
Variation morphologique et concept d'espèce en paléanthropologie : l'exemple d'*Australopithecus* en Afrique australe

Morphological variation and species concept in palaeoanthropology: comments on Australopithecus from southern Africa

Amélie Beaudet



Édition électronique

URL : <https://journals.openedition.org/bmsap/10398>

DOI : [10.4000/bmsap.10398](https://doi.org/10.4000/bmsap.10398)

ISSN : 1777-5469

Éditeur

Société d'Anthropologie de Paris

Référence électronique

Amélie Beaudet, « Variation morphologique et concept d'espèce en paléanthropologie : l'exemple d'*Australopithecus* en Afrique australe », *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* [En ligne], 34 (2) | 2022, mis en ligne le 27 octobre 2022, consulté le 15 février 2023. URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/10398> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/bmsap.10398>



Creative Commons - Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International
- CC BY-NC-ND 4.0

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>



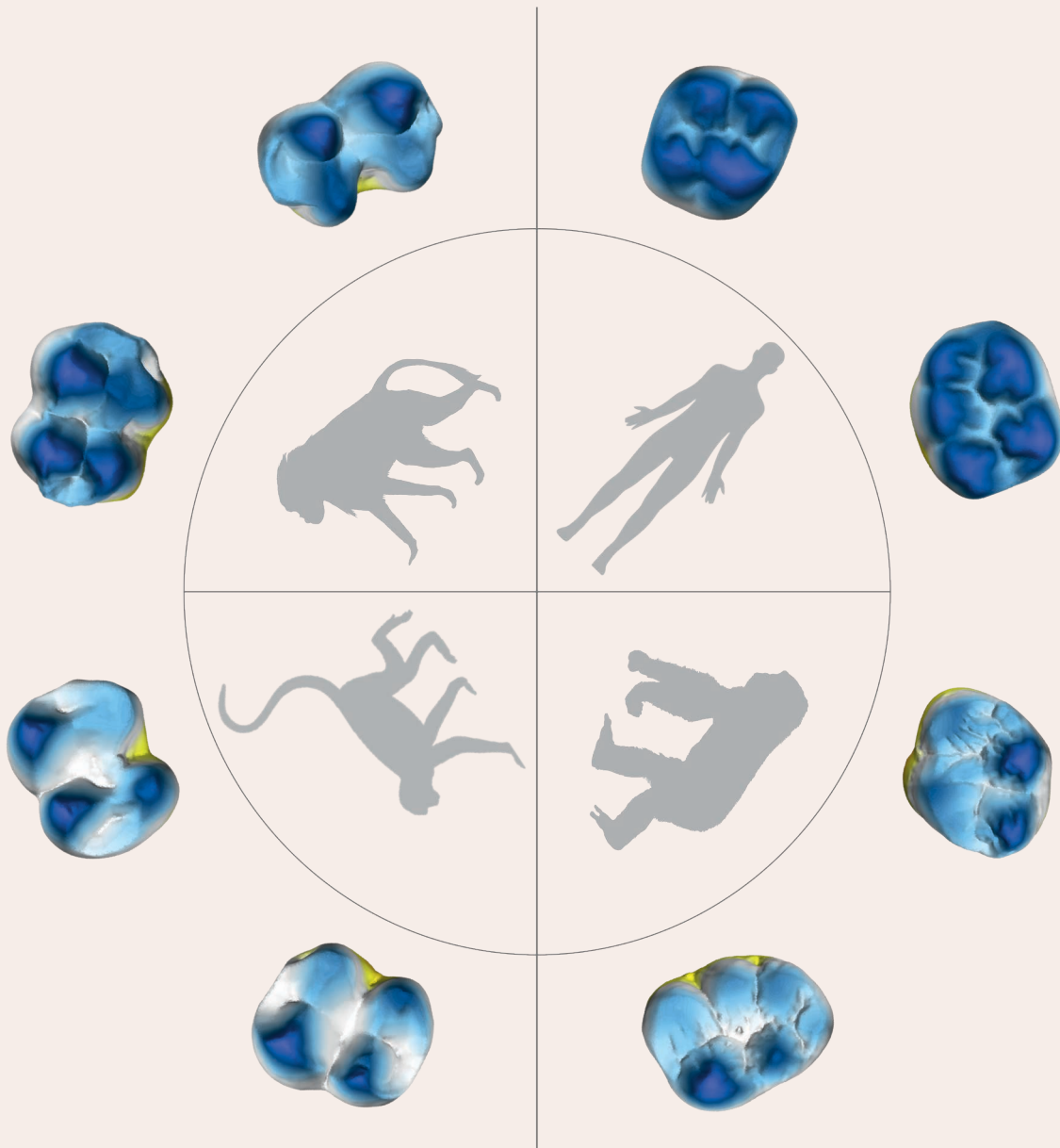
BMSAP

Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris

VOLUME 34 # 2
OCTOBRE 2022

ISSN 0037-8984

Publication fondée en 1859



Revue soutenue par l'Institut des Sciences Humaines et Sociales du CNRS



BMSAP

Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris

Éditions

BMSAP

Société d'anthropologie de Paris

Musée de l'Homme

17 Place du Trocadéro et du 11 Novembre

75016 Paris, France

Directeur de publication

Aurélien MOUNIER

Rédacteurs en chef

Sacha KACKI (Bordeaux)

Yann HEUZÉ (Bordeaux)

Les *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* (BMSAP) ont été créés en même temps que la *Société d'Anthropologie de Paris* (SAP), en 1859, et sont ainsi la plus ancienne publication au monde dans le domaine de l'anthropologie biologique.

Les BMSAP couvrent, de manière pluridisciplinaire, les divers champs de l'anthropologie, aux frontières du biologique et du culturel. À ce titre, la revue s'intéresse à l'origine et à l'évolution des Hominidés, aux processus de peuplements déduits des données archéologiques, génétiques et démographiques, à la dynamique de changements des sociétés et de leurs environnements et aux réponses biologiques, sociales et culturelles qu'ils induisent, à l'archéo-anthropologie funéraire, ainsi qu'à l'histoire de la discipline. Les BMSAP publient, en français ou en anglais, des articles originaux, des revues de synthèses et des notes. Ils publient aussi des comptes rendus de lecture, la liste des thèses soutenues chaque année dans la discipline et les résumés des journées annuelles de la *Société d'Anthropologie de Paris*.



Comité de rédaction

Benoît BERTRAND (Lille)

Fanny BOCQUENTIN (Nanterre)

Cécile BUQUET-MARCON (Paris)

Guillaume DAVER (Poitiers)

Morgane GIBERT (Toulouse)

Gwenaëlle GOUDE (Aix-en-Provence)

Franck GUY (Poitiers)

Yann HEUZÉ (Bordeaux)

Sacha KACKI (Bordeaux)

Anne LE MAÎTRE (Vienne, Autriche)

François MARCHAL (Marseille)

Aurélien MOUNIER (Paris)

Olivia MUNOZ (Paris)

Christine VESCHAMBRE-COUTURE (Bordeaux)

Camille NOÛS (Laboratoire Cogitamus)

Philippe DE SOUTO BARRETO (France)

Richard DELISLE (Canada)

Olivier DUTOUR (France)

Katerina HARVATI (Allemagne)

John HAWKS (États-Unis)

Évelyne HEYER (France)

Trenton HOLLIDAY (États-Unis)

Jean-Jacques HUBLIN (Allemagne)

Louise HUMPHREY (Royaume-Uni)

Christopher KNÜSEL (France)

Marta LAHR (Royaume-Uni)

Giorgio MANZI (Italie)

Hans Christian PETERSEN (Danemark)

Gilles PISON (France)

Caroline POLET (Belgique)

Alicia SANCHEZ MAZAS (Suisse)

Frédérique VALENTIN (France)

Martine VERCAUTEREN (Belgique)

Comité de lecture

Françoise AUBAILE (France)

Alfredo COPPA (Italie)

Eugénia CUNHA (Portugal)

Kristiaan D'AOÛT (Royaume-Uni)

Pierre DARLU (France)

Isabelle DE GROOTE (Royaume-Uni)

Traductrice/correctrice

Ilona BOSSANYI (France)

Mise en page

Fabien TESSIER (France)

Soumission des manuscrits

redacchef@sapweb.fr

Contactez la Société d'Anthropologie de Paris

www.sapweb.fr

Illustration de couverture

Topographie 3D de dents de procolobe, théropithèque, humain et gorille actuels
Walker et al., 2022 (DAO : Axelle WALKER)

Droits d'auteurs

Ne peuvent être présentés au comité de rédaction que des manuscrits n'ayant pas été simultanément présentés ailleurs, n'ayant pas déjà été publiés ou n'étant pas en cours de publication. En présentant un manuscrit, les auteurs s'engagent à déléguer à la *Société d'Anthropologie de Paris*, à partir du moment où l'article est accepté, les droits de diffusion du texte et des illustrations. Les auteurs conservent toutefois la propriété intellectuelle et les droits d'auteurs sur le contenu original de leur contribution. Ils disposent du droit de la reproduire tout ou partie, sous forme imprimée ou électronique, sous réserve de faire explicitement référence à la publication originale dans les BMSAP. Bien que les données et informations fournies dans ce périodique soient censées être vraies et exactes au moment de leur mise en ligne, les BMSAP et OpenEdition déclinent toute responsabilité quant aux erreurs et omissions qui pourraient se produire. La rédaction du journal rappelle que les opinions exprimées dans les articles ou reproduites dans les analyses n'engagent que les auteurs.

Diffusion



<https://journals.openedition.org/bmsap/>

ISSN version électronique : 1777-5469



Variation morphologique et concept d'espèce en paléanthropologie : l'exemple d'*Australopithecus* en Afrique australe

Morphological variation and species concept in palaeoanthropology: comments on Australopithecus from southern Africa

Amélie Beaudet  1,2,3*

1 Department of Archaeology, University of Cambridge, Cambridge, United Kingdom

2 School of Geography, Archaeology and Environmental Studies, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa

3 Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, Espanya

* beaudet.amelie@gmail.com

Reçu : 02 octobre 2021 ; accepté : 23 septembre 2022
Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris

Cette note fait suite à une communication présentée lors des 1846^{es} journées de la Société d'Anthropologie de Paris dans le cadre de la session "Humanité(s) : définition(s), diversités et limites"

Résumé – Interpréter et comprendre la variation morphologique au sein des hominines fossiles représente l'un des défis majeurs de la paléanthropologie. L'absence d'une définition consensuelle du concept d'espèce en paléontologie, associée à la nature fragmentaire du registre fossile, affecte notre appréciation de la diversité taxinomique des hominines fossiles. Les débats historiques autour des restes fossiles attribués à *Australopithecus* en Afrique australe constituent un exemple marquant de l'impact de ces questionnements sur notre compréhension actuelle de l'évolution humaine. Dès les premières découvertes, les rapports scientifiques font état d'une très forte variation morphologique au sein de cet assemblage. Les fouilles qui ont suivi ainsi que l'étude des fossiles ont depuis confirmé cette variation remarquable. Alors que certains y décèlent la présence de plusieurs espèces du genre *Australopithecus*, d'autres explorent des hypothèses alternatives pour tenter d'expliquer cette surprenante variation. Loin d'être anecdotique, une forte diversité taxinomique au sein de ce genre modifierait profondément notre conception des mécanismes de spéciation des hominines du Plio-Pleistocène. Dans cette synthèse, je m'attache tout d'abord à rappeler les facteurs susceptibles de jouer un rôle dans la variation morphologique au sein du registre fossile et les discussions autour du concept d'espèce en paléanthropologie avant d'aborder l'histoire des découvertes et les études qui ont soulevé certains questionnements autour de la diversité chez *Australopithecus* en Afrique australe et d'examiner les facteurs qui en seraient à l'origine.

Mots clés – Hominines, "Berceau de l'Humanité", variation morphologique, polymorphisme, Plio-Pléistocène

Abstract – Interpreting and understanding morphological variation within the fossil hominin record represent one of the major challenges in palaeoanthropology. The lack of a consensual definition of the species concept in palaeontology, together with the fragmentary nature of the fossil record, greatly impact our understanding of the fossil hominin taxonomic diversity. Historical debates around the fossil remains attributed to *Australopithecus* in southern Africa is an emblematic example of the influence of those questions on our understanding of human evolution. Since the earliest discoveries, scientific papers have been reporting a high degree of morphological variation within this assemblage. Since then, subsequent excavations have confirmed this outstanding variation. While some authors interpret this variation as a proof of the presence of more than one *Australopithecus* species, others explore alternative hypotheses to tentatively explain this variation. Far from being anecdotal, this presumed taxonomic diversity within the genus *Australopithecus* would substantially modify our grasp of speciation processes within Plio-Pleistocene hominins. In this synthesis, I describe the factors that play a role in morphological variation before going through the history of discoveries and studies that raised concerns and questions about the diversity within southern African *Australopithecus* and investigating the factors that may explain this conundrum.

Keywords – Hominins, "Cradle of Humankind", morphological variation, polymorphism, Plio-Pleistocene

Les facteurs à l'origine de la variation morphologique dans le registre fossile

Quantifier et comprendre la diversité hominine passée est l'un des enjeux clés des recherches en paléanthropologie. L'existence (et parfois la co-existence) de différents taxons nous apportent en effet de précieux témoignages des phénomènes de spéciation au sein de notre lignée. Cependant, explorer la diversité passée nécessite de pouvoir mesurer et interpréter la variation entre et au sein même de ces taxons. La variation morphologique est traditionnellement mesurée de manière qualitative (observation de la variation dans l'aspect externe des structures anatomiques, p. ex., Clarke et Kuman, 2019) et/ou quantitative (mesure de la variation dans la taille ou la forme des structures anatomiques, p. ex., dimensions dentaires, Moggi-Cecchi et al., 1998 ; morphologie de la jonction émail-dentine, Fornai et al., 2015), et repose sur les analyses statistiques des données (p. ex., pour tester la robustesse des classifications des spécimens, Zanolli et al., 2022). Dans cet article, le terme de diversité est utilisé dans le sens de diversité taxinomique, c'est-à-dire la présence de plusieurs entités taxinomiques au sein d'un même échantillon. La variation désigne ici les différences phénotypiques observées entre des spécimens d'une même unité taxinomique, chronologique, géographique ou morphologique.

Cinq facteurs principaux doivent être considérés dans l'interprétation de la variation morphologique au sein du registre fossile. L'explication systématiquement examinée est celle de la diversité taxinomique, c'est-à-dire la présence de plusieurs espèces. Dans ce cadre, les espèces de primates actuelles sont souvent utilisées comme référence, avec le postulat d'une variation intra- et inter-spécifique comparable entre les espèces actuelles et fossiles (p. ex., Harvati et al., 2004). Avec ce postulat, si le degré de variation quantifié dans l'assemblage fossile est supérieur à la variation inter-individuelle observée chez les taxons actuels, alors l'hypothèse de la présence de plusieurs espèces ne peut être exclue. Néanmoins, il est nécessaire de rappeler que le degré de variation au sein des espèces actuelles de primates peut également fluctuer entre les espèces, et la frontière entre variation intra- et inter-spécifique être difficilement tracée (p. ex., Aiello et al., 2000). Cet aspect complique encore l'interprétation du registre fossile et de sa variation.

L'hypothèse alternative à considérer est celle de facteurs à l'origine d'une forte variation intra-spécifique. Dans ce cadre, quatre facteurs sont à examiner. Tout d'abord, le dimorphisme sexuel représente une source majeure de variation morphologique. Sans la préservation de tissus mous ou de matériel génétique, il est difficile d'établir une diagnose précise des caractères biologiques spécifiques à chacun des sexes au sein du registre fossile. Les critères utilisés pour identifier les individus fossiles comme étant femelles ou mâles sont calqués sur le dimorphisme des primates actuels (voir Plavcan et Copes, 2001). Cependant, ce dimorphisme sexuel peut s'exprimer à divers degrés selon les taxons, et les analogies avec les primates actuels peuvent se révéler incorrectes (voir Plavcan et Copes, 2001). La présence d'individus

immatures dans les assemblages, qui n'ont pas toujours développé les caractères diagnostiques de leur espèce, ajoute une difficulté supplémentaire à l'interprétation de la variation morphologique. La possibilité d'observer des variants régionaux est également à prendre en considération. Enfin, des variations diachroniques sont susceptibles d'interférer avec le signal taxinomique. En paléontologie, le phénomène de "time-averaging" est bien connu et désigne le processus par lequel des événements qui sont intervenus à différents moments semblent être contemporains (Kowalewski, 1995). Dans le cas de la variation morphologique, des caractères à différents stades évolutifs pourraient ainsi co-exister au sein d'un même assemblage, et créer cette variation inhabituelle.

Le concept d'espèce en paléanthropologie

Les discussions autour de la mesure de la diversité et l'interprétation de la variation sont dépendantes du concept d'espèce employé. Plusieurs définitions de l'espèce co-existent dans la littérature scientifique. Depuis le concept de l'espèce biologique énoncé par E. Mayr (1942) et basé sur le principe d'interfécondité, d'autres concepts ont vu le jour, comme celui de l'espèce écologique, qui met l'accent sur la notion de niche écologique (Andersson, 1990), ou celui d'espèce génétique, selon lequel les membres d'une même espèce doivent être génétiquement isolés des autres groupes (Mallet, 1995). La définition d'espèce en paléontologie doit tenir compte d'un certain nombre de limites, à commencer par la nature du registre fossile, essentiellement composé de restes osseux et dentaires souvent fragmentaires. Dans ce contexte, deux définitions ont plus particulièrement retenu l'attention des paléontologues ; celle de l'espèce phylogénétique et celle de l'espèce évolutionnaire. L'identification d'espèces phylogénétiques s'appuie sur la présence de caractères phénotypiques spécifiques chez les spécimens fossiles (Cracraft, 1983), tandis que le concept de l'espèce évolutionnaire repose sur le critère d'ancêtres et descendants partageant une histoire évolutionnaire propre (Simpson, 1951). Lorsque l'information génétique est préservée (p. ex., Krause et al., 2010), l'espèce génétique peut également intervenir dans les discussions taxinomiques. Enfin, un dernier concept largement utilisé en paléanthropologie est celui de chrono-espèce, défini comme une subdivision d'une lignée qui acquiert des caractéristiques phénotypiques à un temps donné et un endroit donné (p. ex., Eldredge, 1993).

Le concept de l'espèce en paléanthropologie a fluctué au gré des découvertes et des progrès technologiques, notamment avec le développement de l'imagerie et l'essor de l'anthropologie génétique, mais également des changements de paradigmes (p. ex., l'introduction de la théorie des équilibres ponctués, Eldredge et Gould, 1972). En particulier, l'histoire de la discipline a été marquée par une certaine rupture entre, d'une part, les "splitters", c'est-à-dire les auteurs.e.s qui reconnaissent la présence de multiples lignées et espèces (p. ex., Wood et al., 2020), et les "lumpers",

défendant la pratique inverse (p. ex., certain.e.s proposent d'inclure l'hypodigme d'*Homo erectus* au sein d'*Homo sapiens*, Wolpoff et al., 1994). Loin d'être anecdotique, ces incertitudes et débats affectent également notre compréhension de la diversité humaine à une échelle taxinomique plus large, avec la remise en cause de la définition même du genre *Homo*. D'abord considérée comme "évidente" (*Nosce te ipsum*) par Linné (1758, voir Spamer, 1999) dont la définition est inapplicable aux fossiles car non basée sur des caractères phénotypiques, elle a été par la suite reconsidérée par Leakey et collègues en 1964, après la découverte des premiers restes d'*Homo habilis*. Dans ce cadre, les auteurs listent un certain nombre de critères diagnostiques, où figurent, entre autres, un cerveau volumineux, la fabrication d'outils ou encore la bipédie. Ces critères ont été peu à peu remis en cause et reconsidérés avec la découverte de vestiges démontrant la présence d'espèces humaines avec un cerveau de la taille de celui d'*Australopithecus*, ou d'artefacts lithiques suggérant la maîtrise de la taille d'outils avant l'émergence du genre *Homo* (Falk et al., 2005 ; Harmand et al., 2015). Cet exemple met en exergue la difficulté de définir des unités taxinomiques en paléanthropologie, que ce soit au niveau du genre ou de l'espèce.

Comment expliquer que le système de classification d'un taxon aussi étudié que celui des hominines soit autant débattu ? Une partie de la réponse se trouve dans notre connaissance partielle de cette variation et des facteurs qui l'influencent. Dans cet article, je propose d'aborder ces problèmes à l'aide d'un exemple concret, qui est celui du registre d'*Australopithecus* en Afrique australe. En effet, les restes fossiles attribués à ce genre sont nombreux et relativement bien conservés (p. ex., le site de Sterkfontein, dont le Membre 4 est particulièrement riche et dont le Membre 2 a fourni le squelette le plus complet d'*Australopithecus* jamais mis au jour, Stratford, 2018 ; Clarke et Kuman, 2019). Ce contexte est ainsi tout indiqué pour étudier la variation chez les hominines fossiles et son impact sur notre compréhension de la diversité passée. Cette note a pour but d'introduire une réflexion autour du concept d'espèce en paléanthropologie et du problème de l'interprétation de la variation qui est approfondie dans Beaudet (sous presse).

Le débat sur la diversité taxinomique chez *Australopithecus* en Afrique australe

L'Afrique du Sud a joué un rôle déterminant dans l'histoire de la paléanthropologie, à la fois par la découverte du tout premier hominine fossile sur le sol africain qui a conduit à la création du genre *Australopithecus* (Dart, 1925), et par la richesse des sites paléontologiques du Pliocène et Pléistocène, notamment dans la région du "Berceau de l'Humanité" classée "World Heritage Site" par l'UNESCO. À titre d'exemple, le site de Sterkfontein a livré près d'un millier de restes d'hominines depuis le début des collectes de fossiles dans les années 30 (Broom, 1936 ; Stratford, 2018). Cette densité exceptionnelle de restes fossiles et leur préservation remarquable (p. ex., le squelette presque complet

de "Little Foot" ; Clarke, 2019) sont en partie liées à leur contexte géologique. Les dépôts qui renferment ces fossiles proviennent d'accumulations souterraines dans des cavités creusées au sein de la dolomie et connectées à la surface via des avens (voir Brain, 1981 ; Stratford, 2017 ; 2020). La présence d'hominines dans ces cavités est liée, entre autres, à l'activité des carnivores, aux pièges naturels ou bien encore au piégeage des formations superficielles (Brain, 1981 ; Pickering et al., 2004a,b). Une fois dans la cavité, un phénomène de cimentation par la calcite transforme les apports exogènes en une véritable brèche.

L'abondance et la qualité des restes crânio-dentaires et post-crâniens fossiles de ces sites offrent l'opportunité de quantifier la paléobiodiversité chez les hominines de cette période. La transition Plio-Pléistocène est marquée par d'importants changements environnementaux et des bouleversements taxinomiques profonds dans les populations de mammifères d'Afrique. Plus précisément, les enregistrements à la fois régionaux et globaux révèlent une augmentation de l'aridité et l'apparition d'habitats variés en Afrique à la fin du Pliocène, tandis que le registre fossile témoigne d'une radiation évolutionnaire forte chez les primates, notamment au sein du genre *Australopithecus* (Elton, 2001 ; Bobe et al., 2002 ; De Menocal, 2004).

Le premier spécimen adulte d'*Australopithecus* découvert en Afrique du Sud, TM 1511, a été retrouvé à Sterkfontein, et initialement attribué par R. Broom à *Australopithecus transvaalensis* (Broom, 1936 ; figure 1). Par la suite, il propose de classer ce spécimen dans un nouveau genre, *Plesianthropus* (Broom, 1938). À Makapansgat, R. Dart (1948) identifie ensuite une autre espèce d'*Australopithecus*, *Australopithecus prometheus*, à partir du spécimen type MLD 1. Quelques années plus tard, J. Robinson (1954) réattribue finalement les spécimens de ces taxons à *Australopithecus africanus*. Depuis, le nombre de restes découverts, et avec lui l'hypodigme d'*Australopithecus*, n'a cessé de croître au fil des campagnes de fouilles. À partir de l'étude de ces assemblages, notamment celui de Sterkfontein, les expert.e.s notent une forte variation morphologique, que certain.e.s qualifient de polymorphisme (c.-à-d. la présence de groupes morphologiques). Les restes crânio-dentaires et post-crâniens ont fait l'objet de nombreuses études qui rapportent ainsi une forte variation en termes de taille et de morphologie au sein d'*Australopithecus* (p. ex., Kimbel et White, 1988 ; Berger et Tobias, 1996 ; Lockwood et Tobias, 2002 ; Partridge et al., 2003 ; Moggi-Cecchi et al., 2006 ; DeSilva et al., 2012 ; voir Grine, 2013 ; 2019 pour une synthèse ; Zipfel et al., 2020).

Comment alors interpréter cette variation, à l'aune des cinq facteurs exposés précédemment ? Considérons tout d'abord l'hypothèse de diversité taxinomique. Par exemple, Lockwood et Tobias (2002) observent des caractères crâniens proches de ceux de *Paranthropus* dans l'assemblage d'*Australopithecus* de Sterkfontein, comme par exemple l'orientation de la surface postérieure du pétreux ou l'aspect arrondi de la portion latérale de la marge orbitale inférieure, et d'autres plus proches des humains. Ils considèrent donc

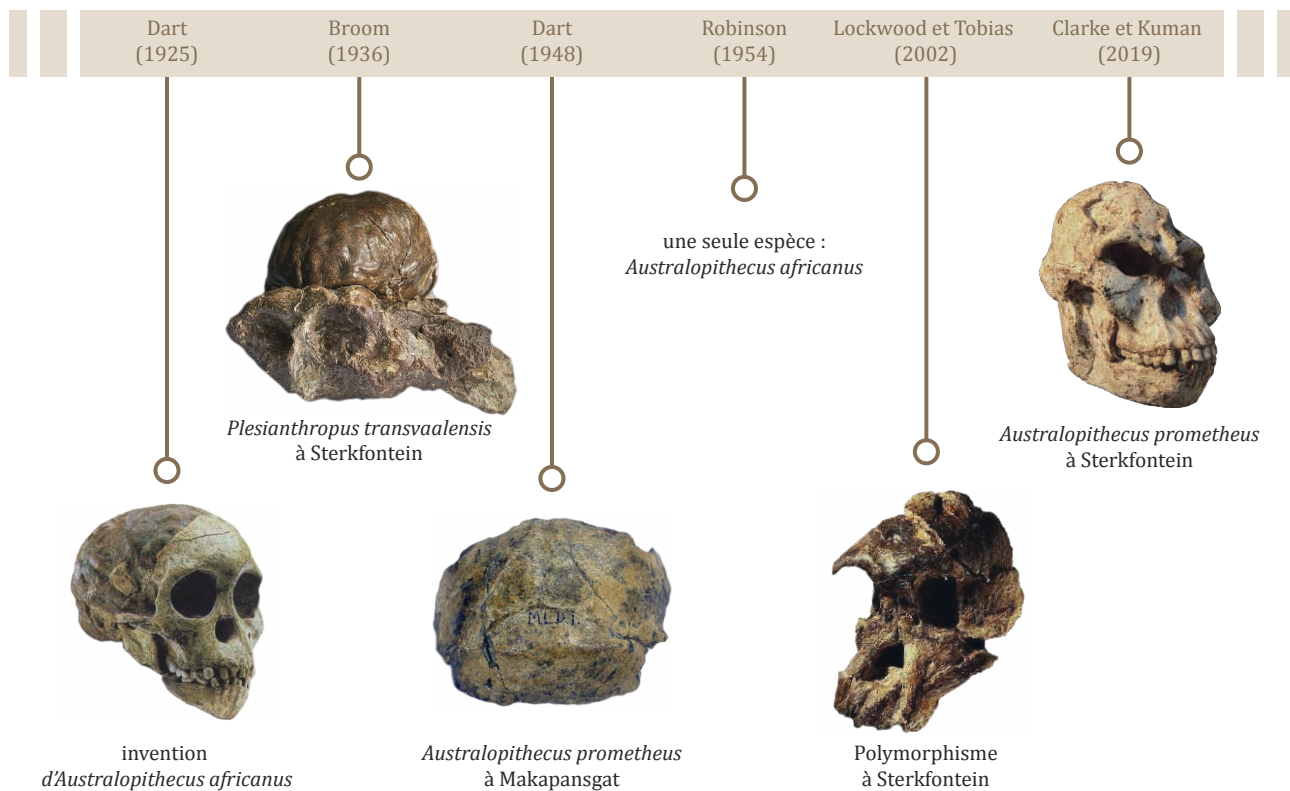


Figure 1. Chronologie des découvertes et interprétation du registre d'*Australopithecus* en Afrique du Sud / *Chronology of the discoveries and related interpretations of the southern African record of Australopithecus*

la possibilité de la présence à Sterkfontein d'une seconde espèce d'*Australopithecus*, différente d'*Australopithecus africanus*. Cette hypothèse est notamment explorée et soutenue par R. Clarke, qui propose d'attribuer "Little Foot", mais également d'autres spécimens de Sterkfontein (comme StW 252, Sts 71, StW 505), à cette seconde espèce, qu'il identifie comme *Australopithecus prometheus*, sur la base de caractères crânio-dentaires spécifiques comme des lignes temporales convergentes qui forment une crête sagittale, des arcades zygomatiques robustes ou encore un large espace inter-orbital (Clarke, 1988 ; 1990 ; 1994 ; 2008 ; 2013 ; Clarke et Kuman, 2019). À l'inverse, d'autres chercheurs.e.s, dont les observations du registre fossile corroborent une importante variation morphologique au niveau dentaire et des éléments post-crâniens, comme par exemple la taille des dents permanentes, la morphologie de la jonction émail-dentine ou de la diaphyse humérale, excluent la présence d'une espèce autre que *Australopithecus africanus* sur ce même site sur la base de leurs études comparatives de la variation (Moggi-Cecchi et al., 2006 ; Grine, 2013 ; 2019 ; Fornai et al., 2015 ; Lague et Menter, 2020).

Si la variation géographique n'est pas un facteur à prendre en considération à Sterkfontein, elle peut cependant être à l'origine (en plus du facteur temps, voir ci-dessous) des différences observées entre les assemblages de Sterkfontein et Makapansgat, ce dernier site étant situé en dehors du "Berceau de l'Humanité". Par exemple, en décrivant le

spécimen MLD 1 à Makapansgat, Dart (1848) note des différences avec les hominines de Sterkfontein (alors attribués à *Plesianthropus transvaalensis*) et avec *Australopithecus africanus* (alors représenté par l'enfant de Taung), notamment dans le positionnement de l'opisthocranion et de l'opisthion, et l'aspect des sutures de l'os occipital, qui justifieront sa proposition de créer l'espèce *Australopithecus prometheus*. Si l'on considère l'ensemble de ces spécimens comme appartenant à la même espèce, ces variations pourraient par exemple refléter des spécificités régionales.

Notre méconnaissance du degré de dimorphisme sexuel chez les hominines fossiles impacte directement notre compréhension de la variation chez *Australopithecus*. Un des exemples les plus marquants pour ce taxon en Afrique du Sud est celui de "Mrs Ples". Alors qu'il s'agit du crâne le plus complet d'*Australopithecus africanus* disponible à ce jour, il subsiste toujours des interrogations sur son attribution sexuelle (Broom et Robinson, 1950 ; Thackeray et al., 2002 ; Grine et al., 2012).

La présence de restes d'individus immatures constitue une autre source possible de variation. Ainsi, un certain nombre des spécimens identifiés comme irrécyclables avec l'hypodigme d'*Australopithecus africanus* n'ont pas atteint le stade adulte (p. ex., Lockwood et Tobias, 2002). Par ailleurs, le spécimen type d'*Australopithecus africanus*, l'enfant de Taung, est lui-même un individu immature (Dart, 1925).

Enfin, le dernier aspect à considérer est celui du facteur temporel. Au sein du Membre 4 de Sterkfontein, qui contient un assemblage très variable d'*Australopithecus*, les dépôts couvrent près de 600 000 ans (Pickering et Kramers, 2010 ; Stratford et Caruana, 2018). Cette fenêtre temporelle n'exclut pas la possibilité d'une seule et même lignée qui évolue et varie dans le temps. C'est par exemple l'hypothèse invoquée pour la lignée *Australopithecus anamensis-afarensis* en Afrique de l'Est (Kimbel et al., 2006). Dans cet exemple, les spécimens proviennent de différentes localités (Allia Bay, Kanopoi, Laetoli et Hadar) et sont datés entre 4,2 et 2,95 millions d'années (Du et al., 2020). D'après l'étude des caractères crânio-dentaires, certains.e.s auteur.e.s avancent l'hypothèse d'une lignée évoluant de façon anagénétique (Kimbel et al., 2006), ce qui, dans une perspective taxinomique, pourrait plaider en faveur d'une espèce évolutionnaire unique (Simpson, 1951). Cependant, la récente découverte d'un crâne d'*Australopithecus anamensis* de 3,8 millions d'années à Woranso-Mille en Éthiopie, qui suggère que les deux espèces ont co-existé pendant au moins 100 000 ans, questionne cette hypothèse (Haile-Selassie et al., 2019). La mise en place d'une analyse géospatiale à haute résolution de la distribution des restes fossiles au sein des séquences stratigraphiques de Sterkfontein et la datation des différents niveaux (p. ex., Granger et al., 2022) seront déterminantes pour corréliser les variations morphologiques au contexte chronologique et tester cette hypothèse (Stratford, 2018). Par exemple, de nombreuses discussions subsistent sur la localisation de certains fossiles clés dans le Membre 4 de Sterkfontein (p. ex., StW 151, StW 53, Sts 19 ; Tobias et Hughes, 1969 ; Clarke, 1990 ; Moggi-Cecchi et al., 1998 ; Kuman et Clarke, 2000 ; Thackeray et Gommery, 2002 ; Stratford, 2017).

Synthèse et perspectives

La variation est le substrat sur lequel la sélection opère (Darwin, 1859), la comprendre est donc une nécessité absolue pour décrypter les mécanismes évolutionnaires en jeu dans notre histoire. Le concept d'espèce en paléanthropologie est sujet à de nombreux débats et controverses, tous liés à notre capacité à identifier, quantifier et comprendre la variation morphologique qui s'exprime dans le registre fossile. Cette variation, lorsqu'elle s'exprime au-delà de la variation inter-individuelle observée chez les espèces actuelles, peut signaler la présence de plusieurs espèces dans l'assemblage fossile et ainsi traduire une forte diversité taxinomique à un temps donné de notre évolution.

Plusieurs pistes s'ouvrent désormais pour tenter de résoudre le débat d'une ou plusieurs espèces d'*Australopithecus* pendant la transition du Plio-Pléistocène en Afrique australe. Tout d'abord, au-delà de l'identification de caractères porteurs d'une information taxinomique fiable (p. ex., la surface émail-dentine codée génétiquement, Corruccini, 1987), une connaissance fine de la variation chez les primates actuels est indispensable pour notre compréhension de la variation passée. Seule la possibilité de quantifier les variations, même

subtiles, dans l'expression des caractères diagnostiques et de les comparer avec les espèces actuelles nous permettra d'apporter une réponse claire à la question de la diversité taxinomique (p. ex., avec les outils de morphométrie géométrique, mais également au niveau statistique, avec l'apprentissage automatique). Par ce biais, les incertitudes liées au dimorphisme sexuel ou au stade de développement de l'individu seront minimisées. L'analyse quantitative de caractères morphologiques qui participent à la formation de morphogroupes dans l'assemblage d'*Australopithecus* du Membre 4 de Sterkfontein (p. ex., Fornai et al., 2015 ; Beudet et al., 2019), combiné à un cadre chronostratigraphique robuste, pourrait aussi aboutir à une compréhension fiable des mécanismes évolutionnaires.

Remerciements

Cet article introduit des éléments développés plus en détail dans un article à paraître dans la revue *Evolutionary Anthropology* (Beudet, sous presse). Je souhaiterais remercier les deux experts pour leurs commentaires constructifs ainsi que la rédaction des *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*. Je remercie les institutions suivantes pour leur soutien financier : Erasmus Mundus program 'A European and South African Partnership on Heritage and Past+' (AESOP+ program), Claude Leon Foundation, DST-NRF Centre of Excellence in Palaeosciences (CoE-Pal), French Institute of South Africa (IFAS), National Research Foundation of South Africa (Research Development Grants for Y-Rated Researchers, grant number 129336), University of the Witwatersrand (URC). Pour leurs collaborations scientifiques, je remercie : M. Carmen Arriaza (Madrid), J. Braga (Toulouse), L. Bruxelles (Nîmes), K. Carlson (Los Angeles), R. Clarke (Johannesburg), J. Dumoncel (Toulouse), R. Foley (Cambridge), J. Heaton (Birmingham), R. Holloway (New York), K. Jakata (Johannesburg), K. Kuman (Johannesburg), M. Mirazón-Lahr (Cambridge), A. Oettlé (Pretoria), T. Pickering (Wisconsin), D. Stratford (Johannesburg), M. Tawane (Pretoria), J.F. Thackeray (Johannesburg), B. Wood (Washington), B. Zipfel (Johannesburg).

Références

- Aiello LC, Collard M, Thackeray JF et al (2000) Assessing exact randomization-based methods for determining the taxonomic significance of variability in the human fossil record. *South African Journal of Science* 96:179-183
- Andersson L (1990) The driving force: Species concepts and ecology. *Taxon* 39:375-382 [<https://doi.org/10.2307/1223084>]
- Beudet A (sous presse) The *Australopithecus* assemblage from Sterkfontein Member 4 (South Africa) and the concept of variation in palaeontology. *Evolutionary Anthropology*
- Beudet A, Clarke RJ, Bruxelles L et al (2019) The bony labyrinth of StW 573 ("Little Foot"): implications for hominin evolution and paleobiology. *Journal of Human Evolution* 127:67-80 [<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.12.002>]

- Berger LR, Tobias PV (1996) A chimpanzee-like tibia from Sterkfontein, South Africa and its implications for the interpretation of bipedalism in *Australopithecus africanus*. *Journal of Human Evolution* 30(4):343-348
- Bobe R, Behrensmeyer AK, Chapman RE (2002) Faunal change, environmental variability and late Pliocene hominin evolution. *Journal of Human Evolution* 42:475-497 [https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0535]
- Brain CK (1981) *The Hunters of the Hunted? An introduction to African Cave Taphonomy*, University of Chicago Press, Chicago, 365 p
- Broom R (1936) A new fossil anthropoid skull from South Africa. *Nature* 138:486-488
- Broom R (1938) The Pleistocene anthropoid apes of South Africa. *Nature* 142:377-379
- Broom R, Robinson JT (1950) Further evidence of the structure of the Sterkfontein ape-man *Plesianthropus*. *Transvaal Museum Memoirs* 4:7-83
- Clarke RJ (1988) A new *Australopithecus* cranium from Sterkfontein and its bearing on the ancestry of *Paranthropus*. In: Grine FE (ed) *Evolutionary history of the "robust" australopithecines*. Aldine de Gruyter, New York, pp 285-292
- Clarke RJ (1990) Observations on some restored hominid specimens in the Transvaal Museum, Pretoria. In: Sperber GH (ed) *From apes to angels: Essays in anthropology in honor of Phillip V. Tobias*. Wiley-Liss, New York, pp 135-151
- Clarke RJ (1994) On some new interpretations of Sterkfontein stratigraphy. *South African Journal of Science* 90:211-214
- Clarke RJ (2008) Latest information on Sterkfontein's *Australopithecus* skeleton and a new look at *Australopithecus*. *South African Journal of Science* 104:443-449
- Clarke RJ (2013) *Australopithecus* from Sterkfontein Caves, South Africa. In: Reed K, Fleagle JG, Leakey RE (eds) *The Paleobiology of Australopithecus*, Springer, Dordrecht, pp 105-123
- Clarke RJ (2019) Excavation, reconstruction and taphonomy of the StW 573 *Australopithecus prometheus* skeleton from Sterkfontein Caves, South Africa. *Journal of Human Evolution* 127:41-53 [https://doi.org/10.1016/j.jhev.2018.11.010]
- Clarke RJ, Kuman K (2019) The skull of StW 573, a 3.67 Ma *Australopithecus prometheus* skeleton from Sterkfontein Caves, South Africa. *Journal of Human Evolution* 134:102634 [https://doi.org/10.1016/j.jhev.2019.06.005]
- Corruccini RS (1987) The dentinoenamel junction in primates. *International Journal of Primatology* 8:99-114
- Cracraft J (1983) Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* 1:159-187
- Dart RA (1925) *Australopithecus africanus*: the man-ape of South Africa. *Nature* 115:195-199 [https://doi.org/10.1038/115195a0]
- Dart RA (1948) The Makapansgat proto-human *Australopithecus prometheus*. *American Journal of Physical Anthropology* 6(3): 259-283 [https://doi.org/10.1002/ajpa.1330060304]
- Darwin C (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray
- De Menocal PB (2004) African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters* 220(1-2):3-24 [https://doi.org/10.1016/S0012-821X(04)00003-2]
- DeSilva JM, Proctor DJ, Zipfel B (2012) A complete second metatarsal (StW 89) from Sterkfontein Member 4, South Africa. *Journal of Human Evolution* 63(3):487-496 [https://doi.org/10.1016/j.jhev.2012.05.010]
- Du A, Rowan J, Wang SC et al (2020) Statistical estimates of hominin origination and extinction dates: A case study examining the *Australopithecus anamensis-afarensis* lineage. *Journal of Human Evolution* 138:102688 [https://doi.org/10.1016/j.jhev.2019.102688]
- Eldredge N (1993) What, if anything, is a species? In: Kimbel WH, Martin LB (eds) *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*. Springer, New York, pp 3-20
- Eldredge N, Gould SJ (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf TJM (ed) *Models in Paleobiology*. Freeman Cooper, San Francisco, pp 82-115
- Elton S (2001) Locomotor and habitat classification of cercopithecoid postcranial material from Sterkfontein Member 4, Bolt's Farm and Swartkrans Members 1 and 2, South Africa. *Palaeontologia africana* 37:115-126
- Falk D, Hildebolt C, Smith K et al (2005) The Brain of LB1, *Homo floresiensis*. *Science* 308:242-245 [https://doi.org/10.1126/science.1109727]
- Fornai C, Bookstein FL, Weber GW (2015) Variability of *Australopithecus* second maxillary molars from Sterkfontein Member 4. *Journal of Human Evolution* 85:181-192 [https://doi.org/10.1016/j.jhev.2015.05.013]
- Granger DE, Stratford D, Bruxelles L et al (2022) Cosmogenic nuclide dating of *Australopithecus* at Sterkfontein, South Africa. *Proceeding of the National Academy of Science USA* 119(27): e212351611 [https://doi.org/10.1073/pnas.2123516119]
- Grine FE (2013) The Alpha Taxonomy of *Australopithecus africanus*. In: Reed KE, Fleagle JG, Leakey RE (eds) *The Paleobiology of Australopithecus*. Springer, Dordrecht, pp 74-104
- Grine FE (2019) The alpha taxonomy of *Australopithecus* at Sterkfontein: the postcranial evidence. *Comptes Rendus Palevol* 18 (3):335-352 [https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.01.004]
- Grine FE, Weber GW, Plavcan M et al (2012) Sex at Sterkfontein: 'Mrs. Ples' is still an adult female. *Journal of Human Evolution* 62(5):593-604 [https://doi.org/10.1016/j.jhev.2012.01.010]
- Haile-Selassie Y, Melillo SM, Vazzana A et al (2019) A 3.8-million-year-old hominin cranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Nature* 573:214-219
- Harmand S, Lewis JE, Feibel CS et al (2015) 3.3- million- year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature* 521: 310-315 [https://doi.org/10.1038/nature14464]
- Harvati K, Frost SR, McNulty KP (2004) Neanderthal taxonomy reconsidered: implications of 3D primate models of intra- and interspecific differences. *Proceeding of the National Academy of Science USA* 101(5):1147-1152 [https://doi.org/10.1073/pnas.0308085100]
- Kimbel WH, White TD (1988) Variation, sexual dimorphism and the taxonomy of *Australopithecus*. In: Grine FE (ed) *Evolutionary history of the "robust" australopithecines*. Aldine de Gruyter, New York, pp 175-192
- Kimbel WH, Lockwood CA, Ward CV et al. (2006) Was *Australopithecus anamensis* ancestral to *A. afarensis*? A case of anagenesis in the hominin fossil record. *Journal of Human Evolution* 51(2):134-152 [https://doi.org/10.1016/j.jhev.2006.02.003]

- Kowalewski M (1995) Time-Averaging, overcompleteness, and the geological record. *The Journal of Geology* 104(3):317-326
- Krause J, Fu Q, Good JM et al (2010) The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 464:894-897 [https://doi.org/10.1038/nature08976]
- Kuman K, Clarke RJ (2000) Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Sterkfontein, Member 5. *Journal of Human Evolution* 38(6):827-847 [https://doi.org/10.1006/jhev.1999.0392]
- Lague MR, Menter C (2020) The distal humerus. In: Zipfel B, Richmond B, Ward CV (eds) *Hominin postcranial remains from Sterkfontein, South Africa, 1969-1995*. Oxford University Press, Oxford, pp 49-64
- Lockwood CA, Tobias PV (2002) Morphology and affinities of new hominid cranial remains from Member 4 of the Sterkfontein Formation, Gauteng Province, South Africa. *Journal of Human Evolution* 42(4):389-450 [https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0532]
- Mallet J (1995) A species definition for the modern synthesis. *Trends Ecology Evolution* 10:294-299 [https://doi.org/10.1016/0169-5347(95)90031-4]
- Mayr E (1942) *Systematics and the origin of species*, Columbia University Press, New York, p 372
- Moggi-Cecchi J, Tobias PV, Beynon AD (1998) The mixed dentition and associated skull fragments of a juvenile fossil hominid from Sterkfontein, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology* 106(4):425-466 [https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199808)106:4<425::AID-AJPA2>3.0.CO;2-I]
- Moggi-Cecchi J, Grine FE, Tobias PV (2006) Early hominid dental remains from Members 4 and 5 of the Sterkfontein Formation (1966-1996 excavations): catalogue, individual associations, morphological descriptions and initial metrical analysis. *Journal of Human Evolution* 50(3):239-328 [https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.08.012]
- Partridge TC, Granger DE, Clarke RJ (2003) Lower Pliocene hominid remains from Sterkfontein. *Science* 300(5619):607-612 [https://doi.org/10.1126/science.1081651]
- Pickering R, Kramers JD (2010) Re-appraisal of the stratigraphy and determination of new U-Pb dates for the Sterkfontein hominid site, South Africa. *Journal of Human Evolution* 59(1):70-86 [https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.03.014]
- Pickering TR, Clarke RJ, Heaton JL (2004a) The context of Stw 573, an early hominid skull and skeleton from Sterkfontein Member 2: taphonomy and paleoenvironment. *Journal of Human Evolution* 46(3):279-297 [https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2003.12.001]
- Pickering TR, Clarke RJ, Moggi-Cecchi J (2004b) Role of carnivores in the accumulation of the Sterkfontein Member 4 hominid assemblage: a taphonomic reassessment of the complete hominid fossil sample (1936-1999). *American Journal of Physical Anthropology* 125(1):1-15 [https://doi.org/10.1002/ajpa.10278]
- Plavcan JM, Copes DA (2001) Metric variation and species recognition in the fossil record. *Evolutionary Anthropology* 10:204-222 [https://doi.org/10.1002/evan.20001]
- Robinson JT (1954) The genera and species of the Australopithecinae. *American Journal of Physical Anthropology* 12(2):181-200 [https://doi.org/10.1002/ajpa.1330120216]
- Simpson GG (1951) The species concept. *Evolution* 5:285-298 [https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1951.tb02788.x]
- Spamer EE (1999) Know thyself: Responsible science and the lectotype of *Homo sapiens* Linnaeus, 1758. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 149:109-114
- Stratford DJ (2017) A review of the geomorphological context and stratigraphy of the Sterkfontein Caves, South Africa. In: Klimchouk AN, Palmer AN, Waele JD et al (eds) *Hypogene Karst Regions and Caves of the World, Cave and Karst Systems of the World*. Springer, Berlin, pp 879-891
- Stratford DJ (2018) The Sterkfontein Caves after eighty years of paleoanthropological research: the journey continues. *American Anthropologist* 120:39-54 [https://doi.org/10.1111/aman.12982]
- Stratford DJ (2020) The geological setting, cave formation, and stratigraphy of the fossil-bearing deposits at Sterkfontein Caves. In: Zipfel B, Richmond B, Ward CV (eds) *Hominin postcranial remains from Sterkfontein, South Africa, 1969-1995*. Oxford University Press, Oxford, pp 8-20
- Stratford DJ, Caruana MV (2018) The long-term conservation of the *Australopithecus*-bearing Member 4 excavation walls at the Sterkfontein Caves, South Africa. *Studies in Conservation* 63:201-214 [https://doi.org/10.1080/00393630.2017.1307635]
- Thackeray JF, Gommery D (2002) Spatial distribution of australopithecine specimens discovered at Sterkfontein between 1947 and 1949. *Annals of the Transvaal Museum* 39:70-72
- Thackeray JF, Braga J, Treil J et al (2002) 'Mrs Ples' (Sts 5) from Sterkfontein: an adolescent male? *South African Journal of Science* 98:21-22
- Tobias PV, Hughes AR (1969) The new Witwatersrand University excavation at Sterkfontein. *The South African Archaeological Bulletin* 24:158-169 [https://doi.org/10.2307/3888295]
- White TD, WoldeGabriel G, Asfaw B et al (2006) Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*. *Nature* 440:883-889 [https://doi.org/10.1038/nature04629]
- Wood B, Doherty D, Boyle E (2020) Hominin taxic diversity. *Oxford Research Encyclopedia of Anthropology* [https://doi.org/10.1093/acrefore/9780190854584.013.194]
- Wolpoff M, Arbor A, Thome A (1994) The Case for Sinking *Homo erectus*. 100 Years of *Pithecanthropus* is Enough! *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 171:341-361
- Zanolli C, Davies TW, Joannes-Boyau R et al (2022) Dental data challenge the ubiquitous presence of *Homo* in the Cradle of Humankind 119:e2111212119 [https://doi.org/10.1073/pnas.2111212119]
- Zipfel B, Richmond BG, Ward CV (2020) *Hominin postcranial remains from Sterkfontein, South Africa, 1936-1995*. Oxford University Press, Oxford, p 208