaning of *Hominidae* », *Human evolution*, 13(3-4), p. 251-264
- Cicéron, *Traité des lois*, trad. Georges de Plinval, Paris, Belles Lettres, 1968
- Clark, G. A., Willermet, C. M. (1997), *Conceptual issues in modern human origins research*, Hawthorne, NY, Aldine de Gruyter.
- Clarke, R. J., & Tobias, P. V. (1995), « Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid », *Science*, 269(5223), 521-524.
- Coffing KE. 1998. The metacarpals of *Australopithecus afarensis* : locomotor and behavioral implications of cross-sectional geometry. Ph.D. Dissertation, Johns Hopkins University, Baltimore
- Cohen C. (1999), « Faux et authenticité en préhistoire », *Terrain*, 33, pp. 31-40
- Cohen C. (2005), « *Homo prometheus* », *Communications*, 78, pp. 175-187
- Cohen C. (2007), « De la biologie au roman : le modèle morphologique et ses variations », *Romantisme* 4, 138, p. 47-59
- Cohen, C. (1999). *L'homme des origines : savoirs et fictions en préhistoire*, Paris, Seuil
- Cohen, C. (2011), *La méthode de Zadig : la trace, le fossile, la preuve*, Paris, Seuil
- Conroy, G. C., Pilbeam, D. (1975), « Ramapithecus : a review of its hominid status », in *Paleoanthropology, Morphology, and Paleoanthropology*, (éd. R. H. Tuttle), Mouton, The Hague, p. 59-86
- Cope, E. D. (1896), *The primary factors of evolution*, Chicago, Open Court Publ. Co.
- Coppens, Y. (1983), « Systématique, phylogénie, environnement et culture des Australopithèques, hypothèses et synthèse », *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, XIII^e Série, Tome 10, fascicule 3, pp. 273-284
- Corbey R., Roebroeks W. (2001), *Studying Human Origins : Disciplinary History and Epistemology*, Amsterdam University Press
- Corbey R., Roebroeks W. (2001), « Does disciplinary history matter ? An introduction », in Corbey R., Roebroeks W. (éd.), *Studying Human Origins : Disciplinary History and Epistemology*, Amsterdam University Press, pp. 1-7.

- Corbey, R. H. A. (2005), *Metaphysics of apes : negotiating the Animal-Human boundary*, Cambridge University Press
- Corbey, R., Theunissen, B. (1995), *Ape, Man, Apeman : Changing Views since 1600*, Department of Prehistory of Leiden University, Leiden
- Cracraft, J. (1981), « The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics », *American Zoologist*, 21(1), pp. 21-36.
- Crompton, R. H., Sellers, W. I., & Thorpe, S. K. (2010), « Arboreality, terrestriality and bipedalism », *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1556), 3301-3314
- Crompton, R. H., Weijie, L. Y. W., Günther, M., & Savage, R. (1998), « The mechanical effectiveness of erect and “bent-hip, bent-knee” bipedal walking in *Australopithecus afarensis* », *Journal of Human Evolution*, 35(1), 55-74
- Cronin, J. E. (1983), « Apes, humans, and molecular clocks », in *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, Springer US, pp. 115-150.
- Cummins, R. (1975), « Functional Analysis », *The Journal of Philosophy*, 72, p. 741-765
- Cunningham D.J. (1895), « Dr Dubois so-called Missing Link », *Nature*, 51, p. 428-429
- Cuvier, G. (1811), article « Aristote », in *Biographie universelle*, t. II, Paris, Michaud
- Cuvier, G. (1812), *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes*, tome 1, « Discours préliminaire », Paris, Deterville
- Cuvier, G. (1817), *Règne animal*, tome 1, Paris, Deterville
- Cuvier, Georges (1798), *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*, Paris, Baudouin
- Cuvier, Georges (1800), *Leçons d'anatomie comparée*, 1ère édition, Paris, Crochard
- Dapper, Olfert (1668), *Description de l'Afrique*, Wolfgang, Amsterdam
- Dart R. A. (1925), « *Australopithecus africanus* : the Man-Ape of South-Africa », *Nature*, 115, 2884, pp. 195-199
- Dart, R. A. (1948), « The Makapansgat proto-human, *Australopithecus prometheus* », *American Journal of Physical Anthropology*, 6(3), 259-284
- Dart, R. A. (1949), « Innominate fragments of *Australopithecus prometheus* », *American journal of physical anthropology*, 7(3), pp. 301-334
- Dart, R. A. (1953), « The predatory transition from ape to man », *International Zoological and Linguistic Review*, 1, p. 201-217
- Dart, R. A. (1957), « The Osteodontokeratic Culture of *Australopithecus prometheus* », *Transvaal Museum Memoir n°10*.

- Darwin, C. (1859), *L'Origine des espèces*, trad. T. Hoquet, Paris, Seuil, 2013
- Darwin, C. (1871), *The descent of man, and selection in relation to sex*, Londres, John Murray, 1ère édition, vol. 1
- Daubenton, L. [1764], « Mémoire sur les différences de la situation du grand trou occipital dans l'homme et dans les animaux », in *Histoire de l'Académie royale des sciences, année 1764*, Paris, Imprimerie royale, 1767
- Dawson C., Woodward A.S. (1913), « On the discovery of a palaeolithic human skull and mandible in a flint-bearing gravel overlying the Wealden (Hastings beds) at Piltdown, Flechting (Sussex) », *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 69, p.117-147
- Day M.H. (1976), « Hominid postcranial from the East Rudolf succession », in Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac et R.F. Leakey (éd.), *Earliest man and environment in the Lake Rudolf Basin*, Chicago, Univ. Chicago Press, pp. 507-521
- Day, M. H. (1978), « Functional interpretations of the morphology of postcranial remains of early African hominids », in C. J. Jolly (éd.), *Early Hominids of Africa*, Duckworth, London, pp. 311-345
- Day, M. H. (1986), « Bipedalism : pressures, origins, and modes », in B. Wood, L. Martin, P. Andrews (éd.), *Major topics in primate and human evolution*, Cambridge, Cambridge University Press
- Day, M. H., Molleson, T. I. (1973), « The Trinil femora », *Symposia of the Society for the Study of Human Biology*, vol. 2, pp. 127-154
- Day, M.H., Napier, J.R., (1964), « Fossil foot bones », *Nature*, 201, 4923, p. 669-670
- De Beer, G. (1954), « Archaeopteryx and evolution », *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 11, p. 160-170
- De Fontenay, E. (1998), *Le silence des bêtes*, Paris, Fayard
- Delamétherie, J.-C., (1787), *Principes de la philosophie naturelle*, 2e édition, tome II, Paris, Coursier
- Delisle R., (2009), *Les philosophies du néo-darwinisme : conceptions divergentes sur l'homme et le sens de l'évolution.*, Paris, PUF
- Delisle, R. (2000), « Construire l'arbre phylétique de l'Homme : fossiles, théories et cadres interprétatifs », *L'Anthropologie*, 104(4), p. 489-521
- Delisle, R. (2001), « Adaptationism versus cladism in human evolution studies », in Corbey R., Roebroeks W. (éd.), *Studying Human Origins : Disciplinary History and Epistemology*, Amsterdam University Press, pp. 107-121
- Delisle, R. G. (2007). *Debating humankind's place in nature, 1860-2000 : the nature of paleoanthropology*, Englewood Cliffs, Prentice Hall.

- Delson, E., Eldredge, N., Tattersall, I. (1977), « Reconstruction of hominid phylogeny : a testable framework based on cladistic analysis », *Journal of Human Evolution*, 6(3), pp. 263-278
- DeVore, I., Tooby, J. (1987), « The reconstruction of hominid behavioral evolution through strategic modelling », in W.G. Kinzey (éd.), *The evolution of human behavior : Primate models*, Albany, State University of New York Press, pp. 183-237.
- Diogène Laërce (1847), *Vies et doctrines des philosophes de l'Antiquité*, Paris, Charpentier
- Dollo, L. (1893), « The laws of evolution », *Bulletins de la Société Belge de Géologie et de Paléontologie*, 7, p. 164-166
- Dollo, L. (1903), « Eochelone brabantica, tortue marine nouvelle du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique », *Bulletins de l'Académie royale de Belgique, Classe des Sciences*, p. 792-801
- Dollo, L. (1909), « La paléontologie éthologique », *Bulletin de la Société belge de Géologie, de paléontologie et d'hydrologie*, 23, p. 377-421
- Dubois, E. (1894), *Pithecanthropus erectus. Eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java*, Batavia, Landesdruckerei
- Dubois E. (1926), « On the Principal Characters of the Femur of *Pithecanthropus erectus* », *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, vol. 29, p. 730-743
- Dubois, A. (2005), « Proposed Rules for the incorporation of nomina of higher-ranked zoological taxa in the International Code of Zoological Nomenclature. 1. Some general questions, concepts and terms of biological nomenclature », *Zoosystema*, 27(2), pp. 365-426
- Duckworth, W. L. H. (1925), « The fossil anthropoid ape from Taungs », *Nature*, 115, pp. 234-236
- Duméril, C. (1806). *Zoologie analytique, ou Méthode naturelle de classification des animaux : rendue plus facile à l'aide de tableaux synoptiques*, Paris, Allais
- Duren D.L., Ward C.V. (1995), « Femoral physeal plate angles and their relationship to bipedality, *American Journal of Physical Anthropology* [Suppl] 20 :86
- Eimer, T. (1888), *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererbten erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums*, partie 1, Iéna, Fischer.
- Eimer, T. (1897), *Orthogenesis der Schmetterlinge*, Leipzig, Engelmann
- Fischer, R. A. (1930), *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford, Clarendon Press.
- Fleagle, J. G. (1976), « Locomotion and posture of the Malayan siamang and implications for hominoid evolution », *Folia Primatologica*, 26(4), pp. 245-269.
- Fleagle, J. G., Stern, J. T., Jungers, W. L., Susman, R. L., Vangor, A. K., Wells, J. P. (1981), « Climbing : a biomechanical link with brachiation and with bipedalism », in *Symposium of the Zoological Society of London*, 48, pp. 359-375
- Foucault, M. (1966), *Les mots et les choses*, Paris, Gallimard, Tel, 1990

- Fraipont, J., Lohest, M. (1887), « Recherches Ethnographiques sur des Ossements Humaines Découvertes dans le Dépôts d'une Grotte Quaternaire à Spy. », *Archives de Biologie*, 7, 587-757.
- Frost H.M.. (1990), « Skeletal structural adaptations to mechanical usage (SATMU) : 1. Redefining Wolff's law : the bone remodeling problem », *The Anatomical Record*, 226, pp. 403-413
- Gayon, J. (2006), « Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction ? Perspective philosophique », *Comptes rendus Palevol*, 5(3), 479-487
- Gayon, J., de Ricqlès, A. (2010), *Les fonctions : des organismes aux artefacts*, PUF
- Gehlen, A. (1940), *Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt*, Berlin, Junker und Dünnhaupt
- Geoffroy Saint-Hilaire, E., Cuvier, G. (1795), « Histoire naturelle des orangs-outangs », *Magasin Encyclopédique* I (3), p. 451-463
- Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1818) *Philosophie anatomique. Des organes respiratoires sous le rapport de la détermination et de l'identité de leurs pieces osseuses*. Paris, J.-B. Baillière
- Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1842), article « Bimanes », *Dictionnaire universel d'histoire naturelle*, tome II
- Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1859), *Histoire naturelle générale des règnes organiques*, tome II, Paris, Victor Masson
- Ginzburg, C. (1989), « Traces. Racines d'un paradigme indiciaire », in *Mythes, emblèmes, traces. Morphologie et histoire*. Paris, Flammarion
- Goodman, M. (1963), « Man's place in the phylogeny of the primates as reflected in serum proteins », in Washburn S.L. (éd.), *Classification and human evolution*, Viking Fund Publications in Anthropology, n°37, Chicago, Aldline, p. 204-234
- Gorjanovic-Kramberger (1906), *Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien. Ein Beitrag zur Palaeoanthropologie*, Wiesbaden.
- Gould, S. J. (1970), « Dollo on Dollo's law : irreversibility and the status of evolutionary laws », *Journal of the History of Biology*, 3(2), p. 189-212.
- Grandpré, L.-M.-J. (1801) *Voyage à la Côte occidentale d'Afrique*, tome I, Paris, Dentu
- Gray J.E. (1825), « An outline of an attempt at the disposition of the Mammalia into tribes and families with a list of the genera apparently appertaining to each tribe », *Annals of Philosophy*, New Series, 10, pp. 337- 344
- Green D.J., Gordon A.D., Richmond B.G. (2007), "Limb-size proportions in *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus* », *Journal of Human Evolution*, 52, pp. 187-200.
- Grégoire de Nysse (2002), *Traité de la création de l'homme*, trad. Jean Laplace, Paris, Cerf
- Gregory W.K. (1916), « Studies on the evolution of the primates. Part II. Phylogeny of recent

and extinct anthropoids with special reference to the origin of man », *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 35, pp. 258-355

Gregory, W. K. (1913), « Locomotive adaptations in fishes illustrating 'habitus' and 'heritage' ». *Ann. NY Acad. Sci.*, 1913, 267-268.

Gregory, W. K. (1928), « Were the ancestors of man primitive brachiators? » *Proceedings of the American Philosophical Society*, 67 (2), pp. 129-150

Gregory, W. K. (1936), « On the meaning and limits of irreversibility of evolution », *American Naturalist*, p. 517-528

Gregory, W. K. (1949), « The bearing of the Australopithecinae upon the problem of man's place in nature », *American journal of physical anthropology*, 7(4), 485-512.

Gregory, W. K., Hellman, M. (1938), « Evidence of the Australopithecine Man-Apes on the Origin of Man », *Science*, 88, p. 615- 616

Gregory, W. K., Raven, H. C. (1947), « The monotremes and the palimpsest theory », *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 88, 1, p. 1-52.

Haacke, W. (1893), *Gestaltung und Vererbung*, Leipzig, Weigel

Haeckel, E. (1868), *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, Berlin, Reimer.

Haeckel, E. (1874), *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*, Paris, trad. C.-J.-M. Letourneau C. Reinwald, 2e édition

Haeckel (1895), *Systematische Phylogenie der Wirbeltiere*, Berlin, Reimer

Haile-Selassie, Y. (2001), « Late Miocene hominids from the middle Awash, Ethiopia », *Nature*, 412(6843), pp. 178-181.

Haile-Selassie, Y., Saylor, B. Z., Deino, A., Levin, N. E., Alene, M., & Latimer, B. M. (2012), « A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations », *Nature*, 483(7391), pp. 565-569.

Hammond M. (1988), « The Shadow Man Paradigm in Paleoanthropology, 1911-1945 », in Stocking, G.W. (dir.), *Bones, bodies, behavior : Essays in Biological Anthropology*, University of Wisconsin Press, Madison, pp 117-137

Hartmann, R. (1883). *Die menschenähnlichen Affen und ihre Organisation im Vergleich zur menschlichen*, Leipzig, Brockhaus.

Häusler, M., Schmid, P. (1995), « Comparison of the pelves of Sts 14 and AL288-1 : implications for birth and sexual dimorphism in australopithecines », *Journal of Human Evolution*, 29(4), pp. 363-383.

Hegel, G.W.F. (1835), *Esthétique*, tome I, Paris, Germer-Baillère, 2e édition, 1875

Hennig W. (1950), *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, Deutscher Zen-

tralverlag, Berlin

Hennig W. (1966), *Phylogenetic Systematics*. (tr. D. Davis et R. Zangerl), Urbana, Univ. of Illinois Press

Hepburn, D. (1896), « The Trinil Femur (*Pithecanthropus erectus*), contrasted with the Femora of Various Savage and Civilised Races », *Journal of anatomy and physiology*, 31, pp 1-17

Herder, J. G. von [1784] *Idées sur la philosophie de l'histoire de l'humanité*, tome I , traduction E. Quinet, Paris, Levrault, 1827

Hervé, G. (1889). « Les prétendus quadrumanes », Sixième conférence Broca, *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris*, 12(1), pp 680-717

Hoquet, T. (2005), *Buffon : histoire naturelle et philosophie*, Paris, Honoré Champion

Hoquet, T. (2007), *Buffon / Linné, éternels rivaux de la biologie*, Paris, Dunod

Hoquet, T. (2009), *Darwin contre Darwin. Comment lire l'Origine des espèces*, Paris, Seuil

Howell, F. C. (1965), *The Early Man*, Time-Life, 1e édition

Hrdy, S. B. (1981), *The Woman That Never Evolved*, Cambridge, Harvard University Press

Hull, D. L. (1965), « The effect of essentialism on taxonomy--two thousand years of stasis » (I). *British Journal for the Philosophy of Science*, pp. 314-326

Hull, D. L. (1965), « The effect of essentialism on taxonomy--two thousand years of stasis » (II). *British Journal for the Philosophy of Science*, pp. 1-18

Hull D. L. (2006), « Essentialism in Taxonomy : four decades later ». *Annals of History and Philosophy of Biology*, vol. 11, pp. 47-58

Hunt, K. D., Cant, J. G., Gebo, D. L., Rose, M. D., Walker, S. E., & Youlatos, D. (1996), « Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes », *Primates*, 37(4), pp. 363-387.

Hürzeler, J. (1960), « The significance of Oreopithecus in the genealogy of man ». *Triangle*, 4, p. 164-174.

Huxley, T.H. (1863), *Evidence as to Man's Place in Nature*, New York, Appleton

Huxley, T.H. (1880), « On the Method of Zadig : Retrospective Prophecy as a Function of Science », in *Science and the Hebrew Tradition*, Londres, Macmillan.

Huxley L. (1900), *Life and Letters of Thomas Henry Huxley*, New York, D. Appleton and Company, vol. 2

Jenkins, F. A. (1972), « Chimpanzee bipedalism : cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait », *Science*, 178(4063), pp. 877-879.

Johanson D.C., White T.D., Coppens Y. (1978), « A new species of the genus *Australopithecus* (*Primates* : *Hominidae*) from the Pliocene of eastern Africa », *Kirtlandia*, 28, pp. 1-14

Johanson, D. C., & White, T. D. (1979), « A systematic assessment of early African hominids », *Science*, 203(4378), 321-330

Johanson, D. C., Lovejoy, C. O., Kimbel, W. H., White, T. D., Ward, S. C., Bush, M. E., ... & Coppens, Y. (1982), « Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar formation, Ethiopia », *American Journal of Physical Anthropology*, 57(4), pp. 403-451

Kant, E. (1784), « Rezension zu Johann Gottfried Herder : Ideen zu einer Philosophie der Geschichte der Menschheit », in *Schriften zur Anthropologie, Geschichtsphilosophie, Politik und Pädagogik II*, éd. W. Weischedel, Francfort, 1977

Kant, E. (1800), *Anthropologie du point de vue pragmatique*, seconde édition, Paris, Vrin, 2009

Kant, E. [1771], « Compte-rendu de l'écrit de Moscati sur "La différence essentielle entre la structure des animaux et des hommes" », in *Ecrits sur le corps et l'esprit*, traduit par Grégoire Chamayou, GF, 2007, pp 104-106

Keith, A. (1895), « *Pithecanthropus Erectus* ; a brief Review of Human Fossil Remains », *Science Progress*, 3, 17

Keith, A. (1903), The extent to which the posterior segments of the body have been transmuted and suppressed in the evolution of man and allied primates, *Journal of Anatomy and Physiology*, 37, pp. 18-40

Keith, A. (1911), *Ancient types of men*, Londres, New York, Harper

Keith, A. (1912), *Man : a history of the human body*, New York, H. Holt

Keith, A. (1915), *Antiquity of Man*, Londres, Williams and Norgate

Keith, A. (1923). Hunterian Lectures on Man's Posture : Its Evolution and Disorders : Given at the Royal College of Surgeons of England. *British medical journal*, 1, 3251, pp. 669-670

Keith, A. (1925), « The Taungs skull », *Nature*, 116, p. 11

Keith, A. (1931), *New discoveries relating to the antiquity of man*, London, Williams & Norgate

Keith, A. (1948), *A new theory of human evolution*, London, Watts.

Kern, H. M., Straus, W. L. (1949). The femur of *Plesianthropus transvaalensis*. *American journal of physical anthropology*, 7(1), pp. 53-77

Kimbel, W. H., White, T. D., Johanson, (1986), « On the phylogenetic analysis of early hominids », *Current Anthropology*, 27

Kimura, T., Okada, M., Ishida, H. (1979), « Kinesiological characteristics of primate walking : its significance in human walking », in M.E. Morbeck, H. Preuschoft, N. Gombert (éd.), *Environment, behavior, and morphology : Dynamic interactions in primates*, New York, Fischer, pp.

297-311.

Klaatsch H. (1909), « Preuves que l'Homo Mousteriensis Hauseri appartient au type de Neanderthal », *L'Homme Préhistorique*, 7 : 10-16.

Kollmann, J. (1885), « Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonenlarven und die Umwandlung des mexikanischer Axolot. Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft, Basel », 7, pp. 387-398

Kortlandt, A. (1962), « Chimpanzees in the wild », *Scientific American*, 206, p. 128-138 ; Goodall, J. (1965), « Chimpanzees of the Gombe Stream reserve », in *Primate Behavior*, (éd. I. DeVore), New York, Holt, p. 425-473

Krause, W. (1895), « Discussion of Dubois' *Pithecanthropus erectus*, eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java », *Zeitschrift für Ethnologie*, 27, p. 78-81

Lacépède, B.-G. de (1800), « Sur l'histoire naturelle de l'homme » (Discours d'ouverture du cours de zoologie, 30 juin 1798), *Séances des écoles normales*, 8, pp. 175-194

Lactance (2009), *De Opificio Dei (L'ouvrage de Dieu)*, trad. Béatrice Bakhouché et Sabine Luciani, Turnhout, Brepols.

Lamarck, J.-B. (1802), *Recherches sur l'organisation des corps vivants*, Maillard, Paris

Lamarck, J.-B. (1809), *Philosophie zoologique*, Paris, Dentu

Landau, M. (1993), *Narratives of human evolution*, New Haven, Yale University Press

Lankaster, E. R. (1870), « On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements », *The Annals and Magazine of Natural History*, 6(31), p. 34-43.

Latimer B., Lovejoy C.O. (1989), « The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. », *American Journal of Physical Anthropology*, 78, pp. 369-386

Latimer B., Ohman J. CC, Lovejoy, C.O. (1987), « Talocrural joint in African hominoids : implications for *Australopithecus afarensis* », *American Journal of Physical Anthropology*, 74, pp. 155-175

Latimer, B. (1991), « Locomotor adaptations in *Australopithecus afarensis* : the issue of arbo-reality », in Coppens, Y., Senut, B. (éd.), *Origine (s) de la Bipédie chez les Hominidés*, Paris, CNRS, pp. 169-176

Latimer, B. M., White, T. D., Kimbel, W. H., Johanson, D. C., & Lovejoy, C. O. (1981), « The pygmy chimpanzee is not a living missing link in human evolution », *Journal of Human Evolution*, 10(6), pp. 475-488.

Le Gros Clark W. E. (1934), *Early Forerunners of Man. A morphological study of the evolutionary history of the Primates*, Baltimore, Willian Wood and Co

- Le Gros Clark W. E. (1955), *The fossil evidence for human evolution. An introduction to the study of paleoanthropology*, Chicago, University of Chicago Press
- Leakey, L. S. B. (1951). *Olduvai Gorge : A Report on the Evolution of the Hand-axe Culture in Beds I-IV. With Chapters on the Geology and Fauna*, New York, Cambridge University Press
- Leakey, L. S. B. (1960), « Finding the world's earliest man », *National Geographic Magazine*, 118, pp. 420-435
- Leakey, L. S. B. (1960), « The origin of the genus Homo », in S. Tax (éd.), *The Evolution of Man : Man, Culture, and Society*, Chicago, University of Chicago Press, p. 17-32
- Leakey, L. S.B., Tobias, P. V., Napier, J. R. (1964), « A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge », *Nature*, 202, 4927, p. 7-9
- Leakey, M. D. (1966), « A review of the Oldowan culture from Olduvai Gorge, Tanzania », *Nature*, 210, p. 462-466
- Leakey, M. D., & Harris, J. M. (1987). *Laetoli, a Pliocene site in northern Tanzania*, Clarendon Press, Oxford University Press.
- Leakey, M. D., Hay, R. L. (1979), « Pliocene footprints in the Laetolil Beds at Laetoli, northern Tanzania », *Nature*, 278(5702), pp. 317-323.
- Leakey, R. E., & Walker, A. C. (1976), « *Australopithecus*, *Homo erectus* and the single species hypothesis », *Nature*, 261(5561), pp. 572-574
- Lee, R.B, DeVore, I. (1968). *Man the hunter*, Chicago, Aldine
- Leroi-Gourhan A. (1964), *Le geste et la parole*, I. Technique et langage, Paris, Albin Michel, 2008
- Lévi-Strauss, C. (1973). « Jean-Jacques Rousseau, fondateur des sciences de l'homme », in *Anthropologie structurale deux*, Paris, Plon, p. 45-56.
- Lewis, O.J. (1971), « Brachiation and the early evolution of the *Hominoidea* », *Nature*, 230, pp. 577-579
- Linné, C. (1735), *Systema naturae*, 1e édition, Laurentius Salvius, Stockholm
- Linné, C. (1758), *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, 10e édition, Laurentius Salvius, Stockholm
- Linné, C. (1760-1789), *Amoenitates Academicæ, seu Dissertationes variae physicae, medicae, botanicae*, t. VI, Erlangen, 1789
- Linné, C. (1766), *Systema naturae*, 12e édition, Laurentius Salvius, Stockholm
- Lovejoy, C. O., Heiple, K. G., & Burstein, A. H. (1973), « The gait of *Australopithecus* », *American Journal of Physical Anthropology*, 38(3), pp. 757-779

- Lovejoy C.O. (1975), « Biomechanical Perspectives on the Lower Limb of Early Hominids », in Tuttle, R.H., *Primate functional morphology and evolution*, Walter de Gruyter, pp. 291-326
- Lovejoy, C.O. (1978), « A biomechanical review of the locomotor diversity of early hominids », in C.J. Jolly (éd.), *Early hominids of Africa*, Duckworth, London, pp. 403-429
- Lovejoy C.O. (1988), « Evolution of human walking », *Scientific American*, 259, pp. 118–125
- Lovejoy, C. O., Cohn, M. J., & White, T. D. (1999). Morphological analysis of the mammalian postcranium : a developmental perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(23), 13247-13252.
- Lovejoy, C. O., McCollum, M. A., Reno, P. L., & Rosenman, B. A. (2003), « Developmental biology and human evolution », *Annual Review of Anthropology*, 85-109
- Lovejoy, C. O., Latimer, B., Suwa, G., Asfaw, B., White, T. D. (2009), « Combining prehension and propulsion : the foot of *Ardipithecus ramidus* ». *Science*, 326(5949), pp. 72-72e8
- Lovejoy, C. O., Simpson, S. W., White, T. D., Asfaw, B., & Suwa, G. (2009), « Careful climbing in the Miocene : the forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and humans are primitive », *Science*, 326(5949), 70-70e8.
- Lovejoy, C. O., Suwa, G., Simpson, S. W., Matternes, J. H., & White, T. D. (2009), « The great divides : *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes », *Science*, 326(5949), 73-106.
- Lovejoy, C. O., Suwa, G., Spurlock, L., Asfaw, B., White, T. D. (2009), « The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus* : the emergence of upright walking », *Science*, 326(5949), pp. 71e1-71e6
- Lydekker, R. (1895), « Review of Dubois' *Pithecanthropus erectus*, eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java », *Nature* 51, 291
- Lyell, C. (1863), *The geological evidences of the antiquity of man*, London, Murray
- Manouvrier L. (1895), « Deuxième étude sur le *Pithecanthropus erectus*, comme précurseur de l'homme », *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris*, IV^o Série, tome 6, pp. 553-651
- Matthew W.D. (1928) The evolution of mammals in the Eocene, *Proceedings of the Zoological Society of London*, pp. 947-985
- Mayr E. (1942) *Systematics and the Origin of species*, New York, Columbia University Press
- Mayr, E. (1944), « On the concepts and terminology of vertical subspecies and species », *Common Problems of Genetics, Paleontology and Systematics Bulletin*, 2, p. 11–16
- Mayr E. (1950), « Taxonomic categories in fossil hominids ». In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, Vol. 15, pp. 109-118
- Mayr, E. (1963), *Animal Species and Evolution*, Cambridge, Harvard University Press
- McHenry, H. M., Corruccini, R. S. (1976), « Fossil hominid femora and the evolution of walking »,

Nature, 259(5545), pp. 657-658.

McHenry, H. M., Temerin, L. A. (1979), « The evolution of hominid bipedalism : evidence from the fossil record », *Yearbook of Physical Anthropology*, 22, pp. 105-131.

McHenry H.M., Corrucini R.S., (1978), « The femur in early human evolution » , *American Journal of Physical Anthropolgy.*, 49, pp. 473-488

McHenry, H. M. (1986), « The first bipeds : a comparison of the *A. afarensis* and *A. africanus* postcranium and implications for the evolution of bipedalism », *Journal of Human Evolution*, 15(3), pp. 177-191

McHenry, H. M. (1996), « Homoplasy, clades, and hominid phylogeny », *Contemporary issues in human evolution*, 21, pp. 77-89.

Monboddo, L. J. B. (1774), *Of the origin and progress of language*, vol. 1, Balfour, Edimbourg

Montaigne, *Essais*, Paris, Pléiade, 2007

Moore, J. (1996), « Savanna chimpanzees, referential models and the last common ancestor », in W. C. McGrew, L. F. Marchant, T. Nishida (éd.), *Great ape societies*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 275-292

Morton D.J. (1924), « Evolution of the human foot II », *American Journal of Physical Anthropology*, 7(1), pp. 1-52

Moscatti P. (1770), *Delle corporee differenze essenziali che passano fra la struttura de'bruti, e la umana*, Milan, Galeazzi ; traduction allemande (1771), *Von dem körperlichenwesentlichen Unterschieden zwischen der Structur der Thiere und der Menschen*, übersetzt von Johann Beckmann, Göttingen, Vandenhoeck.

Napier, J. R. (1963), « Brachiation and brachiators », *Symposia of the Zoological Society of London*, vol. 10, p. 183-195.

Napier, J. R. (1964), « The evolution of bipedal walking in the hominids », *Archives de Biologie de Liège*, 75, p. 673-708

Napier, J. R. (1967), « Evolutionary aspects of primate locomotion », *American Journal of Physical Anthropology*, 27 (3), p. 333-341

Napier, J. R., & Davis, P. R. (1959). *The fore-limb skeleton and associated remains of Proconsul africanus*. British Museum.

Oakley, K. P.(1949), *Man the Tool-maker*, Londres, British Museum

Oakley, K. P. (1949), « The fluorine-dating method », *American Yearbook of Physical Anthropology*, 5, pp. 44-49

Oakley, K. P. (1951), « A definition of man ». *Science News*, 20, p. 69-81

Oakley, K. P. (1961), « On man's use of fire, with comments on tool-making and hunting », in

- S. L. Washburn (éd.), *Social life of early man*, Chicago, Aldine, p. 176-193
- Ohman, J. C., Krochta, T. J., Lovejoy, C. O., Mensforth, R. P., & Latimer, B. (1997), « Cortical bone distribution in the femoral neck of hominoids : implications for the locomotion of *Australopithecus afarensis* », *American journal of physical anthropology*, 104(1), 117-131.
- Ohman, J. C., Lovejoy, C. O., & White, T. D. (2005), « Questions about Orrorin femur », *Science*, 307(5711), 845.
- Oken, L. (1807), *Ueber die Bedeutung der Schädelknochen. Ein Programm*, Jena, Göpferdt, pp. 1-18
- Osborn, H. F. (1922), « Orthogenesis as observed from paleontological evidence beginning in the year 1889 », *American Naturalist*, p. 134-143.
- Osborn, H. F. (1927), « Recent discoveries relating to the origin and antiquity of man », *Proceedings of the American Philosophical Society*, p. 373-389.
- Osborn, H. F. (1929), « Is the ape-man a myth ? », *Human Biology*, 1(1), p. 4-9
- Osborn, H. F. (1930), « The discovery of Tertiary man », *Science*, 71(1827), p. 1-7
- Osborn, H. F. (1933), « Aristogenesis, the observed order of biomechanical evolution », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 19(7), p. 699-703
- Ovide (1966), *Métamorphoses*, trad. Joseph Chamonard, Paris, GF
- Owen R. (1857), « Of the characters, principles of division and primary groups of the Class Mammalia », *Journal of the Proceedings of the Linnean Society*, 2, p. 1-37
- Owen, R. (1835) « On the osteology of the chimpanzee and orang utan », *Transactions of the Zoological Society of London*, 1, p. 343-379
- Owen, R. (1843), *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*, Londres, Longman, Brown, Green et Longmans
- Owen, R. (1846). *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the Vertebrate animals : delivered at the Royal College of Surgeons of England in 1844 and 1846*, Vol. 1, Longman, Brown, Green, and Longmans
- Owen, R. (1848), *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*, Londres, Taylor
- Owen, R. (1849), *On the nature of limbs*, Londres, John Van Voorst
- Owen, R. (1866), *On the Anatomy of Vertebrates*, vol. II , Londres, Longmans
- Owen, R. (1846), Report on the archetype and homologies of the vertebrate skeleton, *Report of the British Association for the Advancement of Science, Southampton Meeting*, p. 169-340
- Oxnard, C. E. (1975), *Uniqueness and diversity in human evolution : morphometric studies of australopithecines*, Chicago, University of Chicago Press.

- Patterson C., (1988), « Homology in classical and molecular biology », *Molecular Biology and Evolution*, 5, pp. 603-625
- Pellegrin, P. (1982), *La classification des animaux chez Aristote. Statut de la biologie et unité de l'aristotélisme*. Paris, Belles Lettres
- Pickford, M., & Senut, B. (2001), « Millennium Ancestor', a 6-million-year-old bipedal hominid from Kenya », *South African journal of science*, 97(1/2), pp. 22-27.
- Pickford, M., Senut, B. (2005), « Hominoid teeth with chimpanzee-and gorilla-like features from the Miocene of Kenya : implications for the chronology of ape-human divergence and biogeography of Miocene hominoids », *Anthropological Science*, 113(1), pp. 95-102.
- Pickford, M., Senut, B., Gommery, D., Treil, J. (2002), « Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora », *Comptes Rendus Palevol*, 1(4), pp. 191-203.
- Pieper HG. (1988), « Humeral torsion in the throwing arm of handball players ». *American Journal of Sports Medicine*, 26, pp. 247-253.
- Plate, L. (1913). *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung : Ein Handbuch des Darwinismus*. 4. Auflage. Verlag von Wilhelm Engelmann : Leipzig und Berlin
- Plate, L. (1922). *Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre*. Gustav Fischer Verlag, Jena
- Platnick, N.I. (1979), « Philosophy and transformation of cladistics », *Systematic Zoology* 28, pp. 537-546
- Platon (2011), *Œuvres complètes*, sous la direction de Luc Brisson, Paris, Flammarion
- Prost, J. H. (1980), « Origin of bipedalism », *American Journal of Physical Anthropology*, 52(2), pp. 175-189.
- Purchas S. [1625], *The Strange adventures of Andrew Battell of Leigh in Angola and the adjoining regions, reprinted from "Purchas his pilgrimes"*, éd. E. G. Ravenstein, Londres, Hakluyt society, 1901
- Puymeraill, L. (2011), « Caractérisation de l'endostructure et des propriétés biomécaniques de la diaphyse fémorale : la signature de la bipédie et la reconstruction des paléo-répertoires posturaux et locomoteurs des hominines », thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Pycraft, W. P., Smith C.E. (1928), *Rhodesian man and associated remains*, Londres, British Museum of Natural History, pp. 1-51
- Ray, J. (1693), *Synopsis Quadrupedum Animalium et Serpentina Generis*, Londres, Southwell
- Reynolds V., Reynolds F. (1965), « Chimpanzees of the Budongo Forest », in *Primate Behavior*, (éd. I. DeVore), New York, Holt, p. 368-424
- Reynolds, E. (1931), « The evolution of the human pelvis in relation to the mechanics of the erect posture », *Peabody Museum American Archeology and Ethnology*, 10, pp. 255-334

- Richerand, B.-A. (1802), *Nouveaux éléments de physiologie*, Paris, Caille et Ravier
- Richmond, B. G., Begun, D. R., & Strait, D. S. (2001), « Origin of human bipedalism : the knuckle-walking hypothesis revisited », *American journal of physical anthropology*, 116(S33), pp. 70-105.
- Richmond, B. G., & Jungers, W. L. (2008), « *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism », *Science*, 319(5870), pp. 1662-1665.
- Richmond, J. (2011), « Discipline and credibility in the post-war australopithecine controversy : Le Gros Clark versus Zuckerman », *History and philosophy of the life sciences*, 34(1-2), p. 43-78
- Robinson, J. T. (1972). *Early hominid posture and locomotion*, Chicago, University of Chicago Press
- Romanes G. (1893), *Darwin and after Darwin. Volume 1 : The Darwinian Theory*, 2e édition, Cambridge University Press, 2011
- Rose, M. D. (1991), « The process of bipedalization in hominids », in Coppens Y, Senut B. (éd.), *Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés*, op. cit., pp. 37-48
- Rosen, D.E., Nelson, G., Patterson, C. (1979), *Foreword to a reprint of W. Hennig Phylogenetic Systematics* [1966], Urbana, University of Illinois Press
- Rousseau, J.-J. [1755], *Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes*, Paris, Folio Essais, 1989
- Roux, W. (1881), *Der züchtende Kampf der Teile, oder die "Teilauslee" im Organismus (Theorie der "funktionellen Anpassung")*, Leipzig : Wilhelm Engelmann.
- Ruff CB. (1998), « Evolution of the hominid hip », in : Strasser E, Fleagle J, Rosenberger AL, McHenry HM (éd.), *Primate locomotion : recent advances*. New York : Plenum Press. p. 449-469
- Ruff, C. (2003), « Ontogenetic adaptation to bipedalism : age changes in femoral to humeral length and strength proportions in humans, with a comparison to baboons », *Journal of human evolution*, 45(4), pp. 317-349.
- Ruff, C. (2009), « Relative limb strength and locomotion in *Homo habilis* », *American journal of physical anthropology*, 138(1), pp. 90-100.
- Ruff, C., Holt, B., & Trinkaus, E. (2006). Who's afraid of the big bad Wolff? : "Wolff's law" and bone functional adaptation. *American journal of physical anthropology*, 129(4), 484-498.
- Russell, E.S. (1916), *Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology*, Londres, John Murray
- Sarich, V. M., Wilson, A. C. (1967), « Immunological time scale for hominid evolution », *Science*, 158 (3805), p. 1200-1203.
- Savinien Cyrano de Bergerac (1657), *Histoire comique des Etats et Empires de la Lune et du*

Soleil, Paris, Adolphe Delahays, 1858

Schaeffer, J.-M. (2007), *La fin de l'exception humaine*, Paris, Gallimard

Schoetensack, O. (1908), « Der Unterkiefer des *Homo heidelbergensis* : aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Ein Beitrag zur Paläontologie des Menschen », W. Engelmann, Leipzig

Schultz, A. H. (1924), « Growth studies on primates bearing upon man's evolution », *American Journal of Physical Anthropology*, 7(2), pp 149-164.

Schultz, A. H. (1936), « Characters common to higher primates and characters specific for man », *The Quarterly Review of Biology*, 11(3), p. 259-283.

Schwalbe G. (1904), *Die Vorgeschichte des Menschen*, Braunsschweig, Friedrich Vieweg und Sohn

Schwalbe, G. (1906), *Studien zur Vorgeschichte des menschen*, Stuttgart

Senut B. (1980), « Nouvelles données sur l'humérus et ses articulations chez les Hominidés plio-pléistocènes », *L'Anthropologie* 84 112-118.

Senut, B. (1983), « Les hominidés Plio-Pleistocènes : essai taxinomique et phylogénétique a partir de certains os longs », *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 10(3), 325-334.

Senut, B. (1995), « D'*Australopithecus* à *Praeanthropus* ou du respect du code de nomenclature », *Annales de Paleontologie (Vert.-Invert.)*, Vol. 81, p. 279-281.

Senut, B. (1996), « Pliocene hominid systematics and phylogeny », *South African journal of science*, 92(4), 165-166.

Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K., Coppens, Y. (2001), « First hominid from the Miocene (Lukeino formation, Kenya) ». *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 332(2), pp. 137-144.

Senut, B. (2002), « From apes to humans : locomotion as a key feature for phylogeny », *Zeitschrift fur Morphologie und Anthropologie*, 83(2-3), pp. 351-360.

Senut, B., & Devillers, M. (2008). *Et le singe se mit debout*. Paris, Albin Michel

Senut, B. (2012), « Fifty years of debate on the origins of human bipedalism », *Journal of Biological Research-Bollettino della Società Italiana di Biologia Sperimentale*, 85(1), p. 40

Sigmon, B. A. (1971), « Bipedal behavior and the emergence of erect posture in man », *American journal of physical anthropology*, 34(1), p. 55-60

Simons E.L., Pilbeam D. (1972), « Hominoid paleoprimateology », in R. H. Tuttle (éd.), *The functional and evolutionary biology of primates*, Chicago, Aldine, pp. 36-62

Simons, E. L. (1961). « The phyletic position of *Ramapithecus* », *Postilla, Peabody Museum of Natural History*, 57, p. 1-9

- Simpson, G. G. (1944), *Tempo and Mode in Evolution*, Columbia University Press, 1984
- Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 85, pp. 1-350
- Simpson, G. G. (1950). Some principles of historical biology bearing on human origins. In *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, Vol. 15, Cold Spring Harbor Laboratory Press, pp. 55-66
- Simpson, G. G. (1966), « The biological nature of man », *Science*, 152(3721), pp. 472-478
- Simpson, G. G. (1967). *The meaning of evolution : a study of the history of life and of its significance for man*, Yale University Press
- Simpson, G.G. (1963), « The meaning of taxonomic statements », in Washburn S.L. *Classification and human evolution*, Viking Fund Publications in Anthropology, n°37, Chicago, Aldline, pp. 1-31
- Skelton, R. R., McHenry, H. M., Drawhorn, G. M., Bilsborough, A., Chamberlain, A. T., Wood, B. A., Vančata, V. (1986), « Phylogenetic Analysis of Early Hominids [and Comments and Reply] », *Current Anthropology*, pp. 21-43
- Sneath, P.H.A., Sokal, R.R. (1973), *Numerical taxonomy* San Francisco, Freeman
- Spencer, F. (1990). *Pittdown : a scientific forgery*. Oxford University Press
- Spencer, F. (1995). « *Pithekos* to *Pithecanthropus* : an abbreviated review of changing scientific views on the relationship of the anthropoid apes to *Homo* », in Corbey R.H.A., Theunissen B., *Ape, man, apeman : changing views since 1600*, Leiden, Leiden University, 408 p., p.13-22.
- Steiper, M. E., & Young, N. M. (2006), « Primate molecular divergence dates », *Molecular phylogenetics and evolution*, 41(2), pp. 384-394.
- Stent, G. S. (1972). Prematurity and uniqueness in scientific discovery. *Scientific American*, 227, pp. 84-93
- Stern, J. T., & Susman, R. L. (1981), « Electromyography of the gluteal muscles in *Hylobates*, *Pongo*, and *Pan* : implications for the evolution of hominid bipedality », *American Journal of Physical Anthropology*, 55(2), pp. 153-166.
- Stern Jr, J. T., Susman, R. L. (1983), « The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis* », *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), pp. 279-317
- Stern, J. T., Susman, R. L. (1991), « "Total morphological pattern" versus the "magic trait" : conflicting approaches to the study of early hominid bipedalism, in Coppens, Y., Senut, B. (éd.), *Origine (s) de la Bipédie chez les Hominidés*, Paris, CNRS, pp. 99-112.
- Stern J. T. (1999). The cost of bent-knee, bent-hip bipedal gait. A reply to Crompton *et al.* *Journal of human evolution*, 36(5), pp. 567-570.

- Stern, J. T. (2000), « Climbing to the top : a personal memoir of *Australopithecus afarensis* », *Evolutionary Anthropology Issues News and Reviews*, 9(3), pp. 113-133
- Stoczkowski, W. (1994), *Anthropologie naïve, anthropologie savante. De l'origine de l'homme, de l'imagination et des idées reçues*, Paris, CNRS Éditions
- Stoczkowski, W. (1995), « Le bipède et sa science : Histoire d'une structure de la pensée naturaliste », *Gradhiva*, 17, pp. 17-43
- Stoczkowski, W. (1995), « Portrait de l'Ancêtre en Singe : L'Hominisation sans Evolutionnisme dans la Pensée Naturaliste du XVIIIe siècle », in Corbey, R.H.A., Theunissen, B. (éd.), *Ape, Man, Apeman : Changing Views since 1600*, p. 141-146
- Strait, D. S., Grine, F. E., & Moniz, M. A. (1997), « A reappraisal of early hominid phylogeny », *Journal of Human Evolution*, 32(1), pp. 17-82
- Straus Jr, W. L. (1961), « Fossil evidence of the evolution of the erect, bipedal posture », *Clinical orthopaedics*, 25, p. 9-19.
- Straus, W. L. (1948). The humerus of *Paranthropus robustus*. *American journal of physical anthropology*, 6(3), pp. 285-313
- Straus, W. L. (1949), « The riddle of man's ancestry », *Quarterly review of Biology*, 24, 3, pp. 200-223
- Stringer, C. B. (1987), « A numerical cladistic analysis for the genus *Homo* », *Journal of Human Evolution*, 16(1), pp. 135-146.
- Susman, R. L., Stern Jr, J. T. (1979), « Telemetered electromyography of flexor digitorum profundus and flexor digitorum superficialis in *Pan troglodytes* and implications for interpretation of the OH 7 hand », *American journal of physical anthropology*, 50(4), pp. 565-574
- Susman RL, Stern JT Jr, Jungers WL. (1984), « Arboreality and bipedality in the Hadar hominids », *Folia Primatologica*, 43, pp. 113-156.
- Susman, R. L. (1984), « The locomotor behavior of *Pan paniscus* in the Lomako forest », in Susman R.L. (éd.), *The Pygmy Chimpanzee : Evolutionary Biology and Behavior*, Springer US, pp. 369-393
- Susman, R. L. (1987), « Pygmy chimpanzees and common chimpanzees : models for the behavioral ecology of the earliest hominids », in W.G. Kinzey (éd.), *The evolution of human behavior : Primate models*, Albany, State University of New York Press, pp. 72-86.
- Szalay, P. (1977), « Constructing primate phylogenies : a search for testable hypotheses with maximal empirical content ». *Journal of Human Evolution*, 6, pp. 3-18.
- Tague, R. G., & Lovejoy, C. O. (1998), « AL 288-1 – Lucy or Lucifer : Gender confusion in the Pliocene », *Journal of human evolution*, 35(1), pp. 75-94.
- Taieb, M., Coppens, Y., Johanson, C., & Bonnefille, R. (1975), « Hominidés de l'Afar central,

- Ethiopie (Site d'Hadjar, campagne 1973) », *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 2(2), pp. 117-124.
- Tardieu, C. (1981). « Morpho-functional analysis of the articular surfaces of the knee-joint in primates », in A.B. Chiarelli, R.S. Corruccini (éd.), *Primate evolutionary biology* (pp. 68-80), Berlin, Springer.
- Tardieu, C. (2012), *Comment nous sommes devenus bipèdes : le mythe des enfants-loups*, Paris, Odile Jacob
- Tardieu, C. (2012). *Comment nous sommes devenus bipèdes : le mythe des enfants-loups*, Paris, Odile Jacob
- Tardieu, C., & Trinkaus, E. (1995), « Early ontogeny of the human femur », *American journal of physical anthropology*, 95(2), 183-195
- Tardieu, C., Glard, Y., Garron, E., Boulay, C., Jouve, J. L., Dutour, O., ... & Bollini, G. (2006), « Relationship between formation of the femoral bicondylar angle and trochlear shape : independence of diaphyseal and epiphyseal growth », *American journal of physical anthropology*, 130(4), pp. 491-500.
- Theunissen, B.(1989), *Eugene Dubois and the Ape-Man from Java : The History of the First Missing Link'and Its Discoverer*, Dordrecht, Kluwer Academic Press
- Thomas d'Aquin (2000), *Somme théologique*, I, 1, Paris, Cerf
- Thorpe, S. K., Holder, R. L., & Crompton, R. H. (2007), « Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches », *Science*, 316(5829), pp. 1328-1331.
- Tinland, F. (1968), *L'homme sauvage : Homo ferus et Homo sylvestris. De l'animal à l'homme*, Paris, L'Harmattan, 2e édition, 2003
- Tobias, P. V. (1965), « Early man in east Africa », *Science*, 149 (3679), p. 22-33
- Tobias, P. V. (1992), « The species Homo habilis : example of a premature discovery », *Annales Zoologici Fennici*, vol. 28, p. 371-380
- Tobias, P. V., Bowler, P. J., Chamberlain, A. T. *et al.* (1992), « Piltdown : An Appraisal of the Case against Sir Arthur Keith [and Comments and Reply] », *Current anthropology*, 33 (3), pp. 243-293
- Tobias, P.V. (1994). « The evolution of early hominids » in Ingold, T. (Ed.). (1994). *Companion encyclopedia of anthropology*. Taylor & Francis
- Tobias, P. V. (1996), « Premature Discoveries in Science with special Reference to "Australopithecus" and "Homo Habilis" », *Proceedings of the American Philosophical Society*, 140, pp. 49-64
- Tulp, N. (1641), *Observationes medicae*, Amstelodami, Elzivirium

- Turner W. (1895), « On M. Dubois' Description of remains recently found in Java, named by him Pithecanthropus erectus. With Remarks on so-called transitionnal forms between apes and man », *Journal of Anatomy and Physiology*, 29, 9, p. 424-445
- Tuttle, R. H. (1981), « Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 292(1057), pp. 89-94.
- Tuttle, R., Butzer, K. W., Blumenberg, B. (1974), « Darwin's apes, dental apes, and the descent of man : normal science in evolutionary anthropology », *Current Anthropology*, pp. 389-426.
- Tuttle, R. H., Cortright, G. W., Buxhoeveden, D. P. (1979), « Anthropology on the move : Progress in experimental studies of nonhuman primate positional behavior », *Yearbook of Physical Anthropology*, 22, pp. 187-214.
- Tuttle, R. H. (1981), « Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 292(1057), pp. 89-94.
- Tyson, E. (1699), *Orang-Outang, sive Homo sylvestris : Or the Anatomy of a Pygmie Compared with that of a Monkey, an Ape, and a Man. To which is Added, a Philological Essay Concerning the Pygmies, the Cynocephali, the Satyrs, and Sphinges of the Ancients*, Londres, Bennett et Brown
- Vereecke, E. E., & Aerts, P. (2008), « The mechanics of the gibbon foot and its potential for elastic energy storage during bipedalism », *Journal of Experimental Biology*, 211 (23), 3661-3670.
- Vicq-d'Azyr, F. (1774), « Parallèle des os qui composent les extrémités », . *Mémoires de l'Académie des Sciences*, p. 519-557
- Virchow R. (1872), « Untersuchung des Neanderthal-Schädels », *Zeitschrift für Ethnologie*, 4, p. 157-165
- Virchow, R. (1895), « Sur le Pithecanthropus », *Zeitschrift für Ethnologie*, 27, p. 435-440
- Virey, J. -J. (1800), *Histoire naturelle du genre humain, ou recherches sur ses principaux fondements physiques et moraux*, vol. 1, Paris, Dufart
- Vogt, C. (1863), *Vorlesungen über den Menschen, seine Stellung in der Schöpfung und in der Geschichte der Erde*, Giessen, Ricker.
- Vogt, C. (1865), *Leçons sur l'homme, sa place dans la création et dans l'histoire de la terre*, trad. J.-J. Moulinié, Paris, Reinwald
- Volkov, T. (1905), *Variations squelettiques du pied chez les primates et dans les races humaines*, Paris, Masson
- Voltaire, *Correspondance*, tome IV, Paris, Pléiade, 1978
- Vosmaer, A. (1778), *Description de l'orang-outan*, Amsterdam, Meijer

- Waddington, C. H. (1942), « Canalization of development and the inheritance of acquired characters. », *Nature*, 150(3811), 563-565
- Waddington, C. H. (1957), *The strategy of the genes*, George Allen, Londres.
- Wang, W., Crompton, R. H., Carey, T. S., Günther, M. M., Li, Y., Savage, R., Sellers, W. I. (2004). Comparison of inverse-dynamics musculo-skeletal models of AL 288-1 *Australopithecus afarensis* and KNM-WT 15000 *Homo ergaster* to modern humans, with implications for the evolution of bipedalism. *Journal of human evolution*, 47(6), 453-478
- Ward, C. V. (2002), « Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis* : where do we stand ? », *American journal of physical anthropology*, 119(S35), pp. 185-215.
- Washburn S. L. (1950), « The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man », in *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, Vol. 15, Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, p. 67-78
- Washburn, S. L. (1951), « The new physical anthropology », *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 13, 7, Series II, 298-304.
- Washburn, S. L. (1959), « Speculations on the interrelations of the history of tools and biological evolution », *Human Biology*, 31, 1, p. 21-31
- Washburn, S. L. (1967), « Behaviour and the origin of man », *Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, p. 21-27
- White T.D. (1977), « New fossil hominids from Laetoli, Tanzania », *American Journal of Physical Anthropology*, 46 :197–230.
- White T.D., Suwa G. (1987), « Hominid footprints at Laetoli : facts and interpretations », *American Journal of Physical Anthropology*, 72, pp. 485–514
- White, T. D. (2006), « Early hominid femora : The inside story », *Comptes Rendus Palevol*, 5(1), pp. 99-108
- White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G., & WoldeGabriel, G. (2009), « *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids », *Science*, 326(5949), pp. 64-86.
- White, T. D., Suwa, G., Asfaw, B. (1994), « *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia », *Nature*, 371, pp. 306-312
- White, T. D., Suwa, G., Asfaw, B. (1995), « *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia », *Nature*, 375(6526), p. 88, Corrigendum for *Nature* 371(6495) : 306–312
- White, T.D., Johanson, D.C., Kimbel, W.H. (1983), « *Australopithecus africanus* : its phyletic position reconsidered », in Russell L. Ciochon, Robert S. Corrucini (éd.), *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, New York, Plenum Press

- Wolff, F. (2010), *Notre humanité. D'Aristote aux neurosciences*, Paris, Fayard
- Wolff, J. (1892), *Das Gesetz der Transformation der Knochen*, Berlin, Hirschwald
- Wolpoff M. H. (1968). "Telanthropus" and the Single Species Hypothesis¹. *American Anthropologist*, 70(3), pp. 477-493
- Wolpoff, M. H., Lovejoy, C. O. (1975), « A rediagnosis of the genus *Australopithecus* », *Journal of Human Evolution*, 4(3), 275-276
- Wolpoff, M. H. (1976), « Fossil hominid femora », *Nature*, 264, pp. 812-813.
- Wolpoff, M. H., Senut, B., Pickford, M., & Hawks, J. (2002), « Sahelanthropus or 'Sahelpithecus'? », *Nature*, 419(6907), pp. 581-582.
- Wood B. (1978), « An analysis of early hominid fossil postcranial material : principles and methods », in C. Jolly (éd.), *Early hominids of Africa*, Duckworth, London, pp. 347-360
- Wood, B., Collard, M. (1999), « Is Homo Defined by Culture? », *Proceedings of the British Academy*, vol. 99, p. 11-24
- Wood, B. (2000), « Investigating human evolutionary history », *Journal of anatomy*, 197(1), pp. 3-17
- Wood, B. (2002). Palaeoanthropology : hominid revelations from Chad. *Nature*, 418(6894), 133-135.
- Wood B. (2010), « Reconstructing human evolution : Achievements, challenges, and opportunities », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(Supplement 2), pp. 8902-8909
- Wood, B., Harrison, T. (2011), « The evolutionary context of the first hominins », *Nature*, 470(7334), pp. 347-352
- Wood, J. F. (1916), *Arboreal Man*, Londres, E. Arnold
- Wood, J. F. (1923). *The Ancestry of Man*, Douglas Price Memorial Lecture n°2, Brisbane, Gillies
- Woodward A.S. (1925), « The fossil anthropoid ape from Taungs », *Nature*, 115, pp. 235-236
- Woodward, A. S. (1921) « A New Cave Man from Rhodesia, South Africa », *Nature*, 108, pp. 371-372
- Wright, L. (1973), « Functions », *Philosophical Review*, 9, p. 139-168
- Wright, S. (1932), « The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution », *Proceedings of the VI International Congress of Genetics*, 1, p. 356-366
- Xénophon, *Mémorables*, trad. Louis-André Dorion, Paris, Belles Lettres, 2000
- Zihlman, A. L. (1978), « Interpretations of early hominid locomotion », in C. Jolly (éd.), *Early Hominids of Africa*, Duckworth, London, pp. 361-377.

Zihlman, A. L. (1979), « Pygmy chimpanzee morphology and the interpretation of early hominids », *South African Journal of Science*, 75(4), pp. 165-168.

Zihlman, A. L., Cronin, J. E., Cramer, D. L., & Sarich, V. M. (1978), « Pygmy chimpanzee as a possible prototype for the common ancestor of humans, chimpanzees and gorillas », *Nature*, 275(5682), pp. 744-746.

Zuckerandl, E., Pauling, L. (1965), « Evolutionary divergence and convergence in proteins », in V. Bryson, H. L. Vogel (éd.), *Evolving Genes and Proteins*, New York, Academic Press, p. 97-166.

Zuckerman, S. (1950), « South African Fossil Anthropoids », *Nature* 165 (4199), p. 652

Index

- Aiello, 210
Alsberg, 118, 134, 135
Ardrey, 155
Aristote, 1, 5, 11, 16, 17, 20–27, 29, 30, 42, 46, 55, 56

Barsanti, 30, 35, 47, 60
Bayertz, 18, 20, 21
Berillon, 6
Bimbenet, 11
Blanckaert, 44
Blumenbach, 47–50, 54, 69, 134
Boèce, 19, 50
Bolk, 135, 136
Bontius, 28, 29, 35
Boule, 96, 97, 99, 101, 116, 213
Bowler, 10, 115, 129
Brace, 147, 152, 183, 190
Broberg, 35–37
Broca, 80, 81
Broom, 115, 117–121, 128, 129, 135
Brunet, 5, 205, 210
Buffon, 35, 37–42, 48, 51, 69–71
Bumüller, 94

Camper, 42, 44, 45, 47, 52
Canguilhem, 117
Cartmill, 3, 9, 215, 218, 219
Cela-Conde, 152, 167
Cicéron, 18
Clarke, 225
Cohen, 1, 10, 76, 157
Cope, 108, 125, 136
Coppens, 5, 172, 175, 179, 182, 191, 203, 205
Corbey, 8, 9, 11, 28, 45, 60, 144, 188, 218
Cracraft, 189
Crompton, 227, 228
Cronin, 193
Cummins, 164

Cunningham, 95
Cuvier, 23, 47, 54–60, 62, 64, 67, 69, 70, 76, 104, 161, 164, 176

Dapper, 31
Dart, 112–117, 119–121, 136, 149, 157, 203
Darwin, 1, 63, 72–78, 81, 82, 86–88, 93, 100, 103, 107, 123–125, 132, 135, 142, 168, 176, 194, 195, 212
Daubenton, 44, 114, 203
Dawson, 112
Day, 85, 158, 182, 183, 198
Delamétherie, 45, 60
Delisle, 10, 90, 123, 129, 143, 146, 188, 189
Delson, 187
DeVore, 155, 169, 190, 196
Dollo, 124, 125, 127
Dubois, 84, 85, 87–95, 98, 114, 118, 120, 149, 178
Duckworth, 116, 183
Duméril, 69

Eimer, 127

Fischer, 127, 128, 134, 142, 192
Fleagle, 191, 195, 221
Foucault, 97
Fraipont, 91

Gayon, 163, 164
Gehlen, 134
Ginzburg, 1
Goodman, 150, 166, 167
Gorjanovic-Kramberger, 96
Gould, 124, 125, 127, 147, 148
Grandpré, 60
Gray, 93, 149
Gregory, 102, 103, 105, 122, 125, 126, 129, 132–134, 168, 195, 212

- Hürzeler, 168
Haacke, 127
Haeckel, 72, 73, 87, 88, 100, 135, 136, 142
Haile-Selassie, 6, 7, 204, 208, 226
Hammond, 123, 216
Hartmann, 90, 92
Hegel, 61
Hennig, 187, 188
Hepburn, 98
Herder, 42–47, 50
Hervé, 80
Hoquet, 37, 39, 76, 135
Howell, 7, 182
Hrdy, 155, 181
Hull, 5
Hunt, 101, 155, 226
Huxley, 2, 3, 72, 75, 77–79, 86–90, 113, 131, 157, 161, 191, 212

Jenkins, 194
Johanson, 172, 174, 178–183, 187, 193

Kant, 50–52
Keith, 94, 95, 98, 100–102, 104–106, 115, 123, 131, 152, 158, 168, 195, 212
Kimbel, 172, 181, 187, 193
Kimura, 192
Klaatsch, 96
Kollmann, 135
Kortlandt, 169
Krause, 94

Lacépède, 60
Lactance, 18, 19
Lamarck, 23, 30, 46, 58–62, 69, 70, 73, 76, 125, 128, 212
Landau, 10
Lankaster, 77, 81
Latimer, 7, 174, 175, 187, 193, 196, 205, 207, 212, 226
Leakey, 6, 140, 155–159, 180, 182, 183
Lee, 155
Leroi-Gourhan, 8, 95, 108, 149, 154
Lewis, 195
Linné, 35–37, 39, 40, 47, 49, 52, 63, 69, 80, 151, 157

Lohest, 91
Lovejoy, 6, 172, 174, 175, 181–187, 192, 193, 196, 197, 205–208, 211–213, 223, 224
Lydekker, 95
Lyell, 86, 88

Manouvrier, 93, 99, 102
Mayr, 36, 140, 146, 147, 151–153, 161, 183
McHenry, 175, 183, 185, 187–189, 215, 221
Monboddo, 45, 60
Montaigne, 26, 27, 31, 106
Moore, 193
Morton, 102, 103, 105, 212
Moscati, 45, 48, 51, 52, 60, 61

Napier, 7, 121, 140, 155, 157–159, 162–165, 167, 184, 196

Oakley, 153, 154
Ohman, 175, 205
Oken, 65, 118
Osborn, 125–128, 132
Ovide, 18, 26, 71
Owen, 47, 65–70, 76, 77, 118, 161, 166, 176, 186, 198, 224
Oxnard, 188

Patterson, 188, 219
Pellegrin, 21
Pickford, 5, 6, 203, 204, 209, 210
Pilbeam, 5, 168, 195
Plate, 142
Platnick, 189
Platon, 16, 17, 67, 134, 198
Prévost, 31
Prost, 186, 196, 197, 221
Purchas, 31
Puymerail, 222
Pycraft, 116

Ray, 8, 9, 11, 26, 28, 35, 40, 77, 106, 113, 144, 188, 218
Reynolds, 119, 120, 169
Richerand, 61
Richmond, 160, 210, 213, 217
Robinson, 7, 92, 118, 119, 121, 164, 165
Romanes, 100

- Rose, 49, 188, 191, 192, 221, 224, 226
Rousseau, 30–34, 43, 45, 51
Roux, 222
Ruff, 7, 221–223
Russell, 68, 69, 181

Sarich, 167, 193
Schaeffer, 11
Schultz, 100, 130, 140
Schwalbe, 96
Senut, 5, 6, 175, 178, 180, 191, 203, 204, 209,
210, 214, 215
Sigmon, 169
Simons, 168, 195
Simpson, 140, 142, 143, 145, 146, 148, 150, 151,
161, 174, 175, 211–213
Skelton, 187
Spencer, 28, 115
Stent, 112
Stoczkowski, 9, 10, 18–20, 42, 45, 60
Straus, 34, 130–133, 155, 160, 168, 213
Stringer, 187
Susman, 174, 176, 177, 180, 181, 184, 193–197,
205
Szalay, 189

Tardieu, 7, 179, 220, 221
Theunissen, 8, 28, 45, 60, 84, 88, 90
Tinland, 28–30
Tobias, 112, 115, 140, 149, 155, 157–159, 225
Tulp, 28, 29, 31
Turner, 95, 98
Tuttle, 168, 180, 184, 194, 195, 198, 223
Tyson, 28–31, 40, 42, 48, 49, 88

Vereecke, 227
Vicq-d’Azyr, 66
Virchow, 94
Virey, 69
Vogt, 72, 73, 99
Volkov, 99
Voltaire, 34
Vosmaer, 42, 49

Waddington, 219, 220
Wang, 228
Ward, 172, 177, 217, 219–221
Washburn, 92, 140–142, 144–147, 151, 154, 155,
160, 164, 166, 168, 194, 195, 213
White, 6, 172, 178, 180, 181, 183, 187, 193, 202,
203, 205–214, 217, 223
Wolff, 5, 11, 17, 23, 24, 92, 102, 221, 222
Wolpoff, 147, 182, 183, 210
Wood, 8, 101, 105–108, 112, 115, 116, 122, 134,
144, 156, 183, 185–187, 195, 215–218
Wright, 128, 164

Xénophon, 18

Zihlman, 155, 183, 193, 197, 198
Zuckerandl, 167
Zuckerman, 160