



HAL
open science

Comment la connaissance de la diversité posturo-locomotrice des primates a-t-elle transformé la compréhension de celle des hominines ?

Mathilde Lequin, François Marchal

► To cite this version:

Mathilde Lequin, François Marchal. Comment la connaissance de la diversité posturo-locomotrice des primates a-t-elle transformé la compréhension de celle des hominines ?. *Revue de Primatologie*, 2021, 12, 10.4000/primatologie.10214 . halshs-03837919

HAL Id: halshs-03837919

<https://shs.hal.science/halshs-03837919v1>

Submitted on 17 Nov 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Comment la connaissance de la diversité posturo-locomotrice des primates a-t-elle transformé la compréhension de celle des hominines ?

Mathilde Lequin et François Marchal



Édition électronique

URL : <https://journals.openedition.org/primatologie/10214>

DOI : [10.4000/primatologie.10214](https://doi.org/10.4000/primatologie.10214)

ISSN : 2077-3757

Éditeur

Société francophone de primatologie

Référence électronique

Mathilde Lequin et François Marchal, « Comment la connaissance de la diversité posturo-locomotrice des primates a-t-elle transformé la compréhension de celle des hominines ? », *Revue de primatologie* [En ligne], 12 | 2021, mis en ligne le 21 février 2022, consulté le 24 février 2022. URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/10214> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/primatologie.10214>

Ce document a été généré automatiquement le 24 février 2022.



Les contenus de la *Revue de primatologie* sont mis à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

Comment la connaissance de la diversité posturo-locomotrice des primates a-t-elle transformé la compréhension de celle des hominines ?

Mathilde Lequin et François Marchal

NOTE DE L'ÉDITEUR

Ce manuscrit a été reçu le 05/06/2021 et a été accepté après révisions le 07/12/2021. Il est publié en ligne le 22/02/2022 au sein du dossier spécial "Bipédies chez les primates" (Varia 2021).

Une version traduite, en anglais, est disponible en ligne.

A translated version, in english, is available online.

1 Introduction

- 1 La notion de diversité des bipédies chez les hominines (que nous reconnaissons comme l'ensemble des formes plus proches des humains actuels que des chimpanzés et bonobos actuels) s'est imposée dans la période récente comme une problématique majeure de la paléanthropologie, abordée par un nombre croissant de publications. Les auteurs évoquent des « adaptations bipèdes multiples au Pliocène » (Haile-Selassie et al. 2012), « plusieurs formes de bipédie au cours du Plio-Pléistocène » (DeSilva et al. 2013), ou encore « différentes expérimentations avec la bipédie » jusque dans le genre *Homo* (Harcourt-Smith, 2016). La reconnaissance d'une diversité des bipédies s'appuie sur des découvertes fossiles majeures qui ont marqué l'histoire récente de la

paléoanthropologie. D'une part, celles-ci ont conduit à décrire des hominines anciens et interprétés comme déjà bipèdes : *Ardipithecus ramidus*, 4.4 Ma (White et al. 1994, 1995 ; Lovejoy et al. 2009), *Orrorin tugenensis*, 6 Ma (Senut et al. 2001), *Ardipithecus kadabba*, 5.8 Ma (Haile-Selassie, 2001) et *Sahelanthropus tchadensis*, 7 Ma (Brunet et al. 2002). D'autre part, certaines découvertes ont mis en évidence la grande variabilité du squelette locomoteur tout au long de l'évolution des hominines, comme par exemple « Little foot » (StW 573) à Sterkfontein en Afrique du Sud (Clarke, 1998), *Homo floresiensis* sur l'île de Flores en Indonésie (Brown et al. 2004), *Australopithecus sediba* en Afrique du Sud (Berger et al. 2010), le pied de Burtele en Ethiopie (Haile-Selassie, 2012), *Homo naledi*, en Afrique du Sud (Berger et al. 2015), ou *Homo luzonensis*, aux Philippines (Détroit et al. 2019).

- 2 Il est pourtant connu de longue date que les primates non-humains peuvent eux aussi être bipèdes. Humboldt et Bonpland (1811 : 312) notent ainsi, au cours de leur voyage en Amérique du Sud, que « lorsqu'il est irrité, il [*Simia chiropotes*, le saki capucin], se redresse sur ses pieds de derrière ». Cependant, s'il est admis que « de nombreux primates, si ce n'est la plupart d'entre eux, peuvent marcher en bipédie si besoin, [...] aucun primate non-humain n'utilise la locomotion bipède de manière régulière et habituelle », note Hewes (1961 : 688). Les bipédies occasionnelles du chimpanzé (Nissen, 1931 ; Elftman, 1944), du gibbon (Carpenter, 1940 ; Prost, 1967) ou encore du babouin (Jolly, 1970 ; Rose, 1976) ont été depuis longtemps étudiées. Si l'existence de « deux sortes de bipédie chez les primates – la sorte humaine et la sorte "gibbon-chimpanzé" » a pu être alors envisagée (Prost, 1967 : 148), la diversité des manières dont les primates non-humains se tiennent debout ou marchent sur deux pieds, tout en étant spécialisés pour d'autres modes locomoteurs, a depuis été plus précisément explorée. Druelle & Berillon (2014) distinguent d'une part des études comportementales, qui décrivent de façon quantifiée les répertoires posturo-locomoteurs des Catarrhiniens, y compris la part de bipédie au sein de ces répertoires, et d'autre part des études expérimentales qui s'intéressent aux conditions anatomiques et biomécaniques de la bipédie.
- 3 Comment la connaissance de la diversité locomotrice des primates non-humains et de leurs bipédies a-t-elle transformé la conception de la bipédie des hominines ? La bipédie humaine actuelle est en effet bien différente de toutes les bipédies qui composent la diversité des bipédies des primates, comme l'est très probablement aussi la diversité des bipédies des hominines. Mais à cette différence relative à l'objet de la connaissance s'ajoute une différence relative aux modalités de la connaissance : dans un cas cette diversité est observée et étudiée sur des formes vivantes, tandis que dans l'autre, elle ne peut être qu'inférée sur la base d'une grande variété d'anatomies locomotrices qui n'ont aucun équivalent dans celles des primates actuels. En quel sens les primates non-humains sont-ils alors des « modèles » pour la locomotion des hominines ? Quelle est la part respective de la paléontologie et de la primatologie dans l'évolution des conceptions de la bipédie ? Sans nier l'importance cruciale des découvertes fossiles, cet article montre que celles-ci ne sont pas le seul moteur du changement théorique, marqué par l'émergence de nouvelles hypothèses, dans l'histoire de la paléoanthropologie : la primatologie ne se limite pas à l'apport de données expérimentales, car ses méthodologies fournissent des outils conceptuels et analytiques susceptibles d'être mobilisés en paléoanthropologie.
- 4 En retraçant l'histoire du cadre théorique employé pour appréhender la bipédie des hominines en paléoanthropologie, nous mettrons en évidence la contribution de la

primatologie à sa transformation ainsi que la manière dont les débats sur l'origine de la bipédie font écho à des questions majeures de la philosophie de la biologie relatives à l'explication du changement évolutif.

2 L'unicité de la bipédie humaine

2.1 Un « propre de l'homme » ?

- 5 Dès l'Antiquité grecque, avec Platon (2011) et Aristote (2014), la marche sur deux pieds en posture verticale a été interprétée comme une caractéristique propre à l'humain, qui le distingue des autres êtres vivants (Lequin, 2019). Pourtant, cette conception de la bipédie comme « propre de l'homme » s'est toujours nourrie d'un questionnement sur d'autres bipédies, en particulier celles des primates non-humains.
- 6 Si Aristote (2014 : 1455) déclare que « seul parmi les animaux l'homme a la station droite », le philosophe grec distingue la bipédie verticale des humains de la bipédie des oiseaux et relève le statut intermédiaire du singe (le « pithèque », qui désigne le magot) entre l'humain et les quadrupèdes. Classé dans la catégorie des « anthropomorphes » (2014 : 1162), notamment parce qu'il plie ses bras et ses jambes comme le font les humains, le singe « passe la plupart de son temps à quatre pattes plutôt que droit » (2014 : 1163). Dans la poésie latine et la théologie chrétienne, la verticalité humaine devient le symbole de la supériorité humaine et Montaigne, au XVI^e siècle, raille l'anthropocentrisme de ce lieu commun. Pourtant, à partir du XVII^e siècle, l'unicité de la bipédie humaine est mise en question par des écrits relatant l'existence de singes bipèdes se tenant debout sur leurs deux pieds et d'humains quadrupèdes, allant à quatre pattes comme des bêtes. Il s'agit respectivement de ce que l'on désigne alors comme « l'orang-outan » ou *Homo sylvestris*, signifiant l'homme de la forêt (Spencer, 1995), comme les chimpanzés décrits par Tulp en 1641 puis Tyson en 1699, et de l'homme sauvage ou *Homo ferus* (Tinland, 1968).
- 7 L'histoire naturelle du XVIII^e siècle se fait l'écho de cette mise en question de la bipédie comme propre de l'homme. En plaçant le genre *Homo* dans l'ordre des Primates, Linné (1758) y intègre des singes anthropomorphes capables de marcher debout (*Homo troglodytes*, l'orang-outan), puis *Homo lar*, le gibbon (1771). Pourtant la bipédie n'est pas un critère d'appartenance au genre *Homo*, puisque Linné décrit *Homo ferus*, une variété sauvage d'*Homo sapiens*, comme « marchant à quatre pieds, muet, couvert de poils » (1758 : 20), tandis que l'espèce *Simia satyrus*, correspondant au chimpanzé, a un corps « bipède, droit » (1766 : 34). Dans la « Nomenclature des singes », qui rassemble sous la catégorie de singe le « pithèque » des Anciens, le gibbon, le « Pongo » (c'est-à-dire l'orang-outan et le gorille), ainsi que le « Jocko » (c'est-à-dire le chimpanzé), Buffon (1766 : 53) reconnaît que le singe « marche debout sur ses deux pieds », tout en jugeant cette ressemblance anatomique insignifiante au regard de la différence métaphysique qui les sépare.
- 8 Le rétablissement d'une séparation anatomique et taxinomique entre primates humains et non-humains sera l'enjeu de la distinction entre bimanés et quadrumanes. Blumenbach (1791 : 60) place ainsi dans l'ordre des Bimanés le genre *Homo*, défini comme « animal rationnel, parlant, érigé, bimané ». Par son anatomie comparée, Cuvier (1798 : 76) entend démontrer que « l'homme est destiné à marcher debout », tandis que Lamarck (1809) avance l'hypothèse d'une transformation des singes quadrumanes les

plus perfectionnés (le naturaliste fait alors référence à « l'orang d'Angola », c'est-à-dire au chimpanzé) en humains bipèdes et bimanés. Quant à Darwin, il remarque que « les singes anthropomorphes [gorille, chimpanzé, orang-outan, gibbon] sont en ce moment même dans une condition intermédiaire » entre quadrupédie et bipédie (ainsi le gorille se déplace en prenant appui sur ses mains repliées), bien qu'ils « s'approchent plus dans leur structure du type bipède que du type quadrupède ». Il convient toutefois de reconnaître que « l'homme seul est devenu un bipède » (2013 : 168-170).

- 9 L'unicité de la bipédie humaine actuelle s'inscrit alors dans la problématique évolutionniste, faisant surgir de nouvelles questions : que signifie devenir bipède ? Comment penser l'origine de la bipédie dans une perspective évolutionniste ? L'origine est en effet une notion ambiguë, jusque dans le cadre darwinien (Hoquet, 2009 : 240-241) : retracer l'origine de la bipédie, c'est soit la relativiser, en la faisant résulter d'une histoire contingente, soit l'absolutiser, en la consacrant comme élément premier. Nous verrons comment la paléanthropologie s'est confrontée à cette ambiguïté et quelles sont les ressources de la primatologie pour aborder ces questions.

2.2 Le critère de la bipédie dans la paléanthropologie

- 10 Instituée au cours d'une longue tradition comme « propre de l'homme » dans la philosophie, l'histoire naturelle et l'anatomie comparée, la bipédie devient en paléanthropologie un critère d'appartenance à la lignée humaine. Elle y devient aussi un objet de connaissance indirecte : ne pouvant être observée, elle ne peut être qu'inférée à partir de traces fossiles. Dans un cadre théorique marqué par la quête du chaînon manquant, l'humanité de l'homme-singe tient à sa bipédie, comme l'indique la description de *Pithecanthropus erectus* (Dubois, 1894). Toutefois, il existe une forte rivalité entre le critère locomoteur de la bipédie et le critère cérébral de l'encéphalisation, comme l'illustre la concurrence entre *Eoanthropus dawsoni*, « l'homme de Piltdown », incarnant l'ancêtre européen au gros cerveau, et *Australopithecus africanus*, le « singe-homme » d'Afrique du Sud, que Dart décrit en 1925 comme bipède à petit cerveau.
- 11 Au milieu du XXe siècle, le cadre théorique néo-darwinien consacre l'hypothèse selon laquelle la bipédie est propre à la lignée humaine et constitue un événement adaptatif marquant son origine (Mayr, 1950 ; Washburn, 1950). Ce cadre théorique reconnaît l'unicité de la bipédie des hominines, comme ayant évolué uniquement dans cette lignée, à partir d'un événement adaptatif qui en marque l'origine et à travers une série de formes bipèdes de plus en plus humaines. La bipédie devient alors une des caractéristiques de la famille Hominidae, dans la redéfinition qu'en donne Le Gros Clark (1955), qui regroupe dans cette catégorie l'ensemble des formes plus proches des humains actuels que des chimpanzés et bonobos actuels : dans l'interprétation des fossiles, elle peut donc être employée comme critère d'appartenance à la lignée humaine. Le cadre interprétatif issu de cette construction théorique repose sur l'équivalence entre les caractères « humains » (*human-like*), les caractères associés à la bipédie terrestre et l'appartenance à la lignée des hominines, par opposition aux caractères « simiens » (*ape-like*), associés à un comportement arboricole. Ce cadre dichotomique suppose une équivalence entre morphologie, fonction et phylogénie, et il alimente un raisonnement circulaire conduisant de la définition de la lignée humaine

comme bipède à l'interprétation de toute bipédie comme étant nécessairement humaine (Lequin, 2019).

- 12 La diversité posturo-locomotrice des hominines a-t-elle pu être discutée dans ce cadre théorique ? Les premiers membres de la lignée des hominines connus à cette époque, les Australopithèques, sont décrits comme des bipèdes à petits cerveaux (Washburn, 1967), sans que leur bipédie ne permette la marche à grand pas (*striding gait*), caractéristique de l'humain moderne et mise en évidence dans la description du pied de *Homo habilis* (Day and Napier, 1964). Dans les années 1970, certains paléanthropologues s'attachent au contraire à démontrer que la bipédie de *Australopithecus* est semblable à celle de *Homo erectus* ou *Homo sapiens* (Lovejoy, 1973, 1978 ; White, 1980).
- 13 Pourtant, l'existence d'une diversité morphologique et potentiellement locomotrice est débattue depuis les années 1960. Napier (1964 : 694-696) différencie le « patron fonctionnel total » d'*Australopithecus*, associé à la « marche à grands pas » et celui de *Paranthropus*, associé à une « marche à pas courts, roulante et traînante, physiologiquement inefficace ». En distinguant l'équilibre en posture verticale (*capacity for balance*) et la marche à grands pas (*capacity for striding*), Robinson (1972) approfondit cette différenciation entre les Australopithèques graciles et robustes d'Afrique du Sud. Les découvertes fossiles en Afrique de l'Est dans les années 1970 alimentent des réflexions nouvelles sur la diversité locomotrice entre les Australopithèques et les membres du genre *Homo* (Wood, 1978). L'hypothèse d'une pluralité d'expérimentations de la bipédie dans la lignée humaine est avancée par Zihlman (1978 : 373), qui regrette que « les termes n'existent pas pour différencier des styles de bipédie légèrement différents avec des effets biomécaniques très différents ». La diversité morphologique des spécimens rassemblés dans l'espèce *A. afarensis* donne lieu à l'hypothèse d'une différence locomotrice entre un comportement partiellement arboricole et l'autre exclusivement bipède (Senut, 1978, 1981). Cette différence a pu être expliquée par l'existence de deux lignées distinctes (Tardieu 1983 ; Senut, 1983), ou encore par l'existence d'un dimorphisme sexuel tel qu'il correspondrait à des comportements locomoteurs différents entre des mâles plus terrestres et des femelles plus arboricoles (Stern & Susman, 1983). Le débat sur la diversité posturo-locomotrice des hominines a donc émergé il y a plusieurs décennies (Coppens & Senut, 1991). D'abord contraint par l'hyperfocalisation sur *Australopithecus afarensis*, qui fournissait alors le premier squelette partiel d'hominine aussi bien conservé, et par le relatif isolement de l'Afrique du Sud dans le contexte de l'apartheid, ce débat a véritablement éclos en étant relancé par des découvertes fossiles en paléanthropologie mais aussi par des études comportementales et expérimentales en primatologie.

3 Les apports théoriques de la primatologie

- 14 Les études comportementales et expérimentales sur la locomotion des primates non-humains (voir la revue dressée par Druelle et Berillon, 2014) ne permettent pas seulement l'apport de données anatomiques et biomécaniques inaccessibles s'agissant des hominines fossiles. Cet apport est également théorique : nous analysons dans cette section la façon dont différentes notions et méthodes issues de la primatologie ont permis d'infléchir le cadre théorique utilisé dans l'interprétation de la bipédie des

hominines et de décloisonner l'approche de l'évolution locomotrice en paléanthropologie.

3.1 Interroger le concept de bipédie pour mieux le définir

- 15 Les travaux sur la diversité posturale et locomotrice des primates non-humains ont permis de mieux connaître la diversité des bipédies qu'ils pratiquent occasionnellement. Quelles en sont les implications pour la compréhension de la bipédie des hominines ? Le déplacement qui s'opère ne se limite pas à une mise au pluriel des bipédies. Il ne s'agit pas de relativiser la bipédie humaine actuelle en gommant les caractéristiques anatomiques et fonctionnelles qui font sa particularité, mais au contraire de mettre celle-ci en perspective pour faire apparaître des spécificités ou des invariants. Ainsi, l'étude des macaques japonais entraînés à la bipédie indique que le mécanisme de pendule inversé ou l'extension complète des jambes sont caractéristiques de la bipédie humaine (Ishida, 1991 ; Ogihara et al. 2018 ; Blickhan et al. 2021).
- 16 Toutefois, la comparaison entre la bipédie humaine actuelle et les bipédies des primates non-humains (qu'elles soient spontanément pratiquées ou qu'elles résultent d'un entraînement) ne se limite pas au recensement d'une série de différences. Nous donnerons ici l'exemple de deux notions issues de la primatologie qui ont conduit à modifier le cadre conceptuel employé en paléanthropologie pour aborder la bipédie des hominines.
- 17 La première notion est celle de « comportement positionnel », introduite par Prost en 1965. Impliquant les deux aspects distincts de la posture et de la locomotion, cette notion doit permettre d'appréhender « comment et quand un animal établit des relations spatiales particulières entre sa masse corporelle et son environnement physique » (Prost, 1965 : 1202). L'objectif n'est pas alors de produire une classification des modes locomoteurs chez les primates (comme le font Ashton & Oxnard en 1964), mais de proposer une réflexion sur ce qu'est la locomotion et sur la manière de l'analyser. « Les véritables référents des catégories locomotrices ne sont pas "ce qui est là devant nous en train d'être fait par les animaux" mais ce sont les descriptions et les conceptualisations auxquelles se livrent les descripteurs et les conceptualisateurs » (Prost, 1965 : 1200). Il est intéressant pour notre propos de noter que cette réflexion épistémologique sur les catégories analytiques a lieu d'abord en primatologie, à propos des outils disponibles pour décrire l'observable, et plus tard seulement en paléanthropologie. Ce décalage pourrait s'expliquer par la priorité donnée dans cette dernière discipline à l'interprétation fonctionnelle à partir de la description des caractères anatomiques. L'inférence de la fonction à partir de la forme prime sur un questionnement pourtant nécessaire à un double niveau : d'une part, sur les catégories locomotrices employées dans ces inférences fonctionnelles, car cette catégorisation a un impact sur l'interprétation de l'anatomie, et d'autre part, sur la signification phylogénétique des caractères considérés, car la notion d'homologie n'est pas rigoureusement mobilisée dans la réflexion sur la locomotion des hominines. Celle-ci est en effet conduite à partir des fonctionnalités inférées plutôt qu'à partir des caractères eux-mêmes, ce qui est source de confusion (Lequin, 2019).
- 18 Qu'apporte la notion de « comportement positionnel » à l'étude des hominines ? Celle-ci invite d'abord à distinguer soigneusement la posture et la locomotion dans

l'interprétation des vestiges fossiles et dans la réflexion sur l'évolution de la bipédie des hominines. Les travaux de Hunt (1994) sur la bipédie posturale des chimpanzés montrent l'utilité de reconnaître différents types et niveaux d'investissement dans des comportements bipèdes, pour distinguer bipédie posturale et bipédie locomotrice dans l'évolution des hominines. A partir de cette distinction, des questions différentes peuvent en effet être posées : « Est-ce qu'une posture bipède a été le précurseur d'une locomotion bipède, ou l'inverse ? Dans quelle mesure le grimper a-t-il été pré-adaptatif pour la bipédie, et, si c'est le cas, est-ce qu'un registre fossile disparate est capable de faire la distinction entre les comportements ? Est-ce que la bipédie est une adaptation de type « tout ou rien », ou s'agissait-il d'une composante variable dans un répertoire locomoteur ? » (Wood, 1993 : 587). Cette distinction permet également d'élaborer des hypothèses différentes : l'origine de la bipédie posturale pourrait avoir précédé et être causalement déconnectée de la bipédie locomotrice, propose ainsi Stanford (2006), à partir d'une étude sur la bipédie arboricole dans le comportement positionnel des chimpanzés en Ouganda.

- 19 Ainsi, la notion de comportement positionnel contribue à mettre en place une autre vision de la bipédie, qui n'est plus un tout compact, homogène, univoque, mais constitue une catégorie comprenant plusieurs sortes. En ce sens, il n'est guère surprenant que l'emploi d'« une définition exceptionnellement large de la bipédie » (Sayers & Lovejoy, 2008 : 90) soit reprochée à Hunt (1994). Cette définition élargie de la bipédie appelle aussi une réflexion sur les usages du critère de la bipédie et sur les manières de l'identifier. « Comme la bipédie est employée par différents primates de différentes manières, il est difficile d'identifier des adaptations morphologiques précises pour cette large catégorie de locomotion bipède » notent ainsi Saunders et al. (2017 : 11).
- 20 La deuxième notion sur laquelle nous allons nous arrêter est celle de « répertoire locomoteur ». Celle-ci ne vise pas tant à attirer l'attention sur l'ampleur des variations existant dans chaque schéma locomoteur (comme le font Ashton & Oxnard en 1964) que sur la diversité des modes de locomotion alternativement employés, à des fréquences et dans des contextes variés, par une même espèce. Nous avons repéré une première occurrence de cette expression dans le numéro spécial de la revue *American Journal of Physical Anthropology* consacré en 1967 à l'évolution des systèmes locomoteurs chez les primates (à la suite du colloque tenu sur ce thème à l'université de Californie à Davis en 1965). Ripley (1967 : 150) y explique que son étude sur les langurs gris du Sri Lanka vise à « explorer la variabilité d'un répertoire locomoteur pour un groupe social dans une population comme un aspect de l'adaptation à son habitat ». L'expression de « répertoire comportemental » semble se diffuser la même année (Napier, 1967 : 334 ; Washburn, 1967 : 24). Ici encore, voyons comment le fait de raisonner en termes de « répertoire » a pu contribuer à faire évoluer l'approche de la bipédie des hominines. Celle-ci fournit un outil conceptuel pour appréhender la diversité locomotrice et par conséquent pour aborder la bipédie des hominines autrement que comme un mode de locomotion unique, qui serait devenu de plus en plus « humain » au cours du temps. En effet, la notion de répertoire permet de réfléchir à la différenciation diachronique de cette diversité locomotrice, conduisant à appréhender l'évolution de la locomotion des hominines comme une suite de répertoires locomoteurs qui ont différé non pas seulement les uns des autres mais aussi au cours du temps. Par conséquent, ce sont aussi des difficultés nouvelles qui surgissent dans la conceptualisation de cette diversité locomotrice. « Peut-être avons-nous besoin de nous éloigner du concept de

« type » locomoteur », utilisé comme simple outil nomenclatural, mais qui ne permet pas bien de rendre compte du continuum », remarque ainsi Kinzey (1967 : 117) dans sa préface au numéro spécial sur l'évolution locomotrice des primates. La difficulté consiste à concilier le besoin d'outils analytiques permettant la description précise d'une réalité biologique, et la continuité des activités locomotrices dans l'histoire de vie d'un individu et au cours de l'évolution des espèces. Cette difficulté est inhérente à toute connaissance du vivant, a fortiori en paléanthropologie où cette continuité doit être ressaisie à partir de vestiges fossiles fragmentaires.

3.2 Dépasser une grille d'interprétation dichotomique

- 21 La connaissance de la diversité posturale et locomotrice des primates non-humains a également permis de mettre en question la grille d'interprétation longtemps utilisée en paléanthropologie à travers l'équivalence entre traits « humains » (*human-like*), traits bipèdes et appartenance à la branche des hominines.
- 22 L'étude des bipédies pratiquées par des primates quadrupèdes terrestres a ainsi permis de mettre en évidence la possibilité d'une bipédie sans « traits bipèdes », dès lors que celle-ci peut être pratiquée sans les spécialisations anatomiques habituellement associées à la bipédie. De plus, ces études montrent que les adaptations morphologiques à la quadrupédie n'empêchent pas la bipédie (Druelle et al. 2017 ; Blickhan et al. 2021). L'exemple des macaques japonais entraînés à la bipédie permet d'étudier une capacité à ce mode locomoteur en dépit d'une morphologie qui n'y est pas adaptée (Kondo, 1985 ; Ishida, 1991 ; Ogihara et al. 2018). Ainsi, pratiquer la bipédie ne requiert pas une anatomie bipède spécifique, dédiée à la marche bipède, mais simplement compatible avec ce mode locomoteur (D'Août et al. 2004).
- 23 Les travaux consacrés aux formes posturales et locomotrices de bipédie dans les arbres ont aussi conduit à interroger la dichotomie entre « terrestre » et « arboricole ». En comparaison de primates non-humains relativement terrestres, les primates relativement arboricoles montrent plus de similitudes avec les humains dans leur locomotion bipède (Kimura, 2019). À partir d'une étude sur le grimper vertical quadrupède des chimpanzés, Prost propose dès 1980 une critique de la notion de « traits bipèdes », c'est-à-dire de traits anatomiques qui exprimeraient de manière nécessaire et indubitable une pratique de la bipédie, en pointant au contraire une possible confusion entre les traits associés au grimper vertical arboricole et à la bipédie terrestre. Un certain nombre de traits considérés comme bipèdes chez les Australopithèques pourraient ainsi être des traits associés au grimper vertical. « La prédominance des traits "bipèdes" n'est pas une garantie de "bipédie". Les quelques traits nouveaux suggèrent une réinterprétation des nombreux traits familiers » (Prost, 1980 : 187). On voit ici que l'hypothèse d'une origine arboricole de la bipédie des hominines (Coppens & Senut, 1991 ; Senut, 2003, 2006 ; Pickford, 2006) comme celle d'une orthograde ancestrale (Crompton et al. 2008) exigent une réflexion sur la conception de ce qu'est une nouveauté évolutionnaire, qui sera conduite dans la dernière partie de cet article.
- 24 En outre, l'identification de « traits bipèdes » ne conduit plus nécessairement au statut d'hominine. Cette catégorie doit être révisée pour distinguer notamment les traits qui se rapportent aux adaptations à la bipédie terrestre habituelle de l'humain actuel, et ceux qui se rapportent à des adaptations à l'orthograde (par exemple la limitation des

mouvements de flexion latérale au niveau des vertèbres lombaires) mises en évidence chez des hominoïdes comme *Hispanopithecus laietanus* (10 Ma) ou encore *Ugandapithecus major* (21 Ma) (Thorpe et al. 2007 : 1330). Les débats sur le répertoire positionnel d'*Oreopithecus* (8 Ma) et de *Danuvius* (11 Ma) ont vu s'opposer d'une part l'hypothèse d'adaptations bipèdes préfigurant la bipédie des hominines (Hürzeler, 1958 ; Köhler et Moyà-Solà, 1997 ; Böhme et al. 2019) et d'autre part l'hypothèse de comportements bipèdes en l'absence de traits associés à la bipédie habituelle ou obligatoire des hominines (Hammond et al. 2020) ou celle d'un répertoire positionnel incluant l'orthograde et la suspension, sans possibilité d'identifier une bipédie ancestrale (Williams et al. 2020). Selon Hammond et al. (2020), la bipédie d'*Oreopithecus* a été appréhendée à partir de la bipédie des hominines, dans l'objectif d'en retracer les origines. Pourtant, parce qu'il est dépourvu des traits spécialisés présents chez les grands singes actuels, cet hominoïde pourrait fournir un modèle alternatif pour comprendre l'évolution de la bipédie des hominines, comme le suggérait Harrison dès 1991. Toutefois, la question reste débattue de savoir dans quelle mesure les adaptations locomotrices d'*Oreopithecus* sont liées à son insularité – et par conséquent dans quelle mesure ce dernier constitue un modèle pertinent pour des hominines ayant évolué dans des environnements différents.

- 25 Ainsi, il n'y a pas de dichotomie stricte entre bipédie et absence de bipédie, entre locomotion terrestre et arboricole, pas plus qu'il n'y a d'inférence nécessaire entre traits anatomiques spécialisés dans la bipédie, pratique de la bipédie et statut d'hominine (Lequin, 2019). Cette mise en question du cadre interprétatif longtemps employé en paléanthropologie indique l'intérêt de raisonner en termes de morphologie de « compromis » (Rose, 1991 ; Saunders et al. 2017, 5) pour aborder les hominines au lieu de raisonner en termes d'engagement exclusif dans la bipédie. Comme le remarque Stanford (2006 : 230), la morphologie des chimpanzés actuels présente peu d'adaptations à une locomotion terrestre intensive, pourtant ils parcourent de longues distances au sol ; « en d'autres termes, les chimpanzés font en quadrupédie exactement ce que de nombreux paléanthropologues pensent que les australopithèques étaient adaptés à faire en bipédie. Compte tenu de l'incidence occasionnelle de la bipédie chez les chimpanzés et de leur terrestrialité étendue, nous ne devrions pas sous-estimer le degré de plasticité comportementale, et d'arboricolisme, susceptible d'avoir eu lieu chez les premiers hominidés ».
- 26 L'apport théorique des études sur la diversité posturale et locomotrice des primates réside également dans l'exploration de la relation complexe entre forme et fonction. Tandis que la paléanthropologie se trouve confrontée à la difficulté majeure d'interpréter une anatomie sans comportement associé, puisque « les fossiles ne peuvent pas eux-mêmes marcher » (Kimura, 2019 : 1), la primatologie permet la connaissance des traits locomoteurs chez les espèces vivantes : elle propose une approche complémentaire, centrée sur la fonction et le comportement, avec en outre la possibilité d'une approche expérimentale, donnant accès à ce qui est absent ou impossible en paléanthropologie, à partir de la seule étude de la morphologie externe des os. En effet, « l'évaluation des comportements locomoteurs et positionnels à partir d'os isolés est difficile en raison des contraintes évolutives agissant sur la morphologie et du fait que la forme des os reflète à la fois la mobilité et la stabilité » (Macho et al. 2011 : 293).

- 27 En donnant des exemples de relations forme – fonction dans des contextes comportementaux et écologiques variés, la primatologie contribue à renouveler le cadre théorique utilisé pour la locomotion des hominines. Dans le prolongement de la démarche morpho-fonctionnelle développée notamment par Tardieu (1979, 1983), les approches expérimentalement validées qui établissent un lien entre la capacité locomotrice et l'anatomie postcrânienne autorisent aussi un changement dans la manière d'aborder le problème de la bipédie des hominines. Alors que la reconstruction du comportement locomoteur pour les taxons éteints utilise traditionnellement une approche fondée sur les fossiles, « qui commence par une description détaillée de la morphologie préservée et qui déduit sa fonction à partir de principes premiers », il existe au contraire une approche fondée sur la fonction, « qui se focalise sur des déterminants empiriquement validés de la performance locomotrice (par exemple, l'hyperextension de la hanche) et qui intègre des mesures anatomiques détaillées à des données expérimentales pour résoudre les capacités locomotrices dans les taxons fossiles » (Kozma et al. 2018 : 4138).
- 28 L'apport théorique de la primatologie réside également dans une critique de la correspondance nécessaire entre traits anatomiques et traits comportementaux. La possibilité d'un décalage entre forme et fonction apparaît comme l'un des acquis fondamentaux de la réflexion sur l'évolution locomotrice des primates : « une conclusion résultant des discussions de la conférence était que les catégories de comportement locomoteur ne doivent pas être confondues avec les catégories dérivées de l'anatomie du squelette locomoteur », note ainsi Kinzey en 1967 (117). Or la confusion générée par la notion de « traits bipèdes » résulte d'un biais méthodologique qui a souvent conduit les paléanthropologues à fonder leurs inférences sur l'hypothèse d'un lien nécessaire entre anatomie et comportement. Pourtant, « la catégorisation locomotrice devrait procéder d'une démonstration des modèles qui correspondent aux combinaisons morphologiques, et non d'un comptage des traits » (Prost, 1980 : 187).
- 29 L'étude des différents modes posturaux et locomoteurs chez les primates fait apparaître toute l'ambiguïté des traits que le paléanthropologue doit interpréter. Ainsi, le système de classification du comportement positionnel des primates proposé par Hunt et al. (1996) ne constitue pas seulement un outil descriptif et analytique à destination des primatologues ; son apport théorique pour la paléanthropologie réside aussi dans la mise en évidence des multiples chevauchements entre des modes posturaux et locomoteurs correspondant à des familles de comportements qui ont des attributs mécaniquement similaires et qui soumettent l'anatomie à des pressions de sélection similaires (Saunders et al. 2017). La connaissance de la diversité posturale et locomotrice des primates a en ce sens un rôle critique à jouer pour la connaissance de la bipédie des hominines, en permettant de mesurer l'incertitude en paléanthropologie, du fait qu'un trait morphologique n'est pas nécessairement univoque, n'indique pas nécessairement une adaptation à un comportement spécifique, mais peut correspondre à de multiples demandes comportementales. Bien que la morphologie des os reflète le mode de déplacement principal, il convient de mettre en question le présupposé selon lequel il existe des traits anatomiques univoques, qui sont nécessairement bipèdes donc nécessairement humains. De tels traits auraient laissé « des traces fossiles si distinctives qu'elles rendent l'attribution des fossiles relativement facile. Aucun autre caractère anatomique [que les caractères associés à la

locomotion bipède] ne permet à de simples fragments de squelette d'être entièrement diagnostiques pour séparer des espèces aussi proches » (Sayers & Lovejoy, 2008 : 87-88). Pourtant, l'analyse de la locomotion des primates montre qu'avec une même forme, différentes fonctions sont possibles, puisque tous les primates peuvent être bipèdes, quelle que soit leur anatomie. En prolongeant et en renouvelant la méthode de l'anatomie comparée, fondamentale dans la paléontologie, l'étude des primates non-humains permet de mettre en question certaines habitudes interprétatives dans la paléoanthropologie, en proposant, au lieu d'une logique de la nécessité, une logique du champ des possibles.

3.3 En quel sens les primates non-humains sont-ils des « modèles » ?

- 30 Quel primate actuel constitue le meilleur modèle pour reconstruire la morphologie du dernier ancêtre commun à partir de laquelle la bipédie des hominines a évolué ? Si cette question a focalisé une large part de la réflexion sur les rapports entre primatologie et paléoanthropologie, notre analyse épistémologique vise d'abord à comprendre en quel sens les primates non-humains sont des « modèles ». Est-ce en vertu d'un critère de ressemblance qu'ils sont des modèles ? Pourtant, l'anatomie et le comportement des primates non-humains ne ressemblent pas à ceux des hominines ; leurs bipédies, très occasionnelles et pratiquées dans des contextes particuliers, ne ressemblent pas non plus à celles des hominines, ni aux répertoires locomoteurs dans lesquels ces bipédies prennent place. Si aucun des primates actuels ne nous donne l'« image » de nos ancêtres, en quel sens ceux-ci peuvent-ils constituer des « modèles » ? De plus, la ressemblance est une notion très ambiguë (Lequin, 2019 : 258-262). Comment peut-elle à elle seule fournir un critère, sans expliquer à quoi elle est due (partage de caractères dérivés, de caractères primitifs, convergence ou encore réversion) ?
- 31 Dans son sens courant, le modèle est une référence à laquelle ressembler et se conformer. Ce n'est pas en ce sens que les primates non-humains peuvent constituer des modèles pour les hominines : les primates non-humains actuels ont évolué et présentent des traits dérivés, ce qui justifie la critique de l'équivalence entre *ape-like* et primitif et entre *human-like* et dérivé (Senut & Pickford, 2004 ; Senut, 2012 ; Lequin, 2019). Dans son sens scientifique, le modèle est une construction abstraite, qui représente un système complexe de manière à mieux en comprendre le fonctionnement. Est-ce en ce sens que les primates actuels constituent des modèles ? La réponse est à première vue négative, parce que ces derniers font l'objet d'observations et d'expérimentations. Pourtant, un travail d'abstraction est nécessaire pour passer d'une diversité observée et étudiée sur des formes vivantes à une diversité inférée d'après des fossiles dans l'autre cas. S'il existe des modèles *in vivo*, *in vitro* et *in silico* (Huneman & Lemoine, 2014), les modèles que les primates représentent pour les hominines échappent dans une certaine mesure à cette classification : s'ils constituent des modèles *in vivo*, ils ne sont pas des organismes-modèles, dont les propriétés permettraient par analogie de comprendre celles d'autres organismes.
- 32 Dans l'ouvrage collectif sur les primates comme modèles édité en 1987 par Kinzey, les anthropologues Tooby et DeVore ont proposé une distinction entre modèles référentiels et modèles conceptuels. « Dans un modèle référentiel, un phénomène réel

est utilisé comme modèle pour son référent, un autre phénomène réel qui se prête moins à une étude directe. [...] Les modèles conceptuels, en revanche, ne sont pas des phénomènes réels. Il s'agit plutôt de théories : des ensembles de concepts ou de variables qui sont définis et dont les interrelations sont spécifiées de manière analytique » (Tooby & DeVore, 1987 : 184-185). Selon ces auteurs, l'approche référentielle est employée aussi bien dans la recherche médicale, par exemple lorsqu'on expérimente sur une souris l'effet d'un médicament destiné à l'humain, qu'en paléontologie, pour comparer les traits homologues d'une forme éteinte avec ceux d'une forme vivante, et dans l'étude de l'évolution comportementale, lorsqu'une espèce vivante est prise comme modèle pour le comportement d'espèces éteintes. « Bien que les modèles référentiels puissent être très utiles lorsqu'ils sont appropriés, comme dans la recherche médicale, leur utilisation en "paléontologie comportementale" présente de sérieuses difficultés et devrait être sérieusement circonscrite. Nous soutiendrons que la reconstruction de l'évolution des hominidés nécessite des modèles conceptuels » (Tooby & DeVore, 1987 : 186 ; les auteurs donnent au terme « hominidés » le même sens que celui que nous donnons dans cet article à « hominines »). Ces modèles conceptuels seraient nécessaires pour démontrer la pertinence du parallèle entre telle espèce vivante et telle espèce éteinte (étant donné le nombre de caractéristiques impliquées), mais aussi pour déterminer dans quelle mesure les différences entre l'espèce vivante et l'espèce éteinte peuvent affecter le parallèle supposé entre ces deux formes. Or ces auteurs ne prônent pas seulement la construction de modèles conceptuels fondés sur les principes de la théorie de l'évolution, de l'écologie comportementale et de la sociobiologie. Ils plaident aussi pour l'abandon des modèles référentiels, car ceux-ci échoueraient à rendre compte de l'unicité humaine, à expliquer pourquoi nous sommes devenus humains, en exagérant les similitudes au détriment des différences et des discontinuités entre primates humains et non-humains – Tooby et DeVore (1987 : 187) prennent précisément l'exemple de la bipédie.

- 33 Les présupposés et les limites de cette critique radicale de l'usage des primates non-humains comme modèles ont été mis en évidence par Stanford & Allen (1991). Deux points importants peuvent toutefois être mis en avant dans cette réflexion sur les modèles référentiels : d'une part, la nécessité d'une méthode pour savoir quoi faire des différences entre l'espèce de référence et l'espèce fossile ; d'autre part, la nécessité d'une construction du modèle, que ce soit à partir d'une espèce identifiée comme « prototype » de l'ancêtre commun, comme Zihlman et al. l'ont proposé en 1978 avec le bonobo, de manière très controversée, ou au contraire à partir d'une espèce ciblée pour ses dissemblances avec les hominines (voir les exemples développés ci-dessous). En effet, les primates ne sont pas directement des modèles ; ils permettent la construction de modèles que Prost qualifie de théoriques (*notional patterns*), par opposition aux modèles vivants qui peuvent être observés, enregistrés, nommés : « Les modèles "théoriques", ceux que les vivants ne réalisent pas, doivent être reconstruits par le biais d'une théorie comportementale qui identifie les variables qui, lorsqu'elles sont systématiquement manipulées, génèrent toutes les formes de comportement imaginables, de sorte que le paléontologue sait qu'il n'en a exclu aucun qui pourrait s'appliquer » (Prost 1980 : 186). De nouveau ici, la connaissance des primates permet de délimiter le champ des possibles au sein duquel retracer les comportements ancestraux.
- 34 Le modèle consiste ainsi en une construction à partir de différences, destinée à expliquer une réalité absente ou incomplète. Il convient donc de renoncer au critère de

la ressemblance, à l'élection d'une espèce unique qui permettrait d'identifier le mode de locomotion ancestral comme type originel à partir duquel aurait évolué la bipédie des hominines (voir Tuttle, 1977 pour une revue de ces différents modèles types). La notion d'espèce-modèle doit ainsi être discutée : si le chimpanzé a pu faire figure d'espèce-modèle principale pour le dernier ancêtre commun, ce statut est critiquable au sens de l'évolution, sur le plan génétique (les chimpanzés actuels sont éloignés du dernier ancêtre commun que nous partageons avec eux par un taux de mutation important) comme sur le plan morphologique (les chimpanzés présentent des traits dérivés qui ne sont pas présents chez les premiers hominines comme *Ardipithecus ramidus*, voir White et al. 2015).

- 35 Plutôt que la recherche d'une autre espèce-modèle, une véritable alternative semble être le recours à une pluralité de modèles, par exemple les gorilles et les babouins pour comprendre différents aspects de la paléobiologie des premiers hominines (Macho, 2017). « Nous suggérons qu'étant donné qu'aucun modèle comparatif ne peut être une "doublure parfaite", la sélection de l'espèce étudiée ne devrait pas simplement tenter d'imiter l'espèce d'intérêt [...], mais devrait également être basée sur des facteurs autres que la ressemblance physique ou comportementale » (D'Août et al. 2014 : 108). Ici encore, la connaissance de la diversité locomotrice des primates engage une modification profonde du cadre conceptuel et théorique. S'il s'agit désormais de reconstruire un répertoire ancestral, il ne s'agit plus d'identifier une seule espèce actuelle qui serait la plus ressemblante possible à l'espèce ancestrale, mais au contraire de s'appuyer sur une pluralité de modèles en faisant jouer la dissemblance avec ce que l'on cherche à connaître. « Il existe un groupe de modèles très prometteur qui fait exactement le contraire du type "doublure", à savoir des modèles atypiques qui peuvent nous apprendre beaucoup - non pas malgré leur ressemblance imparfaite, mais grâce à elle », expliquent ainsi D'Août et al. (2014 : 108), en donnant trois exemples. Le babouin olive (*Papio anubis*), spécialisé dans la quadrupédie et pourtant tout à fait capable de bipédie, comme les autres primates non-humains, nous conduit à réfléchir par analogie au dernier ancêtre commun et aux premiers hominines, pour qui « la bipédie terrestre devrait être considérée comme un mode de locomotion efficace, même s'il y a peu de traits dérivés dans leur anatomie mais de nombreux autres qui seraient mieux adaptés aux habitudes arboricoles » (D'Août et al. 2014 : 108). Le gibbon (*Hylobates lar*), dont le pied génère une propulsion dans la locomotion bipède, indique que le pied arqué "rigide" caractéristique de l'humain ne serait pas une condition nécessaire pour une bipédie plus efficace (Vereecke & Aerts, 2008). Le bonobo (*Pan paniscus*), chez qui la modulation de la vitesse de marche et les schémas cinématiques sont les mêmes en déplacement quadrupède et bipède, indique que l'acquisition d'un mode de locomotion bipède par le biais d'un plan d'organisation corporel quadrupède ne requiert pas nécessairement de grandes adaptations au niveau de la coordination et du contrôle (Nishikawa et al. 2007). Ces études permettent de réfléchir par analogie aux possibilités posturales et locomotrices du dernier ancêtre commun, de formuler des hypothèses sur la locomotion des premiers hominines sur la base des modèles primates, mais aussi de réviser de manière critique les présupposés dans l'interprétation fonctionnelle des hominines fossiles.

4 L'origine de la bipédie : comment penser le changement évolutif ?

- 36 Cette dernière partie aborde la question des origines de la bipédie des hominines, en expliquant comment les changements théoriques que nous avons analysés permettent d'élaborer un autre cadre conceptuel pour penser l'origine et le changement évolutif.

4.1 Une conception alternative de l'origine

- 37 L'apport de la primatologie à la question des origines de la bipédie humaine ne se traduit pas uniquement par des contenus de connaissance, sous la forme de scénarios d'évolution (voir par exemple Tuttle, 1977) ou de listes de traits supposés du dernier ancêtre commun aux hominines et aux panines (voir par exemple Crompton et al. 2008). Cet apport se traduit aussi en termes conceptuels et théoriques, que nous allons analyser ici en montrant comment la connaissance de la diversité posturale et locomotrice des primates permet d'envisager la question de l'origine de la lignée humaine autrement qu'à travers l'émergence d'une propriété auparavant absente, la bipédie, et par conséquent autrement que sous la forme d'une dichotomie entre une lignée bipède, celle des hominines, et une lignée non-bipède, celle des panines. En mettant en question la conception de la bipédie comme discontinuité et comme adaptation fondamentale, cette nouvelle approche explore une logique graduelle qui ne raisonne plus en termes d'absence ou de présence, mais de modalités et de fréquence.
- 38 En premier lieu, les travaux sur la diversité posturale et locomotrice des primates évoqués dans la section précédente conduisent à aborder l'évolution de la bipédie des hominines au sein d'un répertoire locomoteur qui a lui-même évolué à partir d'un répertoire ancestral. « Dans le modèle évolutif proposé par Rose pour le processus de "bipedalisation" des hominines, c'est la diversité des répertoires qui évolue. Différents modes locomoteurs, réalisés dans des proportions importantes, peuvent donc se retrouver au sein du même répertoire positionnel » (Druelle et al. 2018 : 201 ; Rose, 1991). La diversité locomotrice ne résulte pas d'un mode locomoteur ancestral constituant un type originel ; cette diversité est au contraire à l'origine d'une diversité de bipédies. « Au lieu de considérer la première adaptation bipède comme l'échelon le plus bas d'une échelle évolutive relative à la posture/locomotion, il se peut que les premières espèces d'hominidés aient évolué vers diverses formes de bipédie dans des contextes écologiques particuliers » (Stanford, 2006 : 230).
- 39 En second lieu, les travaux évoqués permettent de questionner la conception trop stricte d'une émergence de la bipédie marquant l'origine des hominines, au profit d'une diversité de bipédies potentiellement antérieures aux bipédies des hominines. Le fait que tous les grands singes soient bipèdes (d'une manière très différente de celle dont les humains sont bipèdes) suggère que la bipédie a évolué bien avant la séparation humain-chimpanzé et a pu faire partie du répertoire locomoteur du dernier ancêtre commun à tous les grands singes (Saunders et al. 2017 : 11). La diversité des bipédies chez les primates non-humains actuels met en question le présupposé d'une coupure nette entre absence de bipédie (avant les hominines) et présence de la bipédie (avec les hominines) : « Les adaptations à la bipédie terrestre, ainsi qu'une gamme de différents types de bipédie, peuvent être apparues avant la séparation des hominines et des

panines, et peuvent ne pas avoir été limitées aux seuls ancêtres des hominines ». (Roberts & Thorpe, 2014 : 283). L'hypothèse d'une bipédie dans les arbres permet d'expliquer la présence d'adaptations associées à la bipédie chez des hominines proches de la date de divergence. « Les adaptations bipèdes pourraient être antérieures aux dates généralement admises pour la séparation génétique des hominines et des panines » (Thorpe et al. 2007 : 1328). En ce sens, ces hypothèses constituent des défis lancés à la notion d'unicité humaine que la paléanthropologie se propose d'expliquer (Cartmill, 1990 ; Roberts & Thorpe, 2014).

- 40 En troisième lieu, cette conception nouvelle des origines de la bipédie tient à ce que celle-ci n'est plus conçue comme une nouveauté radicale mais comme résultant de la réorganisation de caractéristiques déjà présentes. L'origine de la bipédie peut ainsi être rapportée à une structure préexistante qui permet une fonction nouvelle. Dans l'hypothèse d'une origine arboricole de la bipédie humaine, la bipédie terrestre ne serait pas une innovation, mais reposerait sur la conservation de caractéristiques acquises dans la locomotion arboricole (Thorpe et al. 2007 ; Roberts & Thorpe, 2014). Cette hypothèse est-elle entièrement nouvelle ? Dès 1916 (6), Wood Jones développait l'idée de « l'homme arboricole », dont la verticalité a été façonnée par l'habitude de grimper aux arbres, et soutenait que « la station droite arboricole a précédé la station droite terrestre ». L'anthropologue célébrait alors la « plasticité » de l'anatomie humaine, illustrant la « loi de la réussite des spécialisations adaptatives minimales » (1916 : 212), mais il opposait la non-spécialisation de l'homme arboricole, dont il faisait un type originel très ancien, à l'hyperspécialisation des primates non-humains. Or la connaissance actuelle de la diversité posturo-locomotrice et de la plasticité comportementale des primates non-humains permet l'élaboration d'hypothèses nouvelles. Elle conduit par exemple à considérer comme « possible que la pratique habituelle des comportements bipèdes soit apparue progressivement chez le dernier ancêtre commun des panines et des hominines. Une fois que la bipédie a fait partie du répertoire comportemental locomoteur régulier, l'évolution vers la bipédie habituelle aurait "seulement" nécessité la sélection de changements morphologiques augmentant l'efficacité locomotrice » (Druelle, Aerts & Berillon, 2017 : 160).
- 41 Différentes notions ont été proposées à partir de l'étude des primates actuels pour appréhender cette évolution de la bipédie des hominines. Selon l'hypothèse développée par Hunt (1994), l'adaptation posturale bipède à l'alimentation qui a pu être observée notamment chez les chimpanzés pourrait constituer une « préadaptation » à la bipédie locomotrice complète telle qu'elle existe chez *Homo erectus*. La bipédie peut également être envisagée comme un « sous-produit » du développement (*by-product*), susceptible de produire des nouveautés morphologiques et comportementales s'il est soumis à la sélection, comme l'ont montré Druelle, Aerts & Berillon (2017) à partir du développement locomoteur du babouin olive, dont la spécialisation dans la quadrupédie n'empêche pas la pratique d'une locomotion bipède.
- 42 Au vu des différentes pistes explorées dans le cadre de cette approche nouvelle de la bipédie des hominines, la notion d'exaptation constituerait un programme de recherche fructueux. Cette notion a été proposée par Gould et Vrba (1982) pour critiquer l'adaptationnisme, c'est-à-dire le biais consistant à expliquer systématiquement la présence d'un trait par ce pourquoi il est fait. Or d'une part, l'adaptation n'est que l'un des processus possibles qui explique l'émergence d'une structure dans l'évolution, et d'autre part la fonction ne précède pas toujours la

forme (Gould, 1970) : la mise en question de ces présupposés contribuerait à transformer le cadre théorique employé pour la bipédie des hominines, appréhendée non plus comme adaptation mais comme exaptation.

- 43 Il faudrait pour cela distinguer deux sens différents de l'exaptation qui coexistent, sans être explicités, dans les recherches sur la bipédie fondées sur la diversité posturale et locomotrice des primates. En effet, comme le soulignent Pievani et Serrelli (2011 : 11), l'exaptation peut désigner un changement des fonctions pour lesquelles des structures ont été initialement sélectionnées, soit la réutilisation, sous l'effet de la sélection naturelle, d'une structure qui servait auparavant à autre chose. En ce sens, l'exaptation est synonyme de pré-adaptation (Simpson, 1953), sans en avoir la consonance finaliste. Mais l'exaptation peut aussi désigner la cooptation fonctionnelle, dans le cadre de pressions de sélection nouvelles, d'un trait non-adaptatif dont l'émergence est due à des causes structurelles ou historiques : ainsi, selon le célèbre exemple développé par Gould et Lewontin (1979), les pendentifs (*sprandrels*) de la basilique Saint Marc résultent d'une contrainte architecturale, de même que dans la biologie des sous-produits (*by-products*) résultent d'effets collatéraux, de contraintes développementales, et revêtent ensuite une fonction importante. C'est en ce sens que la bipédie des hominines peut être appréhendée comme le résultat de la cooptation d'aspects fonctionnels qui préexistaient en étant liés à d'autres types locomoteurs (Almécija et al. 2021 : 8).
- 44 Les différentes pistes de recherches proposées par Pievani et Serrelli (2011 : 16-17) pour distinguer exaptation et adaptation dans le cadre de l'évolution humaine sont des pistes employées dans les recherches sur les primates : 1) réaliser des études biomécaniques et des modèles pour analyser les fonctions et ainsi mieux évaluer la valeur fonctionnelle supposée des structures ; 2) tester la correspondance effective entre la structure (l'agencement d'un ensemble de traits ou parties anatomiques) et la fonction chez les espèces actuelles et fossiles ; 3) explorer les fonctions multiples d'une structure ; 4) explorer les alternatives structurelles pour les fonctions considérées ; 5) élargir le contexte phylogénétique, pour mieux comprendre l'équilibre entre l'information phylogénétique et fonctionnelle ; 6) améliorer la croissance des processus ontogénétiques et développementaux sous-jacents à la structure. L'exaptation constitue ainsi un programme de recherche cohérent avec les travaux sur la diversité posturale et locomotrice des primates.

4.2 Évolution et développement

- 45 L'approche novatrice de l'origine de la bipédie des hominines permise par les échanges entre primatologie et paléanthropologie fait écho à une question majeure de la philosophie de la biologie contemporaine : comment comprendre les nouveautés évolutionnaires et l'innovation comportementale ?
- 46 Ce questionnement est notamment développé dans le cadre de la biologie développementale (ou evo-devo), qui entend aller au-delà du cadre explicatif néodarwinien dans lequel la nouveauté est nécessairement conçue comme modification adaptative, pour inclure les mécanismes développementaux dans l'étude des nouveautés évolutionnaires. Les philosophes de la biologie Brigandt et Love (2012 : 418) font ainsi valoir que « beaucoup de nouveautés peuvent avoir été créées par des réarrangements plutôt mineurs de traits développementaux [...] Ce point de vue semble priver les nouveautés de leur statut privilégié dans l'évolution, ou du moins suggère

qu'une fois que leur origine a été expliquée, elles peuvent ne plus apparaître nouvelle ». La primatologie donne précisément des ressources pour réfléchir à la manière de conceptualiser la bipédie comme nouveauté évolutive. En suggérant la possible présence de bipédies antérieures aux hominines, les travaux sur la diversité posturale et locomotrice des primates indiquent qu'une nouveauté évolutive telle que la bipédie des hominines ne se traduit pas nécessairement par l'émergence spectaculaire d'une caractéristique auparavant absente, à travers des traits adaptatifs nouveaux, mais pourrait résulter d'une réorganisation de traits déjà présents. On peut précisément identifier dans ce changement de perspective les difficultés relatives à une dissipation de l'origine de la lignée humaine, dès lors que l'événement qui en était tenu pour fondateur se trouve expliqué par conservation et réorganisation plutôt que par innovation. Ce changement de perspective permet aussi de comprendre ce que Sayers & Lovejoy (2008 : 89) appellent le « paradoxe de Jolly » (à partir de l'article que ce dernier a consacré en 1970 à la bipédie du babouin « mangeur de graines ») : « plus on peut démontrer que les primates peuvent effectivement la pratiquer, moins elle devient probable en tant qu'explication de la *singularité* de la bipédie obligatoire des hominidés ». Pourtant, le but n'est pas de réfuter le fait que les humains actuels soient les seuls primates à pratiquer de manière habituelle la bipédie, avec des adaptations spécifiques. Les études sur les primates font également apparaître de nouvelles difficultés, qui n'étaient pas présentes dans la conception de la bipédie comme discontinuité, mais qui sont au cœur de la réflexion sur le changement évolutif en philosophie de la biologie : comment délimiter ce qui constitue une nouveauté évolutive, dès lors qu'il existe un continuum entre nouveauté et non-nouveauté et que le changement peut être quantitatif mais aussi qualitatif ? (Brigandt & Love, 2012).

- 47 L'approche evo-devo trouve aussi un écho important dans les études sur les primates qui abordent le développement locomoteur comme une source possible de nouveauté évolutive. En considérant que le changement évolutif est contraint non pas seulement phylogénétiquement, mais aussi ontogénétiquement, ces études fournissent des explications alternatives des origines de la bipédie chez les hominines. La connaissance encore partielle du processus de formation des os conduit à rechercher des réponses au-delà du cadre explicatif néo-darwinien pour déterminer dans quelle mesure l'os (en particulier dans sa structure interne) résulte d'une adaptation génétique mais aussi d'une accommodation phénotypique, en réponse à des contraintes biomécaniques.
- 48 Parmi les travaux qui étudient la plasticité développementale en réponse aux conditions environnementales, citons par exemple l'étude de la structure interne de l'os capitatum réalisée par Macho et al. (2011) : en construisant des modèles virtuels de l'os capitatum de 7 espèces actuelles et fossiles puis en observant comment ces modèles réagissent à des charges, dans leur forme externe et interne, cette étude analyse la manière dont les transferts de charge et les contraintes biomécaniques peuvent être inférés de la forme de l'os, de manière à mieux comprendre le changement évolutif chez les premiers hominines. La recherche d'explications alternatives de la nouveauté évolutive apparaît également dans l'étude de Druelle et al. (2017), consacrée au développement locomoteur de jeunes babouins olive. En mettant en évidence un même mécanisme de contrôle pour la locomotion quadrupède et bipède, cette étude montre qu'un second mode locomoteur, qui est dans l'enfance un sous-produit du développement locomoteur principalement quadrupède, peut conduire à des nouveautés évolutives quand il est soumis à des pressions de sélection

appropriées. Le développement locomoteur apparaît ainsi comme source de variation sur laquelle peut agir la sélection naturelle. Ces convergences entre les recherches actuelles sur la diversité locomotrice des primates et les problématiques de la biologie contemporaine font apparaître l'approche evo-devo comme un cadre fécond pour un programme de recherche interdisciplinaire.

5 Conclusions

- 49 Ce n'est pas seulement l'accumulation des découvertes fossiles, mais aussi la connaissance de la diversité posturo-locomotrice des primates, qui a transformé la conception de la bipédie des hominines. Que nous apprennent les bipédies occasionnellement pratiquées par les primates non-humains, en dépit d'anatomies spécialisées pour d'autres modes locomoteurs ? Pas tant que tous les primates sont bipèdes : il ne s'agit pas d'étendre à tous les primates une propriété jadis réservée à l'espèce humaine actuelle puis aux hominines, mais surtout de réfléchir sur ce que peut vouloir dire être « bipède » pour un hominine, sur la manière de l'identifier et sur les usages parfois abusifs du critère de la bipédie dans la paléanthropologie.
- 50 Cet article a mis en évidence la portée critique de la primatologie à l'égard des pratiques interprétatives de la paléanthropologie, dans la mesure où l'étude de la plasticité comportementale des primates fait apparaître toute l'ambiguïté des traits servant de support aux inférences locomotrices pour les espèces fossiles. Cet article a également indiqué la complémentarité entre primatologie et paléanthropologie, en montrant comment des questionnements anciens, développés dès les années 1960 à propos de la catégorisation locomotrice des primates, ont pu alimenter plusieurs décennies après l'élaboration d'outils conceptuels permettant d'appréhender la locomotion des hominines de manière moins dichotomique et moins anthropocentrique.
- 51 Pour associer plus étroitement l'épistémologie à l'approche intégrative de la locomotion des primates, plusieurs perspectives de recherche se présentent. Tout d'abord, nous avons étudié le lien entre la connaissance de la diversité des bipédies chez les primates et le renouvellement des hypothèses sur l'origine de la bipédie des hominines. Il reste à montrer comment les inférences sur les bipédies des hominoïdes miocènes et celles des hominines s'intègrent dans ce dispositif de connaissance construit autour de l'origine de la bipédie humaine. Plus largement, il reste à analyser la signification phylogénétique de cette diversité locomotrice des primates en faisant apparaître les différents points de vue relatifs à la construction de la phylogénie des primates.
- 52 Ensuite, la question des modèles en primatologie et en paléanthropologie demande à être creusée plus avant. D'une part, il faudrait établir toute une typologie des modèles mobilisés en paléanthropologie, des modèles *in vivo* aux modèles *in silico* permettant une simulation informatique. D'autre part, il faudrait analyser la philosophie implicite de ces modèles, notamment dans l'usage qu'ils font des différences entre le modèle et ce qu'il représente.
- 53 Enfin, l'histoire et la philosophie des sciences ont ici un double rôle à jouer. Au niveau « local » de la primatologie et de la paléanthropologie, il s'agit de retracer dans l'histoire de ces disciplines la genèse de cadres théoriques parfois contrastés, en lien avec des méthodologies distinctes, d'identifier des narrations propres à chaque champ,

en pointant les limites de la connaissance possible, et de dégager des différences d'ordre philosophique, par exemple dans le rapport à l'unicité humaine. Ainsi, la remise en question de la bipédie comme « propre de l'homme » qui a été alimentée par la reconnaissance d'une diversité des bipédies chez les hominines reflète-t-elle exclusivement une vision moins anthropocentrique et plus pluraliste d'une évolution buissonnante ? N'est-ce pas également un anthropocentrisme centrifuge qui a conduit à rejeter la bipédie comme proprement humaine parce que certaines formes de primates bipèdes ne « méritaient » pas d'être sur la lignée humaine ?

- 54 À un niveau plus général, il s'agit de montrer comment des débats particuliers – relatifs par exemple à la locomotion des primates – constituent des cas d'étude pour la philosophie de la biologie et appellent une clarification des notions (par exemple la préadaptation, la cooptation, la plasticité phénotypique, l'adaptation ontogénétique) employées pour rendre compte de mécanismes évolutifs et développementaux.

Remerciements

- 55 Les auteurs remercient François Druelle et Brigitte Senut pour leur invitation à participer à ce numéro spécial sur la bipédie, ainsi que Thierry Hoquet pour sa contribution aux réflexions exposées dans la première partie de cet article. Les auteurs expriment toute leur reconnaissance à Brigitte Senut et Valéry Zeitoun pour leurs commentaires sur la première version de ce manuscrit qui ont permis d'importantes améliorations.
- 56 Cette recherche a bénéficié du cadre scientifique du programme IdEx "Investissements d'avenir" de l'Université de Bordeaux / GPR "Passé humain".

Déclaration de conflit d'intérêt

- 57 Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflit d'intérêt

BIBLIOGRAPHIE

- Almécija S, Hammond A, Thompson N, Pugh K, Moyà-Solà S, Alba D. 2021. Fossil apes and human evolution. *Science* 372(587): eabb4363.
- Aristote. 2014. Les Parties des Animaux, in *Œuvres complètes*, Paris, Flammarion.
- Ashton E, Oxnard CE. 1964. Locomotor patterns in primates. *Proceedings of the Zoological Society of London* 142(1): 1-28.
- Berger LR, De Ruiter DJ, Churchill SE, Schmid P, Carlson KJ, Dirks PH, Kibii JM. 2010. *Australopithecus sediba*: a new species of *Homo*-like australopithec from South Africa. *Science* 328(5975) : 195-204.

- Berger LR, Hawks J, de Ruiter DJ, et al. 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *elife* 4: e09560.
- Böhme M, Spassov N, Fuss J, et al. 2019. A new Miocene ape and locomotion in the ancestor of great apes and humans. *Nature* 575(7783): 489-493.
- Blickhan R, Andrada E, Hirasaki E, Ogihara N. 2021. Trunk and leg kinematics of grounded and aerial running in bipedal macaques. *Journal of Experimental Biology* 224(2): jeb225532.
- Blumenbach JF. 1791. *Handbuch der Naturgeschichte* (4e ed). Goettingen, J.C. Dieterich.
- Brigandt I, Love AC. 2012. Conceptualizing evolutionary novelty: moving beyond definitional debates. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 318(6): 417-427.
- Brown P, Sutikna T, Morwood MJ, Soejono RP, Saptomo EW, Due RA. 2004. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431(7012): 1055-1061.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, et al. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418(6894) : 145-151.
- Buffon, GL Leclerc comte de. 1766. Nomenclature des singes. In *Histoire naturelle*, tome XIV. Paris, Imprimerie Royale.
- Carpenter CR. 1940. A Field Study in Siam of the Behavioral and Social Relations of the Gibbon (*Hylobates lar*). Baltimore, Johns Hopkins Press.
- Cartmill M. 1990. Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology. *International Journal of Primatology* 11(3): 173-192.
- Clarke RJ. 1998. First ever discovery of a well-preserved skull and associated skeleton of *Australopithecus*. *South African Journal of Science* 94(10) : 460-463.
- Coppens Y, Senut B. 1991. Origine(s) de la Bipédie chez les Hominidés. Paris, CNRS.
- Crompton RH, Vereecke EE, Thorpe SK. 2008. Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor. *Journal of anatomy* 212(4): 501-543.
- Crompton RH, Sellers WI, Thorpe SK. 2010. Arborealism, Terrestrialism and Bipedalism. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365 : 3301-3314
- Cuvier G. 1798. *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. Paris, Baudouin.
- D'Août K, Vereecke E, Schoonaert K, De Clercq D, Van Elsacker L, Aerts P. 2004. Locomotion in bonobos (*Pan paniscus*): differences and similarities between bipedal and quadrupedal terrestrial walking, and a comparison with other locomotor modes. *Journal of Anatomy* 204: 353-361.
- D'Août K, Aerts P, Berillon G. 2014. Using primate models to study the evolution of human locomotion: concepts and cases. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 26(3) : 105-110.
- Darwin C. 2013. *La filiation de l'homme et la sélection liée au sexe*. Paris, Honoré Champion.
- Day MH, Napier JR. 1964. Fossil foot bones. *Nature* 201: 969-970.
- DeSilva JM, Holt KG, Churchill SE, Carlson KJ, Walker CS, Zipfel B, Berger LR. 2013. The lower limb and mechanics of walking in *Australopithecus sediba*. *Science* 340(6129): 1232999.
- Détroit F, Mijares AS, Corny J, et al. 2019. A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines. *Nature* 568(7751): 181-186.

- Dubois E. 1894. *Pithecanthropus erectus*. Eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java. Batavia, Landesdruckerei.
- Druelle F, Berillon G. 2014. Bipedalism in non-human primates: a comparative review of behavioural and experimental explorations on catarrhines. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 26(3) : 111-120.
- Druelle F, Aerts P, Berillon G. 2017. The origin of bipedality as the result of a developmental by-product: The case study of the olive baboon (*Papio anubis*). *Journal of human evolution* 113 : 155-161.
- Druelle F. 2018. Morphologie et comportement locomoteur : synthèse de l'analyse intégrative d'un modèle primate non humain actuel. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 30 (3-4) : 196-202.
- Elftman H. 1944. The bipedal walking of the Chimpanzee. *Journal of Mammalogy* 25: 67-71.
- Gould SJ. 1970. Evolutionary paleontology and the science of form. *Earth-Science Reviews* 6(2): 77-119.
- Gould SJ, Lewontin RC. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 205 (1161): 581-598.
- Gould SJ, Vrba ES. 1982. Exaptation-a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8(1): 4-15.
- Hammond AS, Rook L, Anaya AD, et al. 2020. Insights into the lower torso in late Miocene hominoid *Oreopithecus bambolii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117(1): 278-284.
- Harcourt-Smith W. 2016. Early hominin diversity and the emergence of the genus *Homo*. *Journal of Anthropological Sciences* 94: 19-27.
- Haile-selassie Y. 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412 : 178-181.
- Haile-Selassie Y, Saylor BZ, Deino A, Levin NE, Alene M, Latimer BM. 2012. A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. *Nature* 483(7391): 565-569.
- Harrison T. 1991. The implications of *Oreopithecus bambolii* for the origins of bipedalism. In Y Coppens & B Senut B (ed.), *Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés* (pp. 235-244). Paris, CNRS.
- Hewes GW. 1961. Food Transport and the Origin of Hominid Bipedalism. *American Anthropologist* 63(4) : 687-710.
- Hoquet T. 2009. *Darwin contre Darwin. Comment lire L'Origine des espèces*. Paris, Seuil.
- Humboldt F. von, Bonpland A. 1811. *Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparée*, vol. 1. Paris, Schoell.
- Huneman P, Lemoine M. 2014. Introduction: the plurality of modeling. *History & Philosophy of the Life Sciences* 36(1): 5-15.
- Hunt K. 1994. The evolution of human bipedality: Ecology and functional morphology. *Journal of Human Evolution* 26:183-202.
- Hunt KD, Cant JG, Gebo DL, Rose MD, Walker SE, Youlatos D. 1996. Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes. *Primates* 37(4): 363-387.
- Hürzeler J. 1958. *Oreopithecus bambolii* Gervais. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 65: 88-95.

- Ishida H. 1991. A strategy for long distance walking in the earliest hominids: effect of posture on energy expenditure during bipedal walking. In Y Coppens & B Senut B (ed.), *Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés* (pp. 9-15). Paris, CNRS.
- Jolly CJ. 1970. The Seed-Eaters: A New Model of Hominid Differentiation Based on a Baboon Analogy. *Man* 5: 5-26.
- Kimura T. 2019. How did humans acquire erect bipedal walking?. *Anthropological Science* 127(1): 1-12.
- Kinzey WG. 1967. Preface to symposium on primate locomotion. *American Journal of Physical Anthropology* 26: 115-118.
- Köhler M, Moyà-Solà S. 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94(21): 11747-11750.
- Kondo S. 1985. *Primate morphophysiology, locomotor analyses, and human bipedalism*. Tokyo, University of Tokyo Press.
- Kozma EE, Webb NM, Harcourt-Smith WE et al. 2018. Hip extensor mechanics and the evolution of walking and climbing capabilities in humans, apes, and fossil hominins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(16): 4134-4139.
- Lamarck JB. 1809. *Philosophie zoologique*. Paris, Dentu.
- Le Gros Clark WE. 1955. *The fossil evidence for human evolution. An introduction to the study of paleoanthropology*. Chicago, University of Chicago Press.
- Lequin M. 2019. *Bipédie et origines de l'humanité*. Paris, Hermann.
- Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* [10^{ème} édition révisée], vol. 1. Stockholm, L. Salvius.
- Linnaeus C. 1766. *Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. vol. I, No. 1 [12^{ème} édition révisée]. Stockholm, L. Salvius.
- Linnaeus C. 1771. *Mantissa plantarum : Generum editionis VI. et specierum editionis II. vol. Mantissa altera : Regni Animalis Appendix* : 521-552. Stockholm, L. Salvius.
- Lovejoy CO. 1973. The gait of Australopithecines. *Yearbook of Physical Anthropology* 17: 147-161
- Lovejoy CO. 1978. A biomechanical review of the locomotor diversity of early hominids. In CJ Jolly (ed.), *Early hominids of Africa* (pp. 403-429). New York, St. Martin's Press.
- Lovejoy CO, Suwa G, Spurllock L, Asfaw B, White TD. 2009. The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: the emergence of upright walking. *Science* 326: 71e1-71e6.
- Macho GA, Spears IR, Leakey MG, et al. 2011. An exploratory study on the combined effects of external and internal morphology on load dissipation in primate capitates: its potential for an understanding of the positional and locomotor repertoire of early hominins. *Folia Primatologica* 81(5): 292-304.
- Macho G. 2017. Referential Models for the Study of Hominin Evolution: How many do we need? In J. Schwartz (ed.), *Rethinking Human Evolution* (pp. 251-266). Cambridge, MA, The MIT Press.
- Mayr E. 1950. Taxonomic categories in fossil hominids. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 15: 109-118.

- Napier JR. 1964. The evolution of bipedal walking in the hominids. *Archives de Biologie (Liège)* 75: 673-708.
- Napier JR. 1967. Evolutionary aspects of primate locomotion. *American Journal of Physical Anthropology* 27(3): 333-341.
- Nishikawa K, Biewener AA, Aerts P. et al. 2007. Neuromechanics: an integrative approach for understanding motor control. *Integrative and Comparative Biology* 47(1): 16-54.
- Nissen HW. 1931. *A field study of the chimpanzee*. Baltimore, Johns Hopkins Press.
- Ogihara N, Hirasaki E, Andrada E, Blickhan R. 2018. Bipedal gait versatility in the Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Journal of human evolution*, 125: 2-14.
- Pievani T, Serrelli E. 2011. Exaptation in human evolution: how to test adaptive vs exaptive evolutionary hypotheses. *Journal of Anthropological Sciences* 89 : 9-23.
- Platon. 2011. *Œuvres Complètes*. Paris, Flammarion.
- Prost JH. 1965. A definitional system for the classification of primate locomotion. *American Anthropologist* 67(5): 1198-1214.
- Prost JH. 1967. Bipedalism of Man and Gibbon Compared Using Estimates of Joint Motion. *American Journal of Physical Anthropology* 26(2): 135-148.
- Prost JH. 1980. Origin of bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology* 52: 175-189.
- Ripley S. 1967. The leaping of langurs: a problem in the study of locomotor adaptation. *American Journal of Physical Anthropology* 26(2): 149-170.
- Roberts AM, Thorpe SK. 2014. Challenges to human uniqueness: Bipedalism, birth and brains. *Journal of Zoology* 292(4): 281-289.
- Robinson JT. 1972. *Early hominid posture and locomotion*. Chicago, University of Chicago Press.
- Rose MD. 1976. Bipedal behavior of olive baboons (*Papio anubis*) and its relevance to an understanding of the evolution of human bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology* 44: 247-62.
- Rose MD. 1991. The process of bipedalization in hominids. In Y. Coppens, B. Senut (eds.), *Origine(s) de la Bipédie chez les Hominidés* (pp. 37-48). Paris, CNRS.
- Saunders ELR, Roberts AM, Thorpe SK. 2017. Positional Behaviour. In A. Fuentes (ed.), *The International Encyclopedia of Primatology*. John Wiley & Sons.
- Sayers K, Lovejoy CO. 2008. The chimpanzee has no clothes: a critical examination of *Pan troglodytes* in models of human evolution. *Current Anthropology* 49(1) : 87-99.
- Senut B. 1978. Contribution à l'étude de l'humérus et de ses articulations chez les Hominidés du Plio-Pléistocène. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Senut B. 1981. L'humérus et de ses articulations chez les Hominidés du Plio-Pléistocène. Paris, CNRS.
- Senut B. 1983. Les hominidés Plio-Pléistocènes : essai taxinomique et phylogénétique à partir de certains os longs. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10(3) : 325-334.
- Senut B. 2003. Palaeontological approach to the evolution of hominid bipedalism: the evidence revisited. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 243: 125-134.

- Senut B. 2006. Arboreal Origins of Bipedalism. In H Ishida, RH Tuttle, M Pickford, N Ogihara, M Nakatsukasa (eds), *Human Origins and Environmental Backgrounds* (pp. 199–208). Heidelberg, Springer.
- 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): 37-46.
- 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 IIA* 332: 137-144.
- Senut B, Pickford M. 2004. La dichotomie grands singes-hommes revisitée. *CR Palevol* 3: 265-276.
- Simpson GG. 1953. *The Major Features of Evolution*. Columbia 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 RHA Corbey, B Theunissen, *Ape, Man, Apeman: changing views since 1600* (pp. 13-22). Leiden, Leiden University.
- Stanford CB. 2006. Arboreal bipedalism in wild chimpanzees: Implications for the evolution of hominid posture and locomotion. *American Journal of Physical Anthropology* 129(2): 225-231.
- Stanford CB, Allen JS. 1991. On strategic storytelling: Current models of human behavioral evolution. *Current Anthropology* 32(1): 58-61
- Stern JT, Susman RL. 1983. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 60(3) : 279-317.
- Tardieu C. 1979. Analyse morpho-fonctionnelle de l'articulation du genou chez les Primates. Application aux hominidés fossiles. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Tardieu C. 1983. Analyse morpho-fonctionnelle de l'articulation du genou chez les Primates et les Hominidés fossiles. Paris, CNRS.
- Thorpe SKS, Holder R, Crompton RH. 2007. Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science* 316 : 1328-1331.
- Tinland F. 1968. *L'homme sauvage : Homo ferus et Homo sylvestris. De l'animal à l'homme*. Paris, Payot.
- Tooby J, DeVore I. 1987. The reconstruction of hominid behavioural evolution through strategic modeling. In W. Kinzey (ed.), *Evolution of human behavior: Primate models* (pp. 183-237). Albany, State University of New York Press.
- Vereecke EE, Aerts P. 2008. The mechanics of the gibbon foot and its potential for elastic energy storage during bipedalism. *Journal of Experimental Biology* 211(23): 3661–70.
- Washburn SL. 1950. The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 15: 67-78.
- Washburn SL. 1967. Behaviour and the origin of man. *Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland for 1967*, 21-27.
- White TD. 1980. Evolutionary implications of Pliocene hominid footprints. *Science* 208(4440): 175-176.
- White TD, Suwa G, Asfaw B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371: 306-312.
- White TD, Suwa G, Asfaw B. 1995. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 375: 88, Corrigendum for *Nature*, 306-312.

- White TD, Lovejoy CO, Asfaw B, Carlson JP, Suwa G. 2015. Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(16): 4877-4884.
- Williams SA, Prang TC, Meyer MR, et al. 2020. Reevaluating bipedalism in *Danuvius*. *Nature* 586(7827): E1-E3.
- Wood B. 1978. An analysis of early hominid fossil postcranial material: principles and methods. In CJ Jolly (ed.), *Early hominids of Africa* (pp. 347-359). New York, St. Martin's Press.
- Wood B. 1993. Four legs good, two legs better. *Nature* 363(6430): 587-588.
- Wood Jones F. 1916. *Arboreal Man*. Londres, E. Arnold.
- Zihlman AL. 1978. Interpretations of early hominid locomotion. In CJ Jolly (ed.), *Early Hominids of Africa* (pp. 361-377). New York, St. Martin's Press.
- Zihlman AL, Cronin JE, Cramer DL & Sarich VM. 1978. Pygmy chimpanzee as a possible prototype for the common ancestor of humans, chimpanzees and gorillas. *Nature* 275(5682): 744-746.

RÉSUMÉS

Au cours des dernières décennies, la manière dont les paléanthropologues conçoivent la bipédie s'est considérablement modifiée. Si la bipédie a jadis pu être pensée comme une caractéristique unique, propre à la lignée des hominines et marquant son origine, l'hypothèse de sa diversité anatomique et comportementale, envisagée dès les années 1960, est aujourd'hui largement admise. Cet article d'histoire et de philosophie des sciences se propose d'analyser la contribution de la primatologie à la transformation du cadre théorique employé en paléanthropologie pour penser l'évolution de la bipédie. Alors que les découvertes fossiles sont souvent présentées comme l'élément moteur du changement théorique dans cette discipline, nous montrons que les études sur la diversité locomotrice des primates ont également joué un rôle fondamental pour déconstruire certains schémas interprétatifs fréquemment utilisés dans l'analyse des restes fossiles d'hominines. À travers notre approche épistémologique, nous montrons comment les méthodologies novatrices employées en primatologie peuvent constituer des outils conceptuels et analytiques susceptibles d'être mobilisés en paléanthropologie. Ces outils permettent de s'affranchir d'un certain anthropocentrisme fondé sur l'équivalence entre bipède et hominine et par conséquent de proposer de nouvelles hypothèses quant à l'origine et l'évolution de la bipédie.

In recent decades, the way paleoanthropologists conceive of bipedalism has changed considerably. If bipedalism was once thought to be a unique characteristic, specific to the hominin lineage and marking its origin, the hypothesis of its anatomical and behavioral diversity, envisaged since the 1960s, is now widely accepted. With a history and philosophy of science angle, this article aims to analyze the contribution of primatology to the transformation of the theoretical framework used in paleoanthropology to think about the evolution of bipedalism. While fossil discoveries are often presented as the driving force of theoretical change in this discipline, we show that studies on primate locomotor diversity have also played a fundamental role in deconstructing certain interpretative schemes frequently used in the analysis of hominin fossil remains. Through our epistemological approach, we show how the innovative methodologies used in primatology can constitute conceptual and analytical tools that can be mobilized in paleoanthropology. These tools make it possible to free this field from a certain anthropocentrism based on the equivalence between biped and hominin and consequently to propose new hypotheses concerning the origin and evolution of bipedalism.

INDEX

Mots-clés : Epistémologie, Histoire de la paléanthropologie, Primates, Hominines, Locomotion, Modèles, Bipédie

Keywords : Epistemology, History of paleoanthropology, Primates, Hominins, Locomotion, Models, Bipedalism

AUTEURS

MATHILDE LEQUIN

UMR PACEA – De la Préhistoire à l'Actuel, Université de Bordeaux / CNRS, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, 33615 Pessac, France

Auteur pour la correspondance : mathilde.lequin@u-bordeaux.fr

Numéro ORCID : <https://orcid.org/0000-0001-8590-6650>

FRANÇOIS MARCHAL

UMR 7268 ADES - Anthropologie Bioculturelle, Droit, Ethique et Santé, Université d'Aix-Marseille / CNRS / EFS, Faculté de Médecine - Secteur Nord, CS80011, Boulevard Pierre Dramard, 13344

Marseille cedex 15, France

francois.marchal@univ-amu.fr

Numéro ORCID : <https://orcid.org/0000-0001-7479-2360>