

Mathilde Lequin

LA RÉVOLUTION PALÉOBIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHRO- POLOGIE ?

Mathilde Lequin

LA RÉVOLUTION PALÉOBIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

Sommaire



- 1 – Introduction
- 2 - De la paléontologie à la paléobiologie
- 3 - De la paléontologie humaine à la paléoanthropologie
- 4- Une révolution inachevée : limites empiriques et épistémologiques
- 5 - La paléoanthropologie, entre paléobiologie et anthropologie
- 6 - Conclusion

La paléontologie a connu au cours du XX^e siècle une « révolution paléobiologique » (Sepkoski et Ruse, 2009), en se constituant comme science théorique et intégrée à la biologie de l'évolution. Si l'histoire de la paléoanthropologie reflète un tournant similaire, la révolution paléobiologique reste, à plusieurs égards, inachevée dans cette discipline. Cet article analyse les causes de cet inachèvement, en identifiant des limites empiriques, relatives aux particularités du registre fossile de la paléoanthropologie, mais aussi des limites épistémologiques, rapportées à différentes conceptions de la paléobiologie en jeu dans cette discipline. Nous montrons enfin qu'il est nécessaire de prendre en considération la spécificité anthropologique de la discipline pour apprécier la particularité du tournant paléobiologique dans le champ de l'évolution humaine.

Paleontology underwent a "paleobiological revolution" during the twentieth century (Sepkoski and Ruse, 2009), by becoming a theoretical science and a part of evolutionary biology. Although the history of paleoanthropology reflects a similar change, the paleobiological revolution is still incomplete in this field. This article explains why the change is only partial. We identify empirical limits, pertaining to the distinctive features of the fossil record in paleoanthropology, as well as epistemological limits, linked with several different understandings of what paleobiology means. Finally, we demonstrate that there is a need to consider paleoanthropology as being not only a branch of paleobiology, but also an anthropology. By doing so, it is possible to assess properly the paleobiological change in the field of human evolution.

Mots clés: Évolution humaine ; paléontologie ; paléoanthropologie ; paléobiologie ; équilibres ponctués

Key-words: Human evolution ; paleontology ; paleoanthropology ; paleobiology ; punctuated equilibria

1 – Introduction

L'hypothèse d'une « révolution paléobiologique » de la paléontologie a été avancée par David Sepkoski et Michael Ruse dans l'ouvrage collectif *The Paleobiological Revolution : Essays on the Growth of Modern Paleontology* (2009). Les auteurs caractérisent la paléontologie comme une discipline d'abord descriptive et subordonnée à la géologie, qui s'est ensuite constituée en science théorique et intégrée à la biologie de l'évolution. Ce changement correspond à l'émergence de la paléobiologie au cours du XX^e siècle et constitue une révolution, c'est-à-dire une transformation profonde de la paléontologie (Sepkoski et Ruse 2009, 5), dans sa méthodologie comme dans son ancrage disciplinaire.

Cette révolution paléobiologique a-t-elle également eu lieu en paléoanthropologie ? Cette science s'appuie sur les vestiges fossiles mis au jour depuis le milieu du XIX^e siècle pour retracer l'histoire évolutive de la lignée humaine, également désignée comme le clade des hominés. Ce clade rassemble les taxons fossiles plus proches de l'humain actuel (*Homo sapiens*) que du chimpanzé et du bonobo actuels (*Pan troglodytes* et *Pan paniscus*). À première vue, la transformation de la paléontologie en paléobiologie trouve son écho dans celle de la paléontologie humaine en paléoanthropologie. Alors que la paléontologie humaine consistait dans la description et la comparaison de spécimens fossiles, la paléoanthropologie vise à identifier les mécanismes évolutifs susceptibles d'expliquer les caractères présentés par ces spécimens.

Pourtant, dans cette discipline scientifique, la révolution paléobiologique reste, à plusieurs égards, inachevée. Cet inachèvement s'explique-t-il par des contraintes spécifiques inhérentes à la paléoanthropologie ? Reflète-t-il une résistance de la discipline aux changements théoriques et méthodologiques qui marquent cette révolution ? Nous retraçons d'abord l'histoire de la paléobiologie, pour évaluer ensuite dans quelle mesure l'histoire de la paléoanthropologie se fait l'écho de ces transformations. Après avoir montré que dans cette discipline scientifique, la révolution paléobiologique reste, à plusieurs égards, inachevée, nous analysons les causes de cet inachèvement : la prise en compte du statut spécifique de la paléoanthropologie dans les sciences naturelles permet d'identifier des limites empiriques et épistémologiques, mais aussi des limites relatives à l'ancrage anthropologique de la discipline.

2 – De la paléontologie à la paléobiologie

Commençons par retracer à grands traits l'histoire de la paléobiologie pour évaluer dans quelle mesure celle de la paléoanthropologie lui fait écho. Selon Sepkoski (2009, 19), le terme de paléobiologie apparaît dès 1893 sous la plume du géologue britannique Sidney Savory Buckman. Dans le sillage de la « paléontologie éthologique » de Louis Dollo (1910), qui se définit comme l'étude des caractères adaptatifs en rapport avec l'environnement, une première paléobiologie se constitue sous l'égide du paléontologue autrichien Othenio Abel. Dans la *Paléobiologie des Vertébrés* (1912),

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

cette science nouvelle est présentée comme la branche des sciences naturelles visant à connaître les adaptations et les modes de vie des organismes fossiles ainsi que leurs relations phylogénétiques (Kutschera 2007, 172). En 1928, Abel fonde le journal *Palaeobiologica*, en hommage aux idées de Dollo (Gould 1970). La paléobiologie d'Abel, qui accorde la priorité aux caractéristiques fonctionnelles des organismes du passé, est en effet influencée par la loi d'irréversibilité de l'évolution théorisée par Dollo (Rieppel 2013). Cette loi établit que le changement comportemental précède et détermine l'évolution de la structure anatomique, qui est irréversible.

En dépit du néo-lamarckisme qui marque cette première paléobiologie (comme en témoigne la conception orthogénétique de l'évolution des chevaux soutenue par Abel : Sepkoski 2009, 19), cet effort d'intégration de la paléontologie à la biologie constitue pour George Gaylord Simpson une source majeure. Le paléontologue américain entend appréhender les spécimens fossiles « non pas comme des morceaux d'os cassé, mais en tant qu'êtres de chair et de sang » (Simpson 1926, 228 ; Sepkoski 2009, 20). La publication de *Tempo and Mode in Evolution* (Simpson 1944) marque l'émergence d'une paléontologie intégrée à la biologie de l'évolution, dans le cadre de la synthèse évolutionnaire moderne. Cette deuxième paléobiologie se caractérise par le rapport d'analogie qu'elle établit avec la biologie des populations : les changements observés au niveau microévolutionnaire permettent d'expliquer les changements reflétés par le registre fossile au niveau macroévolutionnaire. Si l'explication génétique du changement dans les populations actuelles permet d'éclairer les mécanismes évolutionnaires du passé, l'objet fossile donne toutefois accès, selon Simpson, à des informations qu'aucune autre donnée ne peut remplacer. Toutefois, dans l'édition révisée de *Tempo and Mode in Evolution* publiée en 1953 sous le titre *The Major Features of Evolution*, l'autonomie théorique de la paléontologie est fortement diminuée (Sepkoski et Ruse 2009, 4).

La paléobiologie néo-darwinienne développée par Simpson se caractérise enfin par l'adoption d'une méthode quantitative d'analyse des données fossiles (Simpson 1939, 1944 ; Sepkoski 2009, 25), en rupture avec la méthode descriptive caractérisant jusqu'alors la paléontologie. Ainsi, la représentation mathématique du taux de croissance des populations, issue de la démographie statistique, constitue pour la paléontologie un nouvel outil qui, employé sur de vastes échelles de temps, permet de mesurer et de comparer le taux de survie de différents taxons fossiles (Simpson 1944, 24-26 ; Sepkoski 2009, 25).

La révolution paléobiologique identifiée par Sepkoski et Ruse (2009) se produit dans les années 1970, avec la parution de l'ouvrage collectif *Models in Paleobiology* (Schopf 1972), dans lequel Niles Eldredge et Stephen J. Gould exposent leur théorie des équilibres ponctués, puis de la revue *Paleobiology* à partir de 1975. Cette troisième paléobiologie procède à une vaste critique de la synthèse évolutionnaire moderne, dont plusieurs hypothèses majeures sont présentées comme des dogmes imposés à la paléontologie. D'une part, l'hypothèse du gradualisme phylétique, selon laquelle les nouvelles espèces sont issues de la transformation lente, continue et graduelle

de populations entières, est la cible de l'article de 1972, intitulé « *Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism* ». À travers le concept de stase évolutionnaire, Eldredge et Gould (1972, 95) défendent l'hypothèse d'une évolution discontinue, marquée par l'alternance de longues périodes sans changement et d'événements rapides et épisodiques de spéciation. Dans ce cadre, la discontinuité du registre fossile, jusqu'alors attribuée aux lacunes des données paléontologiques, peut être désormais expliquée par la discontinuité de l'évolution biologique (Eldredge et Gould 1972, 96)¹.

D'autre part, l'hypothèse selon laquelle la microévolution peut expliquer à elle seule la macroévolution est mise en question. Selon Eldredge et Gould (1972, 97), les mécanismes génétiques du changement observés au niveau des populations ne suffisent pas à expliquer le processus de la spéciation, qui implique l'écologie et la géographie. Les deux auteurs privilégient ainsi le concept de spéciation allopatrique, pour désigner l'émergence de nouvelles espèces à partir de populations de petite taille, isolées à la périphérie géographique de l'espèce parente (1972, 94). Cette critique de l'extrapolation du niveau microévolutionnaire au niveau macroévolutionnaire s'inscrit dans celle de l'uniformitarisme néo-darwinien, qui tient les mécanismes présents pour identiques à ceux du passé : cette critique a été conduite notamment par le paléontologue Norman Newell, dont Sepkoski (2009 35) rappelle le rôle dans la formation intellectuelle de Gould.

La révolution qui s'accomplit dans les années 1970 se traduit enfin par la proclamation de l'indépendance théorique de la paléobiologie à l'égard de la biologie de l'évolution. Le « continuationnisme » entre microévolution et macroévolution soutenu par Simpson a joué un rôle historique important, reconnaissent Gould et Eldredge (1977, 145), puisqu'il a permis d'ancrer la paléontologie dans la biologie de l'évolution. Pourtant, selon ces deux auteurs, l'étude de vastes clades sur le temps long requiert désormais un appareil théorique qui ne peut être fourni par l'étude des organismes vivants actuels. Cette nouvelle paléobiologie entend donc rompre avec la passivité de la paléontologie face à la biologie, dont elle s'est longtemps contentée d'appliquer les hypothèses à un niveau macroévolutionnaire (Gould 1980, 102). Cette paléobiologie entend également mettre fin à la subordination de la paléontologie à la biologie, dont elle était jusqu'alors tenue de vérifier, par les données fossiles, les hypothèses sur les organismes actuels (Gould et Eldredge 1977, 148-149).

Au terme de cette analyse historique, la paléobiologie peut être définie par trois caractéristiques générales. Elle est une biologie des organismes du passé, qui associe à la paléontologie la génétique et l'écologie. Il s'agit d'une science théorique, dont l'objectif est d'expliquer les processus d'évolution reflétés par le registre fossile. Enfin, cette science utilise une méthode quantitative d'analyse des données fossiles, avec des outils tels que les statistiques multivariées (permettant d'étudier la distribution conjointe de plusieurs variables et d'analyser, par exemple, la variation intraspécifique dans un taxon fossile) et les modèles mathématiques (permettant par

1 - Précisons toutefois que Simpson (1944) prend en considération la discontinuité de l'évolution biologique, en accordant une place importante aux phénomènes d'évolution rapide, à travers la notion d'évolution quantum (Gould 1995, 134 ; Sepkoski 2009, 25).

exemple d'étudier la structure de communautés rassemblant diverses espèces dans un même contexte écologique).

Cette analyse indique d'autre part que l'émergence de la paléobiologie s'inscrit dans une histoire relativement longue : la révolution paléobiologique résulte d'une transformation de la paléontologie amorcée depuis plusieurs décennies, qui implique la coalescence d'innovations théoriques, méthodologiques et techniques (Ruse 2009, 522). Ainsi, la révolution des années 1970 correspond, selon Sepkoski (2009, 35), à l'entrée de la paléobiologie dans une « phase de prosélytisme » marquée par une présence institutionnelle et une innovation théorique accrues. Les auteurs de *The Paleobiological Revolution* soulignent par conséquent la continuité de l'histoire de la paléobiologie, la notion de révolution traduisant ici l'intensité du changement plutôt que sa rapidité. Pourtant, les trois formes de paléobiologie (néo-lamarckienne, néo-darwinienne et ponctuationniste) distinguées dans ce parcours historique ne constituent pas des âges successifs d'une même entité se transformant graduellement ; elles correspondent au contraire à des conceptions distinctes et conflictuelles de la paléobiologie.

3 – De la paléontologie humaine à la paléoanthropologie

Cette transformation d'une paléontologie descriptive en une paléobiologie théorique s'est-elle également produite dans la paléoanthropologie ? En première analyse, la paléontologie humaine semble avoir suivi un mouvement similaire. D'une science principalement descriptive, elle est devenue une paléoanthropologie intégrée à la biologie de l'évolution, dont l'objectif est d'expliquer les processus évolutifs reflétés par les spécimens fossiles et de retracer l'histoire évolutive de la lignée ayant donné naissance à l'espèce humaine actuelle *Homo sapiens*. La paléoanthropologie actuelle mobilise en outre de nombreuses techniques, qui permettent d'acquérir davantage d'informations sur les spécimens fossiles ou encore de reconstituer des totalités fonctionnelles qui sont, à la différence des entités anatomiques, non fossilisables. Ainsi, grâce à la technique d'imagerie médicale de la tomographie informatisée, il est possible de visualiser la morphologie interne de l'os fossile et d'inférer les charges biomécaniques exercées sur le squelette, en lien avec le comportement locomoteur pratiqué (voir par exemple Puymeraïl 2013). La modélisation et la simulation informatiques du mouvement permettent de tester des hypothèses sur le mode de locomotion, potentiellement sans équivalent actuel, d'homininés qui ont vécu il y a plusieurs millions d'années (voir par exemple Crompton et al. 1998).

Une vue cavalière de l'histoire de la paléoanthropologie permet d'y retrouver les différentes conceptions de la paléobiologie précédemment distinguées. Le néo-lamarckisme caractéristique de la paléobiologie d'Abel est largement présent dans la paléontologie humaine de la première moitié du XX^e siècle (Bowler 1986 ; pour une interprétation différente, voir Delisle 2007). Ainsi, la conception orthogénétique de l'évolution humaine fondée sur l'accroissement de la taille du cerveau a conduit à exclure

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

de notre ancestralité l'espèce *Australopithecus africanus*, décrite en 1925 comme bipède à petit cerveau (voir Gregory 1949, pour une synthèse des débats de cette période sur les Australopithèques). La loi d'irréversibilité de l'évolution a également été largement mobilisée pour réfuter certaines hypothèses concernant les changements anatomiques et fonctionnels qui ont marqué l'évolution humaine. Ainsi, selon le paléontologue Henry Fairfield Osborn, qui fut l'élève de Cope, les premiers représentants de la lignée humaine n'ont jamais vécu dans les arbres : une anatomie spécialisée dans l'arboricolisme, avec la possession d'un pied préhensile, n'aurait jamais permis l'acquisition ultérieure d'une anatomie adaptée à la bipédie (Osborn 1930). A « l'hypothèse de l'homme-singe » (*ape-man hypothesis*), défendue notamment par Darwin, Osborn oppose la « théorie de l'homme originel » (*dawn-man theory*).

Le tournant paléobiologique porté par la synthèse évolutionnaire trouve également son écho dans la refondation théorique de la paléoanthropologie moderne, sous l'égide de Mayr, Simpson et Dobzhansky, qui participent tous trois au congrès sur « l'origine et l'évolution de l'homme » (*Origin and Evolution of Man*) organisé en 1950 aux États-Unis. Deux textes majeurs pour la discipline témoignent de cette transformation. La « nouvelle anthropologie physique » de Sherwood Washburn (1951) se présente comme un programme théorique rendu possible par l'explication du changement génétique des populations. Jusqu'alors, « il n'y a eu presque aucun développement de la théorie en anthropologie physique » (Washburn 1951, 298), restée une science descriptive et classificatoire. Au contraire, la nouvelle anthropologie promet un « changement de point de vue » (*ibid.*) : au lieu de considérer seulement les résultats de l'évolution, elle vise à « comprendre le processus d'évolution des primates et de variation humaine grâce aux techniques disponibles les plus efficaces » (*ibid.*).

La notion de « patron comportemental total » (*total behavioural pattern*) reflète elle aussi une approche novatrice des données paléontologiques, exposée par le primatologue John Napier (1964, 674) dans un article consacré à l'évolution locomotrice des Australopithèques sud-africains. Napier propose une méthode d'analyse nouvelle reposant sur une série d'inductions. La description des caractères morphologiques isolés présentés par les vestiges fossiles sert désormais de point de départ à l'identification de « complexes fonctionnels » (par exemple celui du pelvis ou du membre supérieur), puis d'un « patron fonctionnel total » (en l'occurrence, une bipédie similaire à celle des humains actuels, distinguée d'une bipédie ressemblant à celle que pratiquent occasionnellement les grands singes actuels). Enfin, le « patron comportemental total », c'est-à-dire le type de vie lié à l'environnement, est mis en relation avec le statut écologique de l'espèce étudiée. Dans le groupe des Australopithèques, Napier identifie ainsi une morphologie « gracile » et une morphologie « robuste », correspondant à deux comportements locomoteurs distincts : cette différence anatomique et fonctionnelle est expliquée par la divergence écologique entre un groupe qui reste dans la forêt et l'autre qui rejoint un paysage de prairie ouverte.

C'est enfin la révolution paléobiologique située par Sepkoski et Ruse dans les années 1970 qui a retenti dans la paléanthropologie. D'une part, la théorie des équilibres ponctués s'est d'emblée adressée au champ de l'évolution humaine, présenté comme celui dans lequel le gradualisme phylétique a exercé l'influence la plus forte et la plus durable. La théorie du paléanthropologue Charles Loring Brace est prise comme exemple de l'attachement excessif à une représentation linéaire et graduelle de l'évolution humaine, conçue comme échelle du progrès (Eldredge et Gould 1972, 98 ; Gould et Eldredge 1977, 135). Brace (1967) identifie en effet quatre stades successifs (Australopithèques, Pithécantropes, Néandertaliens, *Homo sapiens*) dans une relation directe d'ancêtre à descendant. Plusieurs découvertes fossiles des années 1970² contribuent pourtant à discréditer le modèle de l'échelle au profit du modèle du buisson (Gould 1997). Ces découvertes remettent en question l'hypothèse d'une lignée unique reliant *Australopithecus africanus*, *Homo erectus* et *Homo sapiens* à travers un accroissement continu de la taille du cerveau ; l'hypothèse d'une spéciation rapide suivie de stase semble au contraire compatible avec ces découvertes (Gould et Eldredge 1977, 135).

D'autre part, plusieurs paléanthropologues ont mis à profit le modèle des équilibres ponctués pour interpréter l'évolution du genre *Homo* (Pilbeam 1975, cité par Gould et Eldredge 1977, 119), ainsi que des espèces *Homo erectus* (Rightmire 1981, 1986) et *Paranthropus boisei* (Wood, Wood et Konigsberg 1994). Enfin, depuis une vingtaine d'années, le terme de « paléobiologie » s'est imposé dans de nombreuses publications au sein de cette communauté scientifique, qu'il s'agisse d'articles de synthèse à visée théorique (Wood 1994 ; Wood et Richmond 2000 ; White 2009), de monographies consacrées à un taxon fossile (Constantino et Wood 2004 ; Reed, Fleagle et Leakey 2013) ou encore d'articles accompagnant la description de spécimens fossiles (White et al. 2009 ; Suwa et al. 2009). Ainsi, loin d'être hermétique aux transformations de la paléontologie, la paléanthropologie semble pleinement participer à la révolution paléobiologique. On note pourtant que le terme de paléobiologie revêt dans la paléanthropologie des sens divers et parfois incompatibles, selon qu'il se rapporte à une approche fonctionnelle, qui accorde la priorité au comportement pratiqué dans un contexte écologique particulier, ou qu'il s'inscrit dans une critique du gradualisme néo-darwinien, à travers le modèle des équilibres ponctués.

4 – Une révolution inachevée : limites empiriques et épistémologiques

Les transformations théoriques et méthodologiques majeures qui marquent l'histoire de la paléanthropologie témoignent du large écho reçu par la paléobiologie dans cette discipline. Pourtant, plusieurs limites indiquent que la révolution paléobiologique reste inachevée.

2 - Il s'agit notamment du crâne KNM-ER 1470, découvert en 1972 sur le site de Koobi Fora au Kenya et daté à 2 millions d'années (Gould 1997, 60), ainsi que des vestiges de *Laetoli* en Tanzanie découverts par Mary Leakey en 1975 et datés à 3,75 millions d'années (Gould 1976, 57) : ces découvertes indiqueraient que *Homo habilis* (espèce à laquelle ces différents spécimens ont été attribués) serait plus ancien que *Australopithecus africanus*, et ne pourrait par conséquent en être le descendant. Gould et Eldredge (1977, 135) s'intéressent d'autre part au crâne KNM-ER 3733, découvert en 1975 au lac Turkana et daté à 1,8 million d'années : attribué à *Homo erectus* (aujourd'hui, *Homo ergaster*), ce crâne a permis de défendre l'existence de plusieurs espèces d'homininés contemporaines en Afrique de l'Est appartenant à *Australopithecus* et *Homo*.

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

Cet inachèvement s'explique d'abord par des limites de fait qui résultent de contraintes empiriques spécifiques à la paléontologie humaine. Ainsi, le caractère lacunaire et fragmentaire du registre fossile est une difficulté inhérente à toute paléontologie. Mais cette contrainte s'exerce a fortiori dans la paléontologie humaine dont le registre fossile est très restreint comparé à celui dont on dispose pour les taxons des Vertébrés et des Invertébrés. Cette restriction constitue un obstacle majeur à l'usage, dans la paléanthropologie, de la théorie des équilibres ponctués, fondée sur de longues séries fossiles de gastéropodes terrestres et d'arthropodes marins (Eldredge et Gould 1972).

Une autre limite de fait tient à l'état de conservation des spécimens fossiles d'homininés, variable selon la partie du corps dont ils sont issus. Ainsi, les os postcrâniens (qui désignent les os situés après le crâne) sont plus rares, plus fragiles et donc moins bien conservés que les vestiges crâniens et dentaires. Pour cette raison notamment, les spécimens postcrâniens ne sont pas pris en compte dans les analyses cladistiques, qui s'appuient exclusivement sur des caractères crâniens et dentaires, présents en plus grand nombre pour chacun des taxons fossiles connus et utilisés pour définir ces derniers (Strait, Grine et Moniz 1997). Pourtant, les vestiges relatifs au squelette locomoteur jouent un rôle prépondérant dans l'élucidation du statut taxinomique et phylogénétique des spécimens fossiles, en particulier lorsqu'ils présentent des indices de bipédie, utilisés comme critère d'appartenance à la lignée humaine.

En quoi cet usage limité de la méthode cladistique en paléanthropologie contribue-t-il à expliquer l'inachèvement de la révolution paléobiologique dans cette discipline ? En effet, la méthode de classification phylogénétique, qui étudie les résultats (ou *patterns*) de l'évolution, n'est pas nécessairement associée au modèle des équilibres ponctués, qui concerne les processus de l'évolution (Delisle 2001, 114). La cladistique a toutefois été introduite dans le champ de l'évolution humaine (Eldredge et Tattersall 1975 ; Delson, Eldredge et Tattersall 1977) dans le cadre d'une critique du gradualisme phylétique (Delisle 2001, 115). Cette méthode fait par conséquent partie d'un « réseau conceptuel » complexe (*ibid.*) qui implique une critique de l'extrapolation des processus microévolutifs aux processus macroévolutifs, mais aussi une conception nouvelle des espèces comme entités spatiotemporelles et non comme segments d'un continuum phylétique. En ce sens, le cadre théorique de la cladistique présente des affinités avec la perspective paléobiologique.

À ces limites de fait, qui constituent des obstacles aux usages possibles du modèle des équilibres ponctués et de la méthode cladistique, s'ajoutent des limites théoriques et conceptuelles : ces limites épistémologiques se manifestent à travers des débats majeurs sur la phylogénie et la classification des hominidés. Ainsi, la théorie des équilibres ponctués, qui a suscité de nombreuses critiques chez les biologistes et les paléontologues (Sepkoski 2009, 36), a également été

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

très controversée dans la paléanthropologie : sa réception polémique a donné lieu à une réhabilitation du gradualisme phylétique comme interprétation la plus parcimonieuse du registre fossile (Cronin et al. 1981 ; Brace 1981 ; Levinton 1982 ; Wolpoff 1986).

La méthode cladistique a elle aussi été âprement critiquée. Selon Brace (1981), dont l'approche gradualiste a été prise pour cible par la théorie des équilibres ponctués, la méthode cladistique implique une discontinuité des formes vivantes, atomisées en une série de caractères isolés. Cette conception discontinuiste ne serait ni originale ni compatible avec l'évolutionnisme darwinien ; elle s'inscrirait dans une longue tradition intellectuelle illustrée par la paléontologie catastrophiste de Cuvier (Brace 1981, 423) et s'enracinerait dans la théorie des formes platonicienne (Brace 1988). Ce paléanthropologue considère en effet qu'en substituant aux formes de vie du passé des entités discontinues et abstraites, la cladistique met en jeu un monde d'essences à partir duquel elle prétend retrouver l'histoire évolutionnaire selon une logique purement déductive.

Dans ce contexte polémique, la contribution du paléanthropologue Tim White (2009) au volume de Sepkoski et Ruse est éloquente : elle reflète le conflit toujours actuel entre la conception de la paléobiologie issue de la synthèse évolutionnaire et celle qui est portée par la théorie des équilibres ponctués. Figure majeure de la paléanthropologie contemporaine, associée à la découverte et à la description de plusieurs espèces fossiles, White plaide en effet pour la restauration du gradualisme phylétique néo-darwinien, à partir d'une double critique. D'une part, la théorie des équilibres ponctués a popularisé une représentation buissonnante de la phylogénie des homininsés, contrairement au principe de parcimonie qui exige de relier les taxons connus de la manière la plus simple et la plus directe. D'autre part, la méthode cladistique a conduit à maximiser artificiellement le nombre de taxons fossiles dans le clade des homininsés (White 2009, 130-131), au nom d'une idéologie de la diversité dont Tattersall est désigné comme le promoteur (*ibid.*, 140). White (*ibid.*, 142) plaide au contraire pour une restriction du nombre de taxons reconnus dans la lignée humaine, en soutenant que la diversité reste modérée dans ce clade. Il convoque ainsi l'argument néo-darwinien de la forte variabilité des homininsés, avancé par Mayr (1950) pour étayer l'hypothèse dite de l'espèce unique (*single species hypothesis*) selon laquelle il n'a jamais existé plus d'une espèce d'homininsés au même moment. L'interprétation des différences morphologiques entre des spécimens fossiles de plus en plus nombreux constitue un point de débat fondamental dans la paléanthropologie contemporaine : à l'hypothèse d'une surévaluation de la diversité des taxons fossiles défendue par White répond celle de sa sous-évaluation, qui serait fondée sur la tendance à interpréter toute différence morphologique comme variation au sein d'une même entité taxinomique (Schwartz 2006, 237).

Le chapitre consacré à la paléanthropologie dans *The Paleobiological Revolution* constitue ainsi un plaidoyer en faveur d'une paléobiologie néo-darwinienne dans ses principes théoriques, dont l'article intitulé « *Ardipithecus*

ramidus et la paléobiologie des premiers homininsés » (White et al., 2009) fournit l'illustration. Dans cet article, qui accompagne la description de nouveaux vestiges postcrâniens datés à 4,4 millions d'années et attribués à l'espèce *Ardipithecus ramidus*, la signification accordée au terme de paléobiologie n'est pas explicitée. On peut toutefois caractériser cette approche paléobiologique par la prise en compte, en plus des caractéristiques morphologiques de l'espèce, de la niche écologique qu'elle occupe et de sa distribution géographique. Selon White et al. (2009, 85), *Ardipithecus* représente le premier « plateau adaptatif » qui précède dans la lignée humaine l'émergence des genres *Australopithecus* et *Homo*. Le concept de plateau adaptatif, développé par Sewall Wright (1932), a été employé par Mayr (1950, 110) pour désigner un changement anatomique et comportemental majeur, lié à une situation écologique nouvelle, qui permet de définir un taxon. Ainsi, selon Mayr (1950), l'acquisition de la bipédie érigée marque l'émergence d'un nouveau plateau adaptatif qu'il attribue alors à la lignée *Homo* : ce plateau correspond à une augmentation de la pression de sélection et à une accélération du changement évolutionnaire qui conduit à la transformation graduelle des premières espèces du genre *Homo*, jusqu'à l'émergence de l'espèce *Homo sapiens*, par un processus de spéciation phylétique (Delisle 2001, 108).

Le recours au concept de plateau adaptatif dans l'article consacré à *Ardipithecus ramidus* (White et al. 2009) traduit par conséquent l'adhésion à une paléobiologie néo-darwinienne. Pourtant, cette paléobiologie se présente également comme affranchie de l'adaptationnisme : en se référant à Gould et Lewontin (1979), les auteurs critiquent l'approche adaptationniste jusqu'alors adoptée par de nombreuses analyses paléanthropologiques (White et al. 2009, 80). Cette référence permet de définir l'adaptationnisme ici remis en question comme le programme consistant à atomiser l'organisme en une série de traits isolés puis à proposer, pour chacun d'eux, une histoire permettant d'expliquer la production de l'adaptation par la sélection naturelle, laquelle assure une adéquation optimale entre structure et fonction (Gould et Lewontin 1979, 585). Au contraire, White et al. (2009, 80) revendiquent une approche non adaptationniste qui intègre des hypothèses sur les mécanismes génétiques de développement, c'est-à-dire sur les « contraintes développementales » évoquées par Gould et Lewontin (1979, 594).

La description des vestiges postcrâniens attribués à *Ar. ramidus* mobilise ainsi des connaissances issues de la biologie du développement. Dans l'article consacré au pied d'*Ar. ramidus* (Lovejoy et al. 2009), les recherches développementales sur l'insertion des tendons et des ligaments sont convoquées pour expliquer certaines caractéristiques du métatarse interprétées comme l'indice d'une adaptation à la bipédie érigée. L'adaptation est définie dans ce cadre comme « sélection directe agissant sur des champs morphogénétiques » (*ibid.*, 72e3), c'est-à-dire sur des groupes de cellules impliqués dans le développement de structures morphologiques et en l'occurrence dans la formation des membres. Cet usage de la biologie du développement témoigne d'une paléanthropologie ouverte

sur les recherches les plus récentes et est capable de convoquer des connaissances issues de divers champs disciplinaires pour éclairer les processus reflétés par les spécimens fossiles. Il est cependant légitime de demander dans quelle mesure l'approche développementale est ici instrumentalisée afin d'étayer une hypothèse défendue par les auteurs de l'article bien avant la découverte fossile qui y est exposée. En effet, les connaissances issues de la biologie du développement, convoquées par Lovejoy et al. (2009), permettent d'étayer l'hypothèse d'une base génétique des caractères morphologiques associés à la bipédie : cette hypothèse avait été défendue sur le plan théorique, à partir des connaissances développementales, par Lovejoy, Cohn et White (1999) et auparavant, à partir d'une analyse morphologique et fonctionnelle (Lovejoy, Heiple et Burstein 1973). Pourtant, la nature génétique des changements morphologiques associés à l'évolution de la bipédie constitue un objet de débat majeur : l'hypothèse d'une plasticité développementale est également avancée pour expliquer certaines modifications du squelette locomoteur dans la lignée humaine à travers des facteurs comportementaux (West-Eberhard 2005, 77).

5 – La paléanthropologie, entre paléobiologie et anthropologie

L'analyse des différentes limites rencontrées par la perspective paléobiologique dans le champ de l'évolution humaine témoigne d'une révolution inachevée. Doit-on pour autant conclure que la paléanthropologie serait restée une « Cendrillon des sciences » ? Cette expression, employée par Charles Spearman à propos de la psychologie, a été reprise par Gould (1980, 96) pour mettre en évidence la misère théorique de la paléontologie. Appliquée à la paléanthropologie, une telle désignation semble être particulièrement provocatrice étant donné la richesse empirique, technique, mais aussi théorique de cette science. La discipline bénéficie en effet d'un registre fossile qui s'est considérablement étoffé au cours des dernières décennies, ainsi que de techniques d'analyse nombreuses et variées. Chacune de ses découvertes fossiles suscite en outre une pluralité d'interprétations contrastées et conduit à proposer de nouvelles hypothèses ou à réfuter certaines théories précédemment exposées. Ainsi, en 2001, la découverte au Tchad d'un crâne fossile de 7 millions d'années, attribué à *Sahelanthropus tchadensis* et présenté par son découvreur comme bipède, a conduit à remettre en question la théorie proposée par Yves Coppens (1983) sous le nom de *East Side Story*. Selon cette théorie, la bipédie aurait évolué exclusivement à l'est du rift africain, en donnant naissance à la lignée humaine dans un environnement de savane, sec et peu boisé.

Il est en outre problématique de suggérer un retard de la paléanthropologie sur la paléontologie, comme s'il s'agissait de mesurer le progrès de la discipline à l'aune d'une révolution paléobiologique à laquelle celle-ci devrait se conformer. Une telle représentation ignore en effet la spécificité de la paléanthropologie, qui n'est pas seulement une branche de la paléobiologie, mais constitue une anthropologie à part entière.

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

Cette dimension anthropologique de la paléanthropologie reste méconnue en raison du partage disciplinaire entre l'anthropologie biologique d'une part, qui relève des sciences naturelles, et l'anthropologie sociale et culturelle d'autre part, qui relève des sciences humaines. Pourtant, l'inachèvement de la révolution paléobiologique trouve aussi son explication dans cette spécificité de la paléanthropologie, qui n'a pas seulement pour objet des fragments d'os fossile, mais à travers eux, l'humain dans son évolution et sa variabilité. La reconnaissance de cette dimension anthropologique n'implique aucun anthropocentrisme : il ne s'agit pas de conférer à l'humain un statut d'exception quant au reste des espèces naturelles, mais d'identifier les conséquences épistémologiques de cet ancrage anthropologique.

Le statut particulier conféré à l'objet fossile dans la paléanthropologie est une première caractéristique susceptible d'expliquer l'inachèvement de la révolution paléobiologique dans cette discipline. Comme nous l'avons exposé dans la première partie de l'article, cette révolution se traduit par la transformation de la paléontologie comme science empirique en paléobiologie comme science théorique. Elle s'accompagne d'une prise de distance par rapport au spécimen fossile, dans sa singularité historique et la particularité de ses caractères, pour privilégier au contraire l'élaboration d'hypothèses sur l'histoire évolutionnaire dans laquelle ce spécimen s'inscrit. Une telle transformation exige de s'affranchir de la « norme de l'inductivisme » (Gould 1980, 97) consistant à considérer la découverte de vestiges fossiles comme celle de faits objectifs, purs de toute théorie. Or, il importe ici de distinguer l'objet matériel (fragment d'os, dent, ou encore trace de pas fossilisée dans le sol) de sa constitution en objet scientifique : celle-ci met en jeu des présupposés et des hypothèses a priori qui restent le plus souvent implicites, puisqu'ils surviennent dans une étape du raisonnement scientifique censée précéder la construction théorique. Dans la paléanthropologie, il peut par exemple s'agir de présupposés sur le degré de diversité reconnu dans la lignée humaine, ou bien d'hypothèses a priori sur la manière dont un spécimen se rattache aux fossiles d'homininés précédemment connus (Schwartz 2006, 227). Par conséquent, le spécimen fossile est d'emblée appréhendé par un regard nourri de théorie et déjà engagé dans un processus interprétatif, plus qu'il ne fait l'objet d'une description objective. La paléobiologie, qui appelle la paléontologie à s'affranchir de cet inductivisme, promeut au contraire la méthode hypothético-déductive mise en jeu notamment par l'analyse cladistique : la méthode de classification phylogénétique consiste à formuler des hypothèses sur le sens des transformations de caractères, puis à en tirer des déductions sur les affinités phylogénétiques des spécimens considérés (Darlu et Tassy 2004, 42).

Dans la paléanthropologie, le postulat d'une séparation nette entre donnée empirique et construction théorique est d'autant plus problématique que la portée anthropologique des découvertes fossiles de la discipline est propice à la confusion entre l'objet matériel et la signification qui lui est conférée. L'objet fossile, dès lors qu'il est présenté comme appartenant à la lignée humaine, tend à être appréhendé comme s'il livrait un témoignage objectif sur nos origines biologiques ou comme s'il venait incarner notre ancestralité

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

(incarnation paradoxale s'agissant d'os fossiles, mais permise notamment par la personnification de l'individu fossile qui reçoit un surnom, par exemple « Toumaï » dans le cas de *Sahelanthropus tchadensis*). La signification anthropologique majeure ainsi conférée à ces fragments d'os aboutit à une fétichisation de l'objet fossile, à laquelle contribue la forte médiatisation de ces découvertes.

Pourtant, la découverte fossile ne livre pas un fait brut : elle est de part en part traversée par la théorie, depuis les hypothèses préexistant aux fouilles paléontologiques jusqu'au processus interprétatif qui nourrit la description des spécimens. Il est ainsi remarquable que les équipes de recherche associées aux découvertes fossiles mettent systématiquement en avant les caractères « humains » des spécimens, c'est-à-dire les caractères morphologiques considérés comme similaires à ceux de l'espèce humaine actuelle, par exemple les caractères associés à la bipédie. L'identification de ces caractères « humains » permet non seulement d'établir l'appartenance de ces spécimens à la lignée humaine, mais aussi de leur conférer un statut ancestral privilégié. Ainsi, l'équipe de recherche associée à la description d'*Orrorin tugenensis* a présenté cette espèce comme l'ancêtre de la lignée *Homo*, en contestant le statut ancestral jusqu'alors conféré au genre *Australopithecus* (Pickford et al. 2002).

Une deuxième caractéristique susceptible d'expliquer l'inachèvement de la révolution paléobiologique tient à l'unicité des événements documentés par les spécimens fossiles de la paléanthropologie. Est-il certain qu'il s'agisse là d'une caractéristique spécifique à l'étude de l'évolution humaine ? Quel que soit le type d'organismes qu'elle étudie, la paléontologie est une science historique, qui documente des événements irréversibles et non reproductibles : elle constitue une science « idiographique » (Gould 1980, 113) qui décrit des événements uniques dans l'histoire de l'évolution. La paléanthropologie trouve son caractère distinctif dans le fait que les événements uniques – c'est-à-dire non reproductibles – auxquels elle s'intéresse dans l'histoire de l'évolution humaine concernent des caractéristiques elles-mêmes considérées comme uniques – c'est-à-dire comme exclusivement humaines.

La dimension anthropologique de la discipline prend ici toute son importance. La paléanthropologie identifie en effet dans ses spécimens fossiles les traces d'événements tels que l'acquisition de la bipédie ou la fabrication d'outils. Ces caractéristiques apparaissent comme de possibles critères de définition de l'humain, à différents niveaux taxinomiques : elles sont considérées comme ayant évolué uniquement dans la lignée humaine, mais aussi comme étant des « propres de l'homme », qui contribuent à rendre l'espèce humaine différente des autres. La particularité de la paléanthropologie ne tient donc pas à ce qu'elle prend pour objet des événements quantitativement uniques – comme le fait toute paléontologie – mais des événements qualitativement uniques, incommensurables avec les événements de l'histoire évolutive d'autres lignées.

L'unicité des événements qui marquent l'histoire évolutive humaine contribue à expliquer l'écho

singulier de la paléobiologie dans la paléanthropologie. Considérons, pour illustrer ce point, la réflexion suivante. Si toute paléontologie, en tant que science historique, a nécessairement une dimension idiographique, Gould (1980, 113) soutient que la paléobiologie implique une dimension « nomothétique », c'est-à-dire productrice de lois. L'argument est illustré par un exemple issu de la paléanthropologie :

« La station érigée d'A. [*Australopithecus*] *afarensis* a été atteinte si rapidement après la séparation des hominidés d'avec l'ancêtre commun, essentiellement quadrupède, que nous partageons avec les grands singes (si les données biochimiques sont valides), que des rythmes beaucoup plus rapides que ceux habituellement envisagés doivent être admis, même pour des reconfigurations anatomiques aussi considérables. En bref, tous les événements idiographiques ont des connotations nomothétiques » (Gould, *ibid.*).

Gould prend ici l'exemple d'un événement majeur dans l'histoire de la lignée humaine : la verticalisation du corps, permettant une locomotion bipède, documentée par la découverte en Afrique de l'Est de nombreux vestiges fossiles (dont le squelette surnommé Lucy, âgé de 3,2 millions d'années) attribués à l'espèce *Australopithecus afarensis* décrite en 1978. La verticalisation du corps est présentée comme un événement quantitativement unique, qui n'a pas pu se répéter à l'identique dans l'histoire de la lignée humaine, et qui est pourtant susceptible d'apporter des informations générales sur les modalités et les rythmes de l'évolution. En l'occurrence, la dimension nomothétique concerne l'extrême rapidité de changements évolutifs majeurs : tandis que la date de divergence de la lignée humaine retenue par Gould est de 4 à 5 millions d'années (Sarich et Wilson 1967), la bipédie érigée d'A. *afarensis* pourrait être présente dès 3,7 millions d'années (si l'on prend en considération les vestiges fossiles les plus anciens attribués à cette espèce, c'est-à-dire les traces de pas de Laetoli en Tanzanie).

Depuis la description de l'espèce *A. afarensis* en 1978, de nouvelles découvertes fossiles ont suggéré la présence d'une bipédie deux fois plus ancienne dans la lignée humaine : décrites entre 1994 et 2002, les espèces *Ardipithecus ramidus* (4,4 millions d'années), *Orrorin tugenensis* (6 millions d'années) et *Sahelanthropus tchadensis* (7 millions d'années) ont toutes été présentées par leurs découvreurs comme au moins partiellement bipèdes. En première analyse, ces nouvelles découvertes semblent remettre en question l'argumentation de Gould. On pourrait en effet objecter que ces faits paléontologiques, dans leur dimension idiographique, viennent ici contredire la dimension nomothétique que Gould confère à la station érigée d'A. *afarensis* : ces vestiges témoignent d'une bipédie ancienne, sans doute conjuguée avec un comportement arboricole toujours présent ; ils pourraient par conséquent indiquer que la bipédie d'A. *afarensis* ne résulte pas d'un processus d'évolution rapide, mais au contraire d'une transformation anatomique sur plusieurs millions d'années.

Cependant, le registre fossile actuellement connu paraît être difficilement compatible avec l'hypothèse de l'évolution

graduelle d'une bipédie de plus en plus humaine ; au contraire, l'hypothèse d'une diversité de bipédies fonctionnellement différentes, susceptibles d'avoir coexisté dans la lignée humaine, est désormais envisagée par les paléanthropologues (Harcourt-Smith 2016). Il est en outre remarquable que, dans le cas d'*A. afarensis* comme des espèces plus récemment décrites, la verticalisation du corps soit toujours conçue comme un événement fondateur qui marque l'origine de la lignée humaine. La station droite apparaît ici comme un « propre de l'homme », c'est-à-dire comme la marque d'une humanité qui n'est pas seulement celle de l'espèce *Homo sapiens*, ni du genre *Homo*, mais du groupe des hominins. Par conséquent, ce ne sont pas seulement des critères de définition taxinomique de l'humain qui sont mis en jeu par la paléanthropologie, mais aussi des caractéristiques anthropologiques. Susceptibles de constituer des biais dans l'interprétation des vestiges fossiles d'hominins, celles-ci doivent nécessairement être prises en compte pour évaluer de manière adéquate l'écho de la paléobiologie dans la paléanthropologie. Ainsi, notre analyse de l'exemple emprunté par Gould à la paléanthropologie révèle que l'épistémologie de la paléontologie n'est pas suffisante pour saisir certains problèmes spécifiques de la discipline.

L'histoire de la biologie ne suffit pas davantage à expliquer certaines particularités de la paléanthropologie qui exigent de prendre en compte des considérations anthropologiques. Ainsi, la conception linéaire et graduelle de l'évolution humaine ne peut être exclusivement imputée à l'influence de la synthèse moderne sur la paléanthropologie, mise en évidence par Tattersall (2000) : cet attachement au gradualisme phylétique se fonde sur le présupposé anthropologique de l'unicité de la culture humaine (Foley 2001, 7). Rendue possible par la bipédie et la libération des membres antérieurs, la culture, c'est-à-dire en premier lieu la fabrication d'outils, apparaît comme l'« ingrédient magique » (*ibid.*) qui stoppe dans la lignée humaine le processus de diversification des espèces. La culture est conçue comme une adaptation exclusive de la lignée *Homo* et partagée par tous ses membres : elle est ainsi garante de l'unité et de la continuité de l'humanité biologique. Cet attachement à l'unicité humaine s'enracine dans la philosophie occidentale qui s'est efforcée de déterminer la différence anthropologique séparant l'humain de l'animal. Mais sa persistance dans la paléanthropologie témoigne aussi de l'influence exercée sur la biologie de l'évolution par l'anthropologie culturelle qui s'est employée à mettre en évidence les capacités culturelles uniques de l'humanité (Foley 2001, 7). La dimension anthropologique de certaines problématiques de la discipline, en particulier lorsque celles-ci mettent en jeu la notion d'unicité humaine, doit donc être prise en compte pour expliquer des biais épistémologiques qu'une approche exclusivement fondée sur l'histoire de la biologie ne permet pas d'éclairer.

La possibilité même de produire une explication causale d'événements uniques, marquant l'émergence de caractéristiques considérées comme uniquement humaines, doit également être remise en question dans le cadre de cette analyse. L'élaboration d'explications causales est en

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

effet requise dans le cadre d'une science théorique, et non plus seulement descriptive, telle que la paléobiologie. Or, si les événements qualitativement uniques peuvent faire l'objet d'une narration, articulant une cause et un effet, ils ne peuvent pas recevoir d'explication causale (Cartmill 2002) : l'explication complète d'événements évolutifs fait nécessairement intervenir des lois de l'évolution, tandis que les événements considérés comme qualitativement uniques au cours de l'évolution ne peuvent par définition pas se conformer à des régularités (*ibid.*). Les explications d'événements uniques sont en outre sous-déterminées (Smith et Wood 2016, 6) : de multiples réponses à la question de savoir, par exemple, pourquoi la bipédie a évolué sont plausibles, sans pouvoir être départagées. En effet, pour tester des hypothèses causales portant sur des traits humains caractéristiques, ces traits doivent être commensurables avec ceux qui sont présents dans d'autres espèces (Lang, Sober et Strier 2002, 667-669). L'impossibilité d'expliquer des caractéristiques considérées comme uniquement humaines constitue par conséquent un obstacle majeur à l'achèvement de la révolution paléobiologique en paléanthropologie : cette difficulté est spécifiquement liée à la dimension anthropologique de la discipline, qui requiert une épistémologie adéquate à son statut de science naturelle et humaine.

6 – Conclusion

En questionnant l'existence d'une révolution paléobiologique de la paléanthropologie, nous avons retracé la transformation d'une paléontologie humaine en une paléanthropologie moderne qui s'est emparée des changements théoriques et méthodologiques majeurs de la biologie de l'évolution. Si l'histoire de la paléobiologie trouve son écho dans celle de la paléanthropologie, plusieurs types de limites ont pourtant été mis en évidence. D'une part, des limites empiriques, tenant aux particularités du registre fossile de la paléanthropologie, font obstacle à l'accomplissement dans cette discipline de la révolution paléobiologique, historiquement fondée sur la critique du gradualisme phylétique. D'autre part, des limites épistémologiques sont apparues à travers le conflit toujours actuel entre une paléobiologie néo-darwinienne et une paléobiologie d'inspiration ponctuationniste, qui promet la discontinuité de l'évolution et la diversité des taxons.

Pourtant, ces limites ne sont pas nécessairement des lacunes à l'aune d'un programme théorique auquel la paléanthropologie devrait se conformer. Ces limites tiennent aussi à la dimension anthropologique de la discipline qu'il est nécessaire de prendre en compte pour expliquer l'inachèvement de la révolution paléobiologique. En effet, des problèmes majeurs de l'épistémologie de la paléontologie, tels que l'unicité quantitative de l'objet fossile et des événements évolutifs que celui-ci permet de retracer, se posent d'une manière particulière dans la paléanthropologie : l'unicité qualitative de caractéristiques considérées comme propres à l'humanité s'y trouve de surcroît mise en jeu.

Notre analyse indique ainsi que le changement en paléanthropologie ne peut être attendu seulement de futures découvertes fossiles, ni du progrès des techniques, ni de mises

à jour théoriques empruntées à la biologie de l'évolution. L'accomplissement de la révolution paléobiologique suppose plutôt la pleine reconnaissance de la paléoanthropologie, non seulement comme science empirique fondée sur les découvertes fossiles, mais aussi comme science théorique à part entière. Si ce changement a été amorcé avec le passage d'une paléontologie descriptive à une paléoanthropologie productrice d'hypothèses, il reste à accomplir à travers l'explicitation des présupposés théoriques sous-jacents au processus d'interprétation des spécimens fossiles.

REMERCIEMENTS

Je remercie les deux évaluateurs anonymes pour leurs remarques sur la première version de cet article, ainsi que les organisateurs du 6^e Congrès de la Société de Philosophie des Sciences à Lausanne.

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

RÉFÉRENCES

- ABEL, Othenio. 1912. *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*. Stuttgart: E. Schweizerbart. [Lien](#)
- BRACE, Charles Loring. 1967. *The Stages of Human Evolution*. Englewood Cliffs: Prentice Hall.
- BRACE, Charles Loring. 1981. Tales of the phylogenetic woods: The evolution and significance of evolutionary trees. *American Journal of Physical Anthropology*, 56(4), 411-429. [Lien](#)
- BRACE, Charles Loring. 1988. Punctuationalism, cladistics and the legacy of Medieval neoplatonism. *Human Evolution*, 3(3), 121-139. [Lien](#)
- BOWLER, Peter J. 1986. *Theories of Human Evolution. A Century of Debate, 1844-1944*. Oxford: Blackwell.
- CARTMILL, Matt. 2002. Paleoanthropology: Science or mythological charter? *Journal of anthropological research*, 58(2), 183-201. [Lien](#)
- CONSTANTINO, Paul J. et WOOD, Bernard A. 2004. *Paranthropus paleobiology*. In RUBIO JARA, Susana, BAQUEDANO PEREZ, Enrique (dir.). *Miscelanea en homenaje a Emiliano Aguirre*, Vol. III, *Paleoantropologia*. Madrid : Museo Arqueologico Regional, 136-151.
- COPPENS, Yves. 1983. Les plus anciens fossiles d'*Hominidae*. In CHAGAS, Carlos (dir.). *Recent advances in the evolution of primates (Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia, 50)*. Citta del Vaticano : Pontificiae Academicis, 1-9.
- CROMPTON, Robin Huw, LI Yu, WEIJIE, Wang, GÜNTHER, Michael, SAVAGE, Russell. 1998. The mechanical effectiveness of erect and "bent-hip, bent-knee" bipedal walking in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 35(1), 55-74. [Lien](#)
- CRONIN, John E., BOAZ, Noel T., STRINGER, Chris. B., RAK, Yoel. 1981. Tempo and mode in hominid evolution. *Nature*, 292(5819), 113-122. [Lien](#)
- DARLU, Pierre, TASSY, Pascal. 2004 [1993] (version électronique). *La reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes*. Paris : Masson.
- DELISLE, Richard G. 2001. Adaptationism versus cladism in human evolution studies. In CORBEY, Raymond, ROEBROEKS, Wil (dir.). *Studying Human Origins*. Amsterdam: Amsterdam University Press, 107-121.
- DELISLE, Richard G. 2007. *Debating humankind's place in nature, 1860-2000: the nature of paleoanthropology*. Englewood Cliffs: Prentice Hall. [Lien](#)
- DELSON, Eric, ELDREDGE, Niles, TATTERSALL, Ian. 1977. Reconstruction of hominid phylogeny: a testable framework based on cladistic analysis. *Journal of Human Evolution*, 6(3), 263-278. [Lien](#)
- DOLLO, Louis. 1910. *La paléontologie éthologique*. Bruxelles : Hayez.
- ELDREDGE, Niles, GOULD, Stephen Jay. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In SCHOPF, Thomas (dir.). *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper and Company, 82-115.
- ELDREDGE, Niles, TATTERSALL, Ian. 1975. Evolutionary models, phylogenetic reconstruction, and another look at hominid phylogeny. *Contributions to Primatology*, 5, 218.
- FOLEY, Robert. 2001. In the Shadow of the Modern Synthesis? Alternative Perspectives on the Last Fifty Years of Paleoanthropology. *Evolutionary Anthropology*, 10, 5-14.

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

Lien

GOULD, Stephen Jay. 1970. Dollo on Dollo's Law: Irreversibility and the Status of Evolutionary Laws. *Journal of the History of Biology*, 3 (2), 189-212. [Lien](#)

GOULD, Stephen Jay, ELDREDGE, Niles. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3(02), 115-151. [Lien](#)

GOULD, Stephen Jay & LEWONTIN, Richard C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 205(1161), 581-598. [Lien](#)

GOULD, Stephen Jay. 1980. The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline. *Paleobiology*, 6(01), 96-118. [Lien](#)

GOULD, Stephen Jay. 1995. Tempo and Mode in the Macroevolutionary Reconstruction of Darwinism. In FITCH, Walter, AYALA, Francisco (dir.). *Tempo and mode in evolution: genetics and paleontology 50 years after Simpson*. Washington : National Academies Press, 125-144.

GOULD, Stephen Jay. 1997. Les buissons et les échelles de l'évolution humaine. In *Darwin et les grandes énigmes de la vie*. Paris : Éditions du Seuil.

GREGORY, William King. 1949. The bearing of Australopithecinae upon the problem of man's place in nature. *American Journal of Physical Anthropology*, 7, 485-512. [Lien](#)

HARCOURT-SMITH, William. 2016. Early hominin diversity and the emergence of the genus *Homo*. *Journal of Anthropological Sciences*, 94, 19-27.

KUTSCHERA, Ulrich. 2007. Palaeobiology: the origin and evolution of a scientific discipline. *Trends in ecology & evolution*, 22(4), 172-173. [Lien](#)

LANG, Christopher, SOBER, Elliott, STRIER, Karen. 2002. Are human beings part of the rest of nature? *Biology & Philosophy*, 17, 661-671. [Lien](#)

LEVINTON, Jeffrey S. 1982. Estimating Stasis: Can A Null Hypothesis be too Null? *Paleobiology*, 8(03), 307. [Lien](#)

LOVEJOY C. Owen, HEIPLE, Kingsbury G., BURSTEIN, Albert H. 1973. The gait of *Australopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 38(3), 757-779. [Lien](#)

LOVEJOY C. Owen, COHN Martin J., WHITE, Tim D. 1999. Morphological analysis of the mammalian postcranium: a developmental perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(23), 13247-13252. [Lien](#)

LOVEJOY, C. Owen, LATIMER, Bruce, SUWA, Gen, ASFAW, Berhane, WHITE, Tim D. 2009. Combining prehension and propulsion: the foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326(5949), 72-72e8. [Lien](#)

MAYR, Ernst. 1950. Taxonomic categories in fossil hominids. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 15, 109-118. [Lien](#)

NAPIER, John Russell. 1964. The evolution of bipedal walking in the hominids. *Archives de Biologie de Liège*, 75, 673-708.

OSBORN, Henry Fairfield. 1930. The discovery of Tertiary man. *Nature*, 125, 53-57. [Lien](#)

PICKFORD, Martin, SENUT, Brigitte, GOMMERY, Dominique, TREIL, Jacques. 2002. Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. *Comptes Rendus Palevol*, 1(4), 191-203. [Lien](#)

PILBEAM, David. 1975. Middle Pleistocene Hominids. In BUTZER Karl, ISAAC, Glynn (dir.). *After the Australopithecines*. The Hague: Mouton. 809-856. [Lien](#)

PUYMERAIL, Laurent. 2013. The functionally-related signatures characterizing the endostructural organisation of the femoral shaft in modern humans and chimpanzee. *Comptes Rendus Palevol*, 12(4), 223-231. [Lien](#)

REED, Kaye E., FLEAGLE, John G., LEAKEY, Richard. E. (dir.). 2013. *The paleobiology of Australopithecus*. New York: Springer. [Lien](#)

RIEPPPEL, Olivier. 2013. Othenio Abel (1875–1946): the rise and decline of paleobiology in German paleontology. *Historical Biology*, 25(3), 313-325. [Lien](#)

RIGHTMIRE, G. Philip. 1981. Patterns in the evolution of *Homo erectus*. *Paleobiology*, 241-246. [Lien](#)

RIGHTMIRE, G. Philip. 1986. Stasis in *Homo erectus* defended. *Paleobiology*, 12(03), 324-325. [Lien](#)

RUSE, Michael. 2009. Punctuations and Paradigms: Has Paleobiology Been through a Paradigm Shift? In SEPKOSKI, David, RUSE, Michael (dir.). *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*. Chicago: University of Chicago Press, 518-528. [Lien](#)

SARICH, Vincent M., WILSON, Allan C. 1967. Immunological time scale for hominid evolution. *Science*, 158(3805), 1200-1203. [Lien](#)

SCHOPF, Thomas (dir.). 1972. *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper and Company.

SCHWARTZ, Jeffrey H. 2006. Race and the Odd History of Human Paleontology. *The Anatomical Record (Part B)*, 289B, 225-240. [Lien](#)

SEPKOSKI, David, RUSE, Michael. 2009. *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*. Chicago: University of Chicago Press. [Lien](#)

SEPKOSKI, David, RUSE, Michael. 2009. Introduction: Paleontology at the High Table. In SEPKOSKI, David, RUSE, Michael (dir.). *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*. Chicago: University of Chicago Press, 1-11. [Lien](#)

SEPKOSKI, David. 2009. The Emergence of Paleobiology. In SEPKOSKI, David, RUSE, Michael (dir.). *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*. Chicago: University of Chicago Press, 15-42. [Lien](#)

SIMPSON, George Gaylord. 1926. Mesozoic Mammalia, IV: the Multituberculates as Living Animals. *American Journal of Science*, 11, 228-250. [Lien](#)

SIMPSON, George Gaylord, ROE, Anne. 1939. *Quantitative zoology: Numerical concepts and methods in the study of recent and fossil animals*. New York: McGraw-Hill. [Lien](#)

SIMPSON, George Gaylord. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.

SMITH, Richard, WOOD, Bernard. 2016. The principles and practices of human evolution research. Are we asking questions that can be answered? *Comptes Rendus Palevol*, in press.

STRAIT David S., GRINE, Frederick E., MONIZ, Marc A. 1997. A reappraisal of early hominid phylogeny. *Journal of human evolution*, 32(1), 17-82. [Lien](#)

SUWA Gen, KONO, Reiko T., SIMPSON, Scott W., ASFAW, Berhane, LOVEJOY, C. Owen, WHITE, Tim D. 2009. Paleobiological implications of the *Ardipithecus ramidus* dentition. *Science*, 326(5949), 69-99. [Lien](#)

LA RÉVOLUTION PALÉO-BIOLOGIQUE A-T-ELLE EU LIEU EN PALÉOANTHROPOLOGIE ?

TATTERSALL, Ian. 2000. Paleoanthropology: the last half-century. *Evolutionary Anthropology*, 9(1), 2-16. [Lien](#)

WASHBURN, Sherwood L. 1951. The new physical anthropology. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 13, 7, Series II, 298-304. [Lien](#)

WEST-EBERHARD, Mary-Jane. 2005. Developmental Plasticity and the Origin of Species Differences. In HEY Jody, FITCH Walter, AYALA Francisco (dir.). *Systematics and the Origin of Species: On Ernst Mayr 100th Anniversary*. Washington: National Academies Press. 69-89.

WHITE Tim D. 2009. Ladders, Bushes, Punctuations and Clades: Hominid Paleobiology in the Late Twentieth Century. In SEPKOSKI, David, RUSE, Michael (dir.). *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*. Chicago: Chicago University Press. 122-148. [Lien](#)

WHITE, Tim D., ASFAW, Berhane, BEYENE, Yonas, HAILE-SELASSIE, Yohannes, LOVEJOY, C. Owen, SUWA, Gen, WOLDEGABRIEL, Giday. 2009. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, 326(5949), 64-86. [Lien](#)

WOLPOFF, Milford H. 1986. Stasis in the interpretation of evolution in *Homo erectus*: a reply to Rightmire. *Paleobiology*, 12(03), 325-328. [Lien](#)

WOOD, Bernard A. 1994. Hominid paleobiology: Recent achievements and challenges. In CORRUCINI, Robert, CIOCHON, Russell (dir.). *Integrative paths to the past: paleoanthropological advances in honor of F. Clark Howell*. Englewood Cliffs: Prentice Hall. 147-165.

WOOD, Bernard A., WOOD Christopher, KONIGSBERG,

Lyle. 1994. *Paranthropus boisei*: an example of evolutionary stasis? *American Journal of Physical Anthropology*, 95(2), 117-136. [Lien](#)

WOOD, Bernard A., RICHMOND, Brian G. 2000. Human evolution: taxonomy and paleobiology. *Journal of Anatomy*, 197(01), 19-60. [Lien](#)

WRIGHT, Sewall. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress Genetics*, 1, 356-366.

HISTORIQUE

Article initialement soumis le 30 novembre 2016.

Article révisé soumis le 31 août 2017.

Article accepté le 15 septembre 2017.

SITE WEB DE LA REVUE

sites.uclouvain.be/latosensu/index.php/latosensu/index

ISSN 2295-8029

DOI [HTTP://DX.DOI.ORG/10.20416/LSRSPS.V5I1.5](http://dx.doi.org/10.20416/LSRSPS.V5I1.5)

CONTACT ET COORDONNÉES :

Mathilde Lequin

Université Toulouse Jean Jaurès
 5 allées Antonio Machado
 31058 Toulouse Cedex 9
 France

mathildelequin@gmail.com



SOCIÉTÉ DE PHILOSOPHIE DES SCIENCES (SPS)

École normale supérieure

45, rue d'Ulm

75005 Paris

www.sps-philoscience.org

