

(voir la loi de Walther [Ebbighausen et Korn, 2013]). Bien sûr, certains de ces bouleversements peuvent aussi avoir eu pour conséquence l'érosion d'anciens dépôts : les archives géologiques sont donc aussi des archives du temps disparu. Le ou la paléontologue qui crapahute d'un bout à l'autre d'un affleurement rocheux pour rassembler des fossiles ou prendre note de leurs positions fait aussi, métaphoriquement parlant, un voyage dans le temps. À vrai dire, le ou la paléontologue de terrain se situe toujours par rapport au temps ; même dans les situations où les séquences rocheuses ont été chamboulées par la tectonique des plaques, il ou elle a toujours pleinement conscience de se déplacer soit vers le passé, soit vers le futur, sur l'échelle des temps géologiques. Ayant conscience, en outre, des intervalles temporels qui ne sont pas représentés dans les roches, il ou elle sait aussi faire « attention à l'intervalle » [*mind the gap*] comme l'on dit.

Les fossiles incarnent eux aussi une spatialisation de processus biologiques étendus dans le temps. Prenons les défenses fossilisées de mammifères disparus, tels que les mastodontes et les gomphothères (Fox et Fisher 2004). Comme les troncs d'arbres, les défenses contiennent des anneaux de croissance. Les signatures chimiques et isotopiques de ces croissances annuelles permettent aux paléontologues de reconstruire le régime alimentaire, l'environnement et l'histoire de la vie de ces animaux. Les escargots et les coraux croissent eux aussi de telle façon que leurs tissus durs fossilisés constituent des archives des processus de leur développement (Gould 1970). Comme nous le verrons, ces fossiles peuvent aussi servir à tester des dates déterminées par la décroissance radioactive.

Ainsi, les paramètres fondamentaux de la condition humaine – de l'être dont l'espèce est récemment entrée en scène et traverse le temps –, combinés à la nature des objets de la paléontologie, font de la substitution de l'espace au temps une donnée fondamentale de la science paléontologique. Ci-après j'examinerai : 1) l'échelle des temps relative vue par les sciences cognitives ; 2) la relation entre les estimations basées sur les données moléculaires et les estimations basées sur les fossiles pour ce qui concerne la chronologie des événements évolutionnistes ; 3) le problème de l'accès épistémique aux événements et aux processus passés ; enfin 4) la métaphore, proposée par Charles Lyell et Charles Darwin, des archives fossiles comme livre.

Le temps absolu

La datation radiométrique

La datation radiométrique repose sur la désintégration des isotopes radioactifs dont les constantes sont connues (celles-ci peuvent être exprimées par le temps nécessaire à ce que cinquante pour cent de l'isotope père se désintègre – c'est la « demi-vie » de l'isotope). On pratique cette datation en identifiant des systèmes, considérés comme chimiquement clos, qui contiennent des isotopes radioactifs et leurs produits fils, et on utilise le ratio entre l'isotope père et l'isotope fils pour calculer l'âge de l'objet daté (souvent des grains de minéraux tirés de cendres volcaniques). Le carbone 14, l'uranium-thorium et le potassium-argon sont des marqueurs bien connus, et ils ont des modes d'occurrence et des demi-vies qui les rendent bien adaptés à différentes tranches d'âge. Les dates obtenues avec les méthodes radiométriques portent l'entière responsabilité de la datation des événements du passé géologique. Mais ces dates sont-elles exactes ? Qu'en savons-nous ? Est-il possible que les changements physiques de l'univers provoquent des altérations des taux de désintégration des isotopes, peut-être en modifiant les constantes physiques qui les sous-tendent ? Est-il possible que les changements de pression et de température tels qu'il en survient à l'occasion de nombreux processus géologiques modifient les constantes de désintégration ? En dehors de nos suppositions uniformitaristes sur le taux de désintégration radioactive de divers isotopes, comment savons-nous que les constantes de désintégration radioactive sont bien, précisément, constantes ?

Utiliser les fossiles pour vérifier les datations radiométriques

Depuis que John Wells (1963) en a le premier proposé l'idée, les chercheurs ont essayé de développer des méthodes qui tirent parti des caractéristiques de la croissance des fossiles pour vérifier la justesse des datations radiométriques. En effet, sachant que de nombreux invertébrés marins incorporent des stries de croissance annuelles, saisonnières, mensuelles (vraisemblablement) et journalières dans leurs squelettes ou coquilles, on peut envisager d'extraire de l'information sur le temps astronomique à partir de leurs fossiles. En travaillant avec des coraux superbement conservés trouvés dans des roches du Dévonien, Wells a proposé dès 1963 l'exploitation des stries journalières de croissance

de William Whewell (1840, 1858), la consilience a une valeur probante dans les sciences comme la paléontologie et la géologie. L'estimation de l'âge d'une strate à partir du nombre de stries de croissance de l'un des fossiles qu'elle contient repose sur un ensemble de suppositions auxiliaires complètement indépendantes de celles de la datation radiométrique (la paléoastronomie basée sur les fossiles invertébrés et celle basée sur les rythmites partageant au moins une supposition auxiliaire – l'invariabilité de G , la constante universelle de gravitation de Newton [Mazumder et Arima, 2005]). En tout cas, dans la mesure où les dates du passé peuvent être estimées par de multiples méthodes dont les suppositions auxiliaires diffèrent de façon substantielle, ou sont complètement indépendantes les unes des autres, la date obtenue reçoit l'appui probant qu'apporte une consilience d'inductions (Whewell 1858 ; Wimsatt, 1981 ; Forber et Griffith, 2011).

Roches et horloges : compétition *vs* consilience

La consilience a un fort pouvoir inférentiel, et elle suscite parfois un certain enthousiasme, mais les quantités obtenues par des voies indépendantes ne correspondent pas toujours (ce qui n'est pas nécessairement une mauvaise chose, tant que nous pouvons situer l'erreur, comme l'a fait remarquer William Wimsatt [1981] dans ses discussions sur les manques de robustesse de ces raisonnements). C'est le cas dans ce que l'on a appelé le débat « roches contre horloges » sur la datation des événements évolutifs. La paléontologie et la biologie moléculaire peuvent toutes deux servir à estimer la chronologie des embranchements dans l'histoire de la vie. La paléontologie s'appuie sur des hypothèses de relations évolutionnaires et des dates d'occurrences fossiles (elles-mêmes basées sur des dates radiométriques des archives géologiques), tandis que la biologie moléculaire utilise des données de séquences moléculaires et des estimations de taux de substitution (calculés en utilisant des occurrences fossiles datées !). Les estimations qui en résultent diffèrent parfois considérablement. Par exemple, une estimation d'horloge moléculaire (Kumar et Hedges 1998) a placé la divergence des mammifères euthériens modernes 64 millions d'années plus tôt que l'estimation correspondante basée sur les archives fossiles (Foote *et al.* 1999).

Il y a de nombreuses raisons à ce que les dates moléculaires et celles tirées du registre fossile ne coïncident pas. D'abord, l'horloge

moléculaire n'avance en général pas à un rythme constant, ni même à un rythme stochastiquement constant (c'est-à-dire qu'elle n'est pas analogue à la désintégration radioactive [Wilson *et al.*, 1987]). Il y a variation du taux de substitution à l'intérieur des branches et entre celles-ci, certaines séquences génétiques étant plus contraintes fonctionnellement que d'autres. Autre raison, dans la mesure où l'horloge moléculaire peut être calibrée (c'est-à-dire où le taux de substitution moyen peut être estimé) d'après des dates établies de façon indépendante (par la géologie ou par la paléontologie), les chercheurs ne sont pas d'accord ni sur les dates à utiliser ni sur la façon de les utiliser (Conroy et van Tuinen 2003). Du fait du caractère fragmentaire des archives fossiles, l'origine évolutive d'un groupe (clade) est presque toujours antérieure à son premier fossile. Tel groupe est au moins aussi vieux que son plus vieux fossile correctement identifié et assigné, ce qui constitue une contrainte minimum absolue pour l'âge du groupe (Benton, Donoghue et Asher 2009). Cela dit, il peut être assez difficile d'établir une phylogénèse fiable et précise à partir des preuves fossiles. C'est le cas à la fois parce que les caractères diagnostiques sont souvent absents chez les tout premiers représentants d'un groupe évolutionnaire (parce que l'évolution ne les avait pas encore fait apparaître), et plus généralement du fait de la nature fragmentaire des traces fossiles. De plus, il y a désaccord quant à celles des méthodes de reconstruction phylogénétique qui ont le plus de chances de livrer le « véritable » arbre de l'évolution.

De même que les chercheurs en évolution moléculaire tentent soit de développer des modèles plus réalistes de l'évolution, soit d'utiliser des méthodes aussi insensibles que possible aux déviations par rapport au modèle supposé de l'évolution (Huelsenbeck 1995), la paléontologie met de plus en plus l'accent sur une modélisation mathématique du caractère fragmentaire des archives fossiles, de telle sorte que les premières et les dernières manifestations fossiles soient interprétées de façon appropriée pour l'estimation de la chronologie des événements évolutifs (Benton, Donoghue et Asher 2009). Quand il y a un important vide temporel entre une estimation moléculaire de l'âge d'un groupe et son plus vieux fossile connu, des suppositions ayant trait aux taux de préservation, de diversification et d'extinction peuvent être utilisées pour calculer la plausibilité d'un tel vide temporel dans la préservation (Foote *et al.* 1999). En définitive, cependant, il s'est manifesté jusqu'à récemment une volonté trop partisane, de la part des adeptes des méthodes d'horloge moléculaire (certains d'entre eux au moins), à minimiser l'utilité

de date aux violations de ces suppositions doit être évaluée (Bromham 2006).

Il convient de s'attarder sur la signification de l'absence apparente de consilience entre les dates fossiles et les dates moléculaires. Ici, le problème semble provenir d'une incapacité à reconnaître qu'on ne devrait pas attendre des données fossiles et des données moléculaires qu'elles estiment la même quantité. Si l'on supposait depuis longtemps que le manque de concordance entre les points de calibration datés avec les fossiles et les embranchements déterminés avec les méthodes moléculaires était indésirable, la norme de cohérence, dans ces cas, veut simplement que la date fossile soit plus récente que l'estimation moléculaire – puisque les fossiles ne consignent pas les embranchements (Benton, Donoghue et Asher 2009). Au lieu de cela, le point de calibration fossile correspond au plus vieux membre du clade phylogénétiquement établi, daté avec une précision correspondant à celle de la strate porteuse de fossiles dans laquelle il a été trouvé. En dépit de quoi il existe certaines conditions pour lesquelles des restes fossiles bien datés pourraient apporter des preuves contre la datation moléculaire. Imaginons un taxon facilement fossilisé, et que les roches de l'âge et de l'environnement appropriés existent pour l'étude, mais qu'aucun fossile ne soit trouvé dans l'intervalle entre l'estimation moléculaire de la date d'origine du clade et le plus vieux fossile connu de ce clade. Nous aurions de bonnes raisons de soupçonner que l'estimation moléculaire de l'âge du clade est trop élevée (Foote *et al.* 1999 ; Grantham 2004).

L'accès épistémique au passé : les couleurs des dinosaures

L'étude du passé, surtout du passé profond, présente-t-elle des problèmes épistémiques différents de ceux qui se posent aux sciences qui étudient l'instant présent ? Et en ce cas, quel est le meilleur moyen de les caractériser ? Un consensus se dégage parmi les philosophes qui se sont intéressés à la paléontologie : l'important, pour qui veut comprendre ses défis épistémiques, est de s'attaquer au problème de la sous-détermination de la théorie par les données (Cleland 2002 ; Turner 2007 ; Jeffares 2008 ; Forber 2009, 2011). Carol Cleland (2002) a posé les termes du débat en parlant d'une asymétrie temporelle omniprésente dans la nature, que les sciences historiques comme la paléontologie

je crois que nous devons regarder d'un peu plus près ce que ce cas peut nous apprendre.

Ben Jeffares (2010) a suggéré que l'erreur, ici, était de se focaliser sur le fait que les preuves du passé sont soumises à un processus constant, au fil du temps, de destruction de l'information. Nous devrions plutôt, selon lui, penser aux possibilités de reconstruire le passé en s'appuyant sur la totalité du savoir scientifique. De nouveaux développements théoriques, empiriques et technologiques, dans des domaines parfois très éloignés les uns des autres, peuvent nous conduire à reconnaître que des traces existent là où nous n'avions peut-être pas pensé à regarder. De fait, il n'est pas anodin que Turner, dans son analyse, considérant la taphonomie comme l'un des principaux fondements théoriques de la paléontologie, caractérise celle-ci comme l'étude des processus qui déforment ou dégradent les archives fossiles – alors qu'on pourrait tout aussi bien la considérer comme la science du déverrouillage de l'information des archives fossiles (Bergmann *et al.* 2012). Cette position holistique de Jeffares va dans le sens de l'optimisme épistémique quant à notre capacité à connaître le passé.

Patrick Forber (2009) analyse la sous-détermination locale (au sens de Turner 2005a) pour conclure que, dans un très grand nombre de cas, y compris en paléontologie, notre situation épistémique est souvent telle que nous sommes confrontés à un ensemble d'hypothèses rivales dont chacune est empiriquement équivalente par rapport à un ensemble spécifique de données (et non par rapport à toutes les données actuellement disponibles, ni par rapport à toutes les données potentielles). Mais nous ne sommes pas selon lui en position, pour le moment, de dire ce que notre état épistémique sera dans l'avenir. Nous ne savons tout simplement pas quelles preuves pourraient ou non se présenter à nous. Forber appelle « manque de contraste » ce type de sous-détermination, et il n'exclut pas la possibilité que cette condition ne soit que temporaire.

Forber et Griffith (2011) se concentrent sur le problème de l'accès épistémique au passé. Ils soulignent que l'une des façons d'obtenir cet accès épistémique au passé consiste, en un sens, à trianguler l'estimation d'une quantité particulière en exploitant des inférences probantes à partir de corpus indépendants de preuves, et en adoptant aussi peu de suppositions auxiliaires que possible. En guise d'exemple, ils examinent diverses bases de données pour estimer la taille du cratère d'impact de Chicxulub (causé par la météorite considérée comme responsable de l'extinction de masse

de la fin du Crétacé). Ces bases se trouvent concorder dans les estimations qu'elles permettent en dépit du fait qu'elles exploitent des ensembles de données distincts et comptent sur des suppositions auxiliaires indépendantes – on a là une *consilience d'inductions* (au sens de Whewell, 1840, 1858).

William Wimsatt (1981, 1987) n'a pas beaucoup écrit sur les questions épistémiques dans les sciences historiques, mais ses remarques sur l'analyse de la robustesse constituent un apport utile aux discussions sur la consilience. Forber et Griffith (2011) soulignent l'appui épistémique fourni par des faisceaux indépendants de preuves qui ne se recoupent pas (ou se recoupent aussi peu que possible) dans leurs suppositions auxiliaires, chaque faisceau étant quelque peu immunisé contre les critiques soulevées à l'encontre d'un autre faisceau. Pourtant, le concept de robustesse de Wimsatt souligne à quel point certaines inférences seront relativement insensibles aux suppositions auxiliaires particulières qui sont énoncées. Ainsi, de multiples faisceaux de preuves peuvent converger, parce que leurs différentes suppositions auxiliaires indépendantes n'influencent pas l'inférence au point d'empêcher la convergence de se produire. En fait, si chaque faisceau indépendant de preuves faisait quelque supposition différente, et erronée, et si les faisceaux parvenaient pourtant, d'une façon ou d'une autre, à converger sur la même (et juste) estimation de quelque quantité, nous aurions l'impression que ce résultat nécessite une coïncidence immensément improbable. Ce qui rend la vision de Wimsatt plus plausible. De plus, l'existence de multiples faisceaux indépendants de preuves augmente la probabilité de voir au moins l'un des faisceaux probants ne pas contenir d'erreur fatale. Une discussion approfondie de la robustesse et de sa relation à la consilience est cependant au-delà de la portée de ce texte. Wimsatt (1981) y fait allusion.

À la lumière de ces différentes caractérisations, revenons aux couleurs des dinosaures. Comment faut-il comprendre cet exemple ? Pour clarifier les choses, il est nécessaire de noter que les oiseaux font partie du clade des dinosaures. Quand la plupart d'entre nous parlons de dinosaures dans la langue courante, nous n'y comptons pas les oiseaux ; nous faisons référence aux dinosaures non aviens – et ce sont ces types d'organismes et les couleurs reconstituées de leurs plumes qui font l'objet de discussion. La base probante primaire, pour ce qui est de déduire les couleurs des plumes de dinosaure, ce sont les corps microscopiques fossilisés qui ont été interprétés comme étant des mélanosomes. Leur taille, leur forme,

leur orientation et leur distribution dans des fossiles bien préservés sont similaires à celles de plumes d'oiseaux vivants (Figure 1) *et* à celles de plumes d'oiseaux fossilisés.

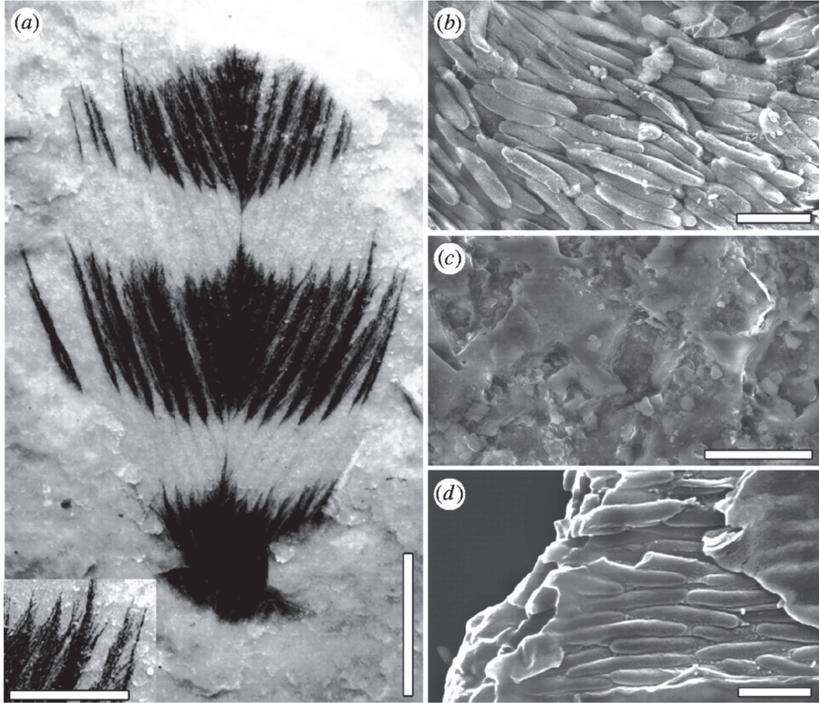


Figure 1. (a) plume d'oiseau fossile de la Formation Crato, Crétacé inférieur, Brésil ; (b) photomicrographie de strie sombre de fossile montrant ce qui est considéré comme étant des eumélanosomes ; (c) photomicrographie de matrice rocheuse ; (d) photomicrographie de strie sombre de plume de Carouge à épaulettes, où l'on voit les eumélanosomes (Vinther *et al.* 2008 ; reproduction autorisée).

Je me concentrerai ici sur la reconstitution des patrons [*pattern*] des couleurs du plumage d'*Anchiornis huxleyi* (Li *et al.* 2010 ; Figure 2). Un spécimen de ce dinosaure non avien a été recueilli dans des strates du Jurassique supérieur dans la province du Liaoning en Chine. Un échantillon de ses plumes a été prélevé au scalpel, puis monté et examiné au microscope électronique à balayage.

cette possibilité ne saurait être exclue. En laboratoire, les bactéries de plumes en décomposition présentent une disposition impossible à distinguer de celles des mélanosomes (Moyer 2014), mais Vinther (2015, p. 6) a soutenu que ces bactéries sont beaucoup plus grosses qu'aucun mélanosome connu, fossile ou vivant. En définitive, l'argument selon lequel ces corpuscules sont des mélanosomes repose sur leur morphologie distinctive, leur présence dans les plumes et leur similitude, par la taille comme par la forme, avec ceux que l'on trouve dans les plumes des oiseaux d'aujourd'hui. De nouvelles recherches sur la fossilisation de la mélanine et des mélanosomes clarifieront certainement ces questions (Colleary *et al.* 2015).

Seconde supposition auxiliaire remarquable, la taille, la forme et la distribution des mélanosomes trouvés dans les plumes fossiles reflètent ce que ces attributs étaient du vivant de l'animal. En fait, les mélanosomes fossilisés sont habituellement plus petits que les vides correspondants qu'ils ont laissés dans la roche (Vinther 2015, p. 5). Comme la forme du mélanosome (son ratio d'aspect) est l'une des variables les plus importantes pour la prédiction de sa couleur, le rétrécissement isométrique n'affecterait pas la couleur prédite, mais une distorsion du ratio d'aspect aurait cet effet (*ibid.*).

La troisième supposition auxiliaire est la supposition uniformitariste selon laquelle la taille, la forme et la distribution des mélanosomes dans les plumes d'*Anchiornis huxleyi* doivent produire les mêmes couleurs, telles que perçues par les humains, que celles des plumes des oiseaux d'aujourd'hui. Il est important de distinguer trois fondements distincts à cette supposition : l'analogie, l'homologie et la physico-chimie. Les reconstitutions basées sur de simples analogies livrent de piètres résultats (Turner 2005b). Si les scientifiques considéraient les oiseaux modernes comme étant simplement *analogues* à *Anchiornis huxleyi*, ce serait la plus faible forme d'appui qui soit à l'inférence des couleurs. Une inférence un peu plus solide aurait un fondement phylogénétique (homologique). Mais ici, nous avons les appuis combinés de la phylogénie et de la physico-chimie. Les plumes d'*Anchiornis huxleyi* sont homologues à celles des oiseaux modernes, et les données optiques, physiques et chimiques qui font apparaître les couleurs (perçues par les humains) des plumes des oiseaux modernes sont bien comprises. Nous n'avons guère de raison de penser que l'interaction de la lumière avec les mélanosomes de telle forme était en quoi que ce soit différente sur le plan optique, dans le Jurassique, de ce qu'elle est aujourd'hui. Cela dit, il existe des facteurs supplémentaires dans la coloration des plumes – l'irisation structurelle et

d'autres pigments que les mélanines –, et pour le moment on ne sait pas encore très bien s'ils pourront jamais être récupérés sur des plumes fossiles (Vinther 2015, p. 8 ; mais voir aussi Li *et al.* 2012, pour une discussion sur les preuves fossiles de l'irisation). Cependant, les effets visuels de pigments coexprimés pourraient bien être « masqués » dans certaines zones des plumes où la mélanine est présente du fait de sa forte capacité d'absorption de la lumière (D'Alba *et al.* 2012).

Forber et Griffith (2011) ont soutenu que la consilience d'inductions apporte un appui épistémique, pour autant que les inférences ne partagent pas de suppositions auxiliaires. Ils soulignent (2011, p. 3) que les infirmations apparentes d'hypothèses historiques par des traces actuelles peuvent souvent être explicitées et écartées, en rejetant la faute sur des suppositions auxiliaires suspectes – d'où l'avantage de disposer de multiples faisceaux indépendants de preuves. Néanmoins, l'envers de cette observation est tout aussi important. L'appui épistémique d'une consilience d'inductions n'est pas amoindri par un recoupement de leurs suppositions auxiliaires fiables (par exemple les lois fondamentales de la physique et de la chimie). Cela signifie qu'il faut apporter une attention particulière à l'identification des suppositions auxiliaires suspectes et chercher des faisceaux alternatifs de preuves qui ne partagent pas ces suppositions. À ce sujet, dans le contexte actuel, on peut citer l'exemple de l'utilisation des techniques de spectrométrie comme la fluorescence des rayons X par synchrotron, ou l'absorption des rayons X, qui permettent de détecter des traces de métal – de cuivre biologiquement chélaté – associées aux molécules de mélanine (Bergmann *et al.* 2012), même après que les mélanosomes ont été perdus du fait de leur dissolution. Le problème est que le cuivre naturellement chélaté n'est pas révélateur de la mélanine, puisque d'autres composés biologiques courants dans la nature (comme les porphyrines, qui sont communes dans les plumes) sont aussi capables de chélater ce métal (Vinther 2015).

La perspective de reconstituer les couleurs des dinosaures a suscité beaucoup d'enthousiasme, mais dans notre état épistémique actuel, certaines pièces du puzzle sont plus fiables que d'autres. L'inférence des patrons de couleurs (en présence ou en absence de mélanosomes dans les plumes) est assez fiable ; celle des couleurs *réelles* l'est un peu moins. Cependant, il est prématuré de dire que nous ne connaissons jamais les couleurs de (certains) dinosaures. Un autre faisceau de preuves indépendant des précédents et prometteur pour la coloration des plumes fossiles nous vient de plumes fossiles prises dans l'ambre, et qui ont apparemment conservé leur couleur d'origine (McKellar *et al.* 2011).

grande échelle, les patrons des archives fossiles trouvent une explication dans la théorie de l'évolution de Darwin, l'absence des intermédiaires fossiles attendus et l'apparition abrupte de fossiles à la base de la période silurienne trouvent leur explication dans la théorie géologique de Lyell.

Le caractère lacunaire des archives géologiques, et avec lui le caractère lacunaire des archives fossiles, sont des lieux communs bien connus. Les roches sédimentaires se présentent par paquets, reliés par des surfaces diachroniques de temps qui ne sont pas représentées par la roche. La nature fragmentaire des archives fossiles a fait naître la plainte si souvent entendue que l'évolution semble toujours se produire « en coulisses » – quelque part ailleurs que là où les paléontologues trouvent effectivement des fossiles. En fait, Niles Eldredge (1971) et ensuite Stephen Jay Gould, quand ils parviennent à leur théorie des équilibres ponctués² – qui empruntait beaucoup à la théorie de la spéciation allopatrique d'Ernst Mayr (1963) –, « lisent » les archives fossiles exactement de cette façon (Eldredge et Gould, 1972). Dans l'équilibre ponctué, les archives fossiles que nous voyons correspondent essentiellement à des périodes de stase à l'intérieur de populations nombreuses. La spéciation se produit quand de petites sous-populations sont isolées sur le plan reproductif – se retrouvent géographiquement isolées d'après Mayr –, accumulant alors les mutations et remplaçant finalement la population parente. Dans cette optique, l'évolution – sous la forme de la spéciation – se produit réellement ailleurs. Comme l'écrivent les architectes de l'équilibre ponctué :

La spéciation survenant rapidement dans de petites populations occupant de petites zones éloignées du centre de l'abondance ancestrale, nous découvrirons rarement l'événement [de spéciation] lui-même dans les archives fossiles (Eldredge et Gould 1972, p. 96).

L'équilibre ponctué fut assurément reçu comme une théorie révolutionnaire et discutable (Sepkoski 2012, p. 137), peut-être en grande partie parce que l'on y voyait les paléontologues, pour une fois, apporter une contribution à la théorie évolutionniste au lieu de (simplement) documenter l'histoire évolutive (Maynard Smith, 1984). Cependant, la

2. La théorie des équilibres ponctués d'Eldredge et Gould soutient, contre le gradualisme darwinien, que l'évolution comprend de longues périodes d'équilibre ou de quasi-équilibre (les « stases »), qui sont ponctuées de courtes périodes de grands changements tels que les apparitions/disparitions de nouveaux plans d'organisation ou de nouveaux lignages. Voir le chapitre 14 (section 2) de Philippe Huneman dans ce volume pour davantage d'informations sur cette théorie.

Il est temps de consacrer une étude sérieuse aux roches sédimentaires marines dépourvues de fossiles – pour les considérer comme autre chose que des pages manquantes dans le livre de la vie. Shanan Peters (2007) souligne, reprenant la parole du défunt Jack Sepkoski, que dans de nombreuses strates dépourvues de fossiles, plutôt que de méditer sur la perte ou la dissolution de fossiles jadis présents, il vaudrait mieux envisager qu'il se pourrait que dans certaines de ces strates, « il n'y ait personne à la maison » (Peters 2007, p. 165). Une étude intensive de ce genre d'intervalles vides pourrait être utile pour comprendre l'histoire de la Terre en termes d'interactions systématiques entre la température, les précipitations, la salinité, la circulation, la sédimentation et la géochimie des environnements marins (Peters 2007). En d'autres termes, elle pourrait faciliter une approche systémique de la Terre et de l'histoire de la vie. De plus, s'il y a une forte corrélation entre la quantité de roche sédimentaire disponible pour l'échantillonnage et la diversité échantillonnée de taxons fossiles au fil des temps géologiques, il n'est pas nécessairement vrai que la diversité fossile mesurée soit simplement le résultat de la quantité de roche qu'il y a à échantillonner (Peters et Heim 2011).

Dans une hypothèse alternative, les perturbations du système planétaire sont une cause courante des changements des taux de sédimentation et d'extinction (Peters et Heim 2011). Les longues périodes de temps qui n'ont pas de représentation dans la roche, telle la Grande discordance du Grand Canyon, où du grès de Tapeats de 525 millions d'années repose par-dessus du schiste de Vishnu vieux de 1740 millions d'années, ne sont pas simplement des hiatus, mais plutôt des traces de ce qui fut très certainement d'immenses perturbations environnementales (Peters et Gaines 2012). Peters et Gaines font l'hypothèse que l'afflux massif de sédiments érodés qui nous a légué la Grande discordance a altéré la géochimie marine au point que la biominéralisation a pu survenir, ce qui a entraîné une diversification à grande échelle des fossiles à coquille dans la période cambrienne – un phénomène connu sous le nom d'explosion cambrienne (Peters et Gaines 2012). Chose étonnante, les dates moléculaires ont placé les origines des animaux marins comme antérieures à cette période (Erwin 2015). Si ces premiers animaux ne disposaient pas de squelettes minéralisés, l'hypothèse de la biominéralisation de Peters et Gaines (2012) pourrait expliquer le fait qu'il y ait un décalage entre le début de la diversification des animaux et leur apparition dans les archives fossiles.

En résumé, les zones vides des archives fossiles pourraient ne pas être des pages manquantes du livre de la vie, comme l'envisageaient Lyell et Darwin, mais des archives témoignant de l'absence de vie de ces

est vrai que la paléontologie distance le temps, au sens où elle essaie de développer de nouveaux et meilleurs outils pour accéder aux preuves du passé profond, en dépit du fait que les traces de ce passé sont perdues à cause de divers processus de destruction de l'information (Turner 2007), il faut aussi garder à l'esprit que ces processus destructeurs d'information font partie du système terrestre dynamique, vivant, et alimentent l'histoire de la vie elle-même (Peter et Gaines 2012). La Terre est peut-être comme un livre – une autobiographie (Bjonerud 2005) –, mais si c'est le cas, les mots, les pages et les chapitres qui y manquent font partie de l'histoire elle-même³.

Traduit de l'anglais par Pierre Reignier

Références

- Benton, M. J., Donoghue, P. C. J. et Asher, R. J. (2009), « Calibrating and constraining molecular clocks », in Hedges, S. B. et Kumar, S. (eds.), *The Timetree of Life*, Oxford, Oxford UP, p. 35-86.
- Bergmann, U., Manning, P. L. et Wogelius, R. A. (2012), « Chemical Mapping of Paleontological and Archeological Artifacts with Synchrotron X-Rays », *Annual Review of Analytical Chemistry*, 5, p. 361-89.
- Bjonerud, M. 2005, *Reading the Rocks: The Autobiography of the Earth*, Cambridge, MA, Westview Press.
- Brochu, C. A., Sumrall, C. D. et Theodor, J. M. (2004), « When Clocks (And Communities) Collide: Estimating Divergence Time from Molecules and the Fossil Record », *Journal of Paleontology*, 78, p. 1-6.
- Bromham, L. (2006), « Molecular Dates for the Cambrian Explosion: Is the Light at the End of the Tunnel an Oncoming Train? », *Palaeontologia Electronica*, 9(1.2E) <http://palaeo-electronica.org/paleo/toc9_1.htm>.
- Cleland, C. E. (2002), « Methodological and epistemic differences between historical science and experimental science », *Philosophy of Science*, 69, p. 447-451.

3. Cet article a vu le jour à l'occasion d'une communication donnée lors d'un colloque à l'université de Bordeaux, lors duquel il a bénéficié des remarques et questions des participants. J'adresse mes remerciements à Christophe Bouton, Sharon Cebula, Patrick Forber, Todd Grantham, Philippe Huneman, Shanan Peters, David Sepkoski, Matt Shawkey et Joanna Trzeciak pour leurs commentaires sur le manuscrit, et à John Alroy et Douglas Erwin pour nos conversations. Je remercie également Cal Mendelson, du Beloit College, de m'avoir fait connaître l'idée du temps profond.

- Colleary, C., *et al.* (2015), « Chemical, experimental, and morphological evidence for diagenetically altered melanin in exceptionally preserved fossils », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112 (41), p. 12592-12597.
- Conroy, C. J. et van Tuinen, M. (2003), « Extracting Time from Phylogenies: Positive Interplay between Fossil and Genetic Data », *Journal of Mammalogy*, 84, p. 444-455.
- Cuvier, G. et Brongniart, A. (1808), « Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris », *Annales du Musée Histoire Naturelle de Paris*, 11, p. 293-326.
- D'Alba, L., Kieffer, L., et Shawkey, M. D. (2012), « Relative contributions of pigments and biophotonic nanostructures to natural color production: a case study in budgerigar (*Melopsittacus undulatus*) feathers », *The Journal of Experimental Biology*, 215(8), p. 1272-1277.
- Darwin, C. (1859), *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, Londres, John Murray (traduction par Edmond Barbier, *L'Origine des espèces*, Paris, Librairie C. Reinwald, Schleicher frères, 1906).
- Dietrich, M. R. et Skipper, R. A. Jr. (2007), « Manipulating Underdetermination in Scientific Controversy: The Case of the Molecular Clock », *Perspectives on Science*, 15, p. 295-326.
- Douglas, H. (2010), « Engagement for progress: applied philosophy of science in context », *Synthese*, 177, p. 317-335.
- Easteal, S., Collet, C. et Betty D. (1995), *The Mammalian Molecular Clock*, Austin, R. G. Lands.
- Ebbighausen, R. et Korn, D. (2013), « Paleontology as a circumstantial evidence lawsuit », *Historical Biology*, 25, p. 283-295.
- Eldredge, N. (1971), « The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates », *Evolution*, 25, p. 156-167.
- Eldredge, N. et Gould, S. J. (1972), « Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism », in Schopf, T. J. M. (ed.), *Models in paleobiology*, San Francisco, Freeman, Cooper, p. 82-115.
- Erwin, D. (2014), « Temporal acuity and the rate and dynamics of mass extinctions », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(9), p. 3203-3204.
- Erwin, D. (2015), « Was the Ediacaran-Cambrian radiation a unique evolutionary event? », *Paleobiology*, 41, p. 1-15.
- Fisher, D. C., Foot M., Fox, D. L. et Leighton L. R. (2002), « Stratigraphy in Phylogeny Reconstruction: Comment on Smith », *Journal of Paleontology*, 76, p. 585-586.
- Foote, M., Hunter, J. P., Janis C. M. et Sepkoski J. J., Jr. (1999), « Evolutionary and Preservational Constraints on Origins of Biologic Groups: Divergence Times of Eutherian Mammals », *Science*, 283, p. 1310-1314.
- Forber, P. (2009), « Spandrels and a pervasive problem of evidence », *Biology and Philosophy*, 24, p. 247-266.
- Forber, P. et Griffith, E. (2011), « Historical reconstruction: gaining epistemic access to the deep past », *Philosophy and Theory in Biology*, 3, p. 1-19.

- Forster, M. R. et Sober E. (1994), « How to Tell when Simpler, More Unified, or Less *Ad Hoc* Theories will Provide More Accurate Predictions », *British Journal for the Philosophy of Science*, 45, p. 1-35.
- Fox, D. L. et Fisher D. C. (2004), « Dietary reconstruction of Miocene Gomphotherium (Mammalia, Proboscidea) from the Great Plains region, USA, based on the carbon isotope composition of tusk and molar enamel », *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206, p. 311-335.
- Goldschmidt, R. (1940), *The Material Basis of Evolution*, New Haven, Yale University Press.
- Gould, S. J. (1970), « Evolutionary paleontology and the science of form », *Earth-Science Reviews*, 6, p. 77-119.
- Gould, S. J. (1977), « The Return of Hopeful Monsters », *Natural History*, 86, p. 22-30.
- Grantham, T. (2004), « Conceptualizing the (Dis)unity of science », *Philosophy of Science*, 71, p. 133-155.
- Hasegawa, M., Thorne, J. L. et Kishino, H. (2003), « Time-scale of eutherian evolution estimated without assuming a constant rate of molecular evolution », *Genes & Genetic Systems*, 78, p. 267-283.
- Huelsenbeck, J. P. (1995), « Performance of Phylogenetic Methods in Simulation », *Systematic Biology*, 44, p. 17-48.
- Hughes, W. W. (1985), « Planetary rotation and invertebrate skeletal patterns: prospects for extant taxa », *Geophysical Surveys*, 7, p. 169-183.
- Huss, J. E. (2009), « The shape of evolution: The MBL model and clade shape », in Sepkoski D. et Ruse M. (eds.), *The paleobiological revolution: Essays on the growth of modern paleontology*, Chicago, University of Chicago Press, p. 326-345.
- Huttenlocher, J., Hedges, L. et Prohaska, V. (1988), « Hierarchical organization in ordered domains: Estimating the dates of events », *Psychological Review*, 95, p. 471-484.
- Jeffares, B. (2010), « Guessing the Future of the Past », *Biology and Philosophy*, 25, p. 125-142.
- Keller, G. (2011), « Defining the Cretaceous-Tertiary Boundary: A Practical Guide and Return to First Principles », in Keller, G. et Adatte T. (eds.), *The End-Cretaceous Mass Extinction and the Chicxulub Impact in Texas. SEPM Special Publication*, 100, p. 23-42.
- Kumar, S. et Hedges S. B. (1998), « A Molecular Timescale for Vertebrate Evolution », *Nature*, 392, p. 917-920.
- Li, Q., Gao, K.-Q., Vinther, J., Shawkey, M. D., Clarke, J. A., D'Alba, L., Meng, Q., Briggs, D. E. G. et Prum R. O. (2010), « Plumage color patterns of an extinct dinosaur », *Science*, 327, p. 1369-1372.
- Li, Q., Gao, K.-Q., Meng, Q., Clarke, J. A., Shawkey, M. D., D'Alba, L., Pei, R., Ellison, M., Norell, M. A. et Vinther, J. (2012), « Reconstruction of Microraptor and the evolution of iridescent plumage », *Science*, 335, p. 1215-1219.

- Maynard Smith, J. (1984), « Paleontology at the high table », *Nature*, 309, p. 401-402.
- Mayr, E. (1963), *Animal Species and Evolution*, The Belknap Press at Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Mayr, E. (1982), « Speciation and Macroevolution », *Evolution*, 36, p. 1119-1132.
- Mazumder, R. et Arima M. (2005), « Tidal rhythmites and their implications », *Earth-Science Reviews*, 69, p. 79-95.
- McKellar, R. C., Chatterton B. D. E., Wolfe A. P., et Currie P. J. (2011), « A Diverse Assemblage of Late Cretaceous Dinosaur and Bird Feathers from Canadian Amber », *Science*, 333, p. 1619-1622.
- McPhee, J. (1981), *Basin and Range*, New York, Farrar, Straus, Giroux.
- Miall, A. D. 2004, « Empiricism and model building in stratigraphy: The historical roots of present-day practice », *Stratigraphy*, 1, p. 3-25.
- Morgan, G. J. (1998), « Emile Zuckerkandl, Linus Pauling, and the Molecular Evolutionary Clock, 1959-1965 », *Journal of the History of Biology*, 31, p. 155-178.
- Moyer, A. E., Zheng W., Johnson E. A., Lamanna M. C., Li D.-Q., Lacovara, K. J. et Schweitzer M. H. (2014), « Melanosomes or microbes: testing an alternative hypothesis for the origin of microbodies in fossil feathers », *Sci Rep*, 4:4233.
- Newell, N. D. (1959), « The nature of the fossil record », in *Commemoration of the Centennial of the Publication of "The Origin of Species" by Charles Darwin, Proceedings of the American Philosophical Society*, 103 (2), p. 264-285.
- Newell, N. D. (1966), « Problems of Geochronology », *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 118, p. 63-89.
- Peters, S. E. (2007), « The Problem with the Paleozoic », *Paleobiology*, 33, p. 165-181.
- Peters, S. E. (2011), « A new view of the sedimentary rock record: drivers of Earth system evolution are encoded by gaps and rocks », *The Outcrop*, Department of Geoscience, University of Wisconsin-Madison, p. 12-14.
- Peters, S. E. et Gaines, R. R. (2012), « Formation of the "Great Unconformity" as a trigger for the Cambrian explosion », *Nature*, 484, p. 363-366.
- Peters, S. E. et Heim, N. A. (2011), « Macrostratigraphy and macroevolution in marine environments: testing the common-cause hypothesis », in McGowan, A. J. et Smith, A. B. (eds.), *Comparing the Geological and Fossil Records: Implications for Biodiversity Studies. Geological Society, London, Special Publication*, 358, p. 95-104.
- Phillips, J. (1829), *Illustrations of the Geology of Yorkshire*, York T. Wilson.
- Pompea, S. M., Kahn, P. G. K. et Culver, R. B. (1979), « Paleoastronomy and nautiloid growth: a perspective », *Vistas in Astronomy*, 23, p. 185-205.
- Raup, D. M. et Sepkoski J. J., Jr. (1984), « Periodicity of extinctions in the geologic past », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81, p. 801-805.

- Resnick, I., Shipley, T. F., Newcombe, N., Massey, C. et Wills, T. (2012), « Examining the Representation and Understanding of Large Magnitudes Using the Hierarchical Alignment model of Analogical Reasoning », *CSS 2012 Conf. Proceedings*, p. 917-922.
- Rudwick, M. J. S. (1985), *The Great Devonian Controversy*, Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Runcorn, S. K., (1966a), « Corals as paleontological clocks », *Scientific American*, 215(4), p. 26-33.
- Runcorn, S. K., (1966b), « Middle Devonian day and month », *Science*, 154, p. 292.
- Scrutton, C. T. et Hipkin R. G. (1973), « Long-term changes in the rotation rate of the earth », *Earth-Science Reviews*, 9, p. 259-274.
- Sedgwick, A. et Murchison R. I. (1839), « Classification of the older stratified rocks of Devonshire and Cornwall », *Philosophical Magazine and Journal of Science Series 3*, 14, p. 241-260.
- Sepkoski, D. (2012), *Rereading the Fossil Record: The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*, Chicago, IL, University of Chicago Press.
- Shen, S.-Z. et al. (2011), « Calibrating the End-Permian Mass Extinction », *Science*, 334, p. 1367-1372.
- Sisterna P. D. et Vucetich, H. (1994), « Cosmology, oscillating physics, and oscillating biology », *Physical Review Letters*, 72, p. 454-457.
- Smith, A. B. (2000), « Stratigraphy in phylogeny reconstruction », *Journal of Paleontology*, 74, p. 763-766.
- Smith, W. (1799), *Tabular view of the order of strata in the vicinity of Bath with their respective organic remains*.
- Sober, E. (2009), « Absence of evidence and evidence of absence: evidential transitivity in connection with fossils, fishing, fine-tuning, and firing squads », *Philosophical Studies*, 143, p. 63-90.
- Sober, E. et Steel M. (2014), « Time and Knowability in Evolutionary Processes », *Philosophy of Science*, 81, p. 537-557.
- Stigler, S. M. et Wagner M. J. (1987), « A substantial bias in nonparametric tests for periodicity in geophysical data », *Science*, 238, p. 940-945.
- Stigler, S. M. et Wagner M. J. (1988), « Testing for periodicity of extinction », *Science*, 241, p. 96-99.
- Turner, D. (2005a), « Local underdetermination in historical science », *Philosophy of Science*, 72, p. 209-230.
- Turner, D. (2005b), « Misleading observable analogues in paleontology », *Studies in History and Philosophy of Science*, 36, p. 175-183.
- Turner, D. (2007a), *Making Prehistory: Historical Science and the Scientific Realism Debate*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Vinther, J., Briggs, D. E., Prum, R. O. et Vinod, S. (2008), « The colour of fossil feathers », *Biology Letters* 4(5), p. 522-525.
- Vinther, J. (2015), « A guide to the field of palaeo colour: Melanin and other pigments can fossilise: Reconstructing colour patterns from ancient

