



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 413–421



Évolution

Continu versus discontinu, linéaire versus non linéaire dans l'évolution des espèces

Jean Chaline

*Laboratoires de biogéosciences (UMR CNRS 5561) et paléobiodiversité et préhistoire de l'EPHE, université de Bourgogne,
Centre des sciences de la Terre, 6, bd Gabriel, 21000 Dijon, France*

Reçu le 31 mars 2003 ; accepté le 22 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

L'évolution des espèces est un domaine où se sont opposées durant deux siècles les notions de continu et de discontinu. Qu'en est-il réellement aujourd'hui entre continuité versus discontinuité dans l'évolution biologique ? La distribution des apparitions et disparitions d'espèces chez les rongeurs campagnols suit des lois de puissance qui suggère l'existence de modèles non-linéaires et de structures fractales dans le vivant. Le champ de l'évolution du vivant est élargi, au travers des phénomènes physiques critiques, à l'analyse des phénomènes biologiques déterministes linéaires versus non déterministes non linéaires. Ces observations sont cohérentes avec la nouvelle théorie de la relativité d'échelle de Nottale qui prévoit plusieurs domaines de résolution dans la nature, séparant des domaines de dépendance ou d'indépendance d'échelle. La dépendance d'échelle explicite qui caractérise les échelles du vivant dans le cadre de la théorie de la relativité d'échelle rend ainsi tout à fait envisageable, qu'elles puissent être décrites par des lois fondamentales nouvelles, qui manifesteraient leurs caractères fractal et irréversible. À proximité du temps critique, propre à chaque système, le système devient instable et fractal et présente des événements précurseurs selon un rythme accéléré. Après le temps critique, le système montre des répliques selon un mode décéléré. Les apparences discontinues de clades chez les quelques groupes testés suivent une loi log-périodique de rapport d'échelle d'environ 1,73. Cette loi appliquée tout d'abord aux tremblements de terre comme aux krachs boursiers, à la démographie et aux turbulences, appliquée aussi avec succès à la macroévolution, semble avoir une certaine universalité. **Pour citer cet article :** *J. Chaline, C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Continuity versus discontinuity, linear versus nonlinear in species evolution. Species evolution is a topic where concepts of continuity and discontinuity have been opposed for two centuries. What is the situation today in biological evolution ? The statistical distribution of appearances and disappearances among rodent species follows power laws, suggesting nonlinearity and fractal structures. Thus, the domain of living beings seems to be extended, through critical physical phenomena, to the analysis of linear versus nonlinear biological phenomena. These observations are consistent with the new scale relativity theory of Nottale, which predicts many domains of resolution in nature separated by scale dependence or scale independence. Despite

Adresse e-mail : jean.chaline@wanadoo.fr (J. Chaline).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.crpv.2003.09.025

some scale-dependence particular to various levels of biological organization, the fact that they are also characterized by scale-independence suggests that they could be described by new fundamental laws revealing their potentially fractal and irreversible character. In the proximity of the critical time, specific to each system, the system becomes unstable and fractal, and shows precursor events at an accelerated rate leading up to the critical time. After the critical time, the system shows replicate events, in a decelerating manner. The discontinuous appearance of a number of clades follows a log-periodic law with a middle scale report of 1.73. This law, first applied to earthquakes, stock market crashes, demography, and physical turbulences, and now also being applied with success to macroevolutionary patterns, seems to have a certain universality. **To cite this article :** *J. Chaline, C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Évolution ; continuité ; discontinuité ; linéaire ; non linéaire ; relativité d'échelle

Keywords: Evolution; continuity; discontinuity; linear; nonlinear; scale relativity

Abridged English version

1. Introduction

The concepts of continuity and discontinuity, inherited from Greek philosophy, have been translated in biological evolution and opposed as gradual evolution (Lamarck, Darwin) or phyletic gradualism (Synthetic theory), versus catastrophism (Cuvier), mutations or saltations (De Vries, Morgan, Goldschmidt, Schindewolf), and finally punctualism (Gould and Eldredge). In this paper, in honour of S.J. Gould, we would like to discuss the situation today for continuity versus discontinuity in biological evolution. In the punctuated equilibria model, stasis has been demonstrated as dominant in the fossil record. Phyletic gradualism exists, but at a different scale of the living hierarchy, more particularly at the species level, in its geographical (clines) and temporal (chronomorphoclines) dimensions.

Punctuated equilibria must be complemented by a disequilibria component allowing for phyletic gradualism or ecophenotypic variation under selective pressures, punctuation occurring below the organismal level, including genes, chromosomes, and developmental pathways, and at higher levels, at the biome and biosphere levels.

We would like to expand the debate to the new problem of linear versus nonlinear phenomena in evolution. It has been shown that the statistical distribution of appearances and disappearances of rodent species follows power laws, and thus suggest a nonlinear model with fractional exponents. The linear/nonlinear dichotomy is controversial in paleontology, and its relevance to the discipline is disputed at times. How

structured nonlinear phenomena are likely to be in evolution constitutes a major issue in biology, physics, and chemistry. Conceptualizing such issue in paleontology provides a meaningful way of rethinking paleontological research in a more interdisciplinary manner, as well as an opportunity to analyze paleontological patterns with new analytical methods and new modelling frameworks. The domain of living beings has recently been extended, through physical critical phenomena, to the analysis of linear versus nonlinear biological phenomena. Are critical phenomena a paramount in macroevolution and representative of the existence of law-like nonlinear behavior in the history of life ? The new scale relativity theory of Nottale predicts many resolution domains in nature separated by scale dependence and scale independence. The scale-dependence characterizing some living domains suggests that they could be described by new fundamental laws revealing their fractal and irreversible characteristics. This is the major topic of this paper. The relative importance of linear and nonlinear phenomena stands as a promising new research agenda for paleontology.

2. Linear versus nonlinear in the living hierarchy

The issue has been previously explored by us on the basis of Arvicolid rodent data, tested for whether FAD (First Appearance Datums) and LAD (Last Appearance Datums) are randomly distributed or whether they obey power laws. The Arvicolid rodent radiation in Europe is documented by 52 FAD and 34 LAD in the last 5 Myr. Random models (birth-death, Red Queen Hypothesis and Poisson models) do not fit the data very well, whereas analysis using the Cantor dust

method provides good linearity on log-log graphs. Thus both FAD and LAD series clearly appear to obey chaotic but deterministic dynamics. Differences between slopes on FAD and LAD graphs imply a tendency of more clustering for LAD than for FAD. Computation of a fractal dimension (Self-similarity or Mandelbrot dimension), as well as of an information dimension, strengthens the evidence for a fractal structure, and confirms the Henschel–Procaccia property on FAD series. Thus, it is clear that speciations and extinctions of species can be related to deterministic dynamics. From an evolutionary point of view, random processes here seem to be replaced by deterministic ones.

Similar observations have been made in many groups, supporting the existence of fractal structures in the living world. Changes occurring at the clade level, independently from taxonomic scale, have been tested in primates, North American equids, rodents, and echinoderms. In these cases chronology has been quantified and the discontinuous appearance of clades follows a log-periodic law with a middle scale report of 1, 73. This law of scale invariance is the following

$$T_n = T_c + (T_0 - T_c)(g)^{-n} \quad (1)$$

where $g = k^{1/D}$, with k an integer if the number of nodes remains constant at each stage. This law is dependent on two parameters only, g and T_c , which of course have no reason a priori to be constant for the entire tree of life.

This law applies at the large-scale of life's evolution and at the smaller scale of human ontogeny. These phenomena clearly follow a nonlinear equation, usually observed in physical critical phenomena. At the proximity of critical time, the system becomes unstable and fractal, and shows precursor events at an accelerated rate leading up to the critical time, specific of the system. After the critical time, the system shows replicate events in a decelerating manner. This law has been first applied to earthquakes, as well as to stock market crashes, demography and physical turbulences. This suggests its universality.

Conclusion and prospective: discontinuity, continuity, linear, nonlinear and scale relativity

The examples discussed show the primacy of discontinuity in evolutionary phenomena, where it clearly

dominates continuity. Discontinuity appears at small scales (bases, genes, chromosomes, ontogeny) and at larger scales (supraspecific clades, global life history, biosphere level). Continuity occurs only at the morphological expression of species characters in their geographical and temporal dimensions in relation with natural selection. These observations are coherent with the new scale relativity theory of Nottale, which predicts many resolution domains in nature separated by scale dependence or scale independence.

At the smallest scales, where the space-time is fractal, scaling laws are dominant and lead to a quantic dynamic manifesting its non-differentiability. At large scales, such as in in astrophysics, fractality develops also. The domains where space-time does not depend on resolution are those where classical physical motion laws apply more than scaling laws.

The scale dependence characterizing some living domains allows their description in terms of new fundamental laws manifesting their fractal and irreversible characteristics.

1. Introduction

L'évolution des espèces est un domaine où se sont opposées durant deux siècles les notions de continu (évolution graduelle sans hiatus) et de discontinu (évolution avec une interruption, saltation, ou graduelle accélérée). Gould et Eldredge ont montré l'importance de ces concepts en paléontologie dans leur modèle des équilibres ponctués. Ils ont ouvert un large débat et, ce travail en l'honneur de S.J. Gould, se propose de revoir très globalement l'importance relative de ces notions en évolution, en élargissant l'analyse aux différents niveaux d'organisation du vivant. On doit à Eldredge et Gould [14,21,22] une re-discussion des modalités et des taux de l'évolution. À cette époque, le modèle graduel était généralement appliqué sans nuance. Le modèle des équilibres ponctués soulignait que les stases évolutives sont dominantes dans les archives paléontologiques et coupées par de rares événements de spéciation. Ce modèle de motif, appliqué uniquement à l'échelle de l'espèce, ne dit rien des processus. Il relativise le rôle de l'évolution graduelle comme facteur majeur d'évolution, pour privilégier une évolution rapide (possiblement graduelle) au moment de la formation des espèces, selon le modèle péripatrique de Mayr

[29]. Le modèle des équilibres ponctués explicitait l'observation des archives paléontologiques qui font apparaître des discontinuités entre les espèces. Mais, on sait aussi aujourd'hui que ces archives sont, souvent, par nature, très discontinues [16] et qu'elles peuvent donner en conséquence une image déformée et accentuant l'aspect discontinu de l'évolution du vivant.

En fait, les tests du modèle des équilibres ponctués ont surtout porté sur les groupes, où les stases dominent, comme les mollusques des Bermudes [19] ou les trilobites de l'état de New-York [13]. Mais dans d'autres groupes, dont également les foraminifères [36], les radiolaires [26], les trilobites [15] les ammonites [10], les condylarthres et les primates [17], ou les rongeurs [6], l'évolution graduelle des caractères est fréquente. Elle a même été quantifiée, montrant que dans ces groupes, le gradualisme pouvait localement dominer les punctuations [7], une constatation que Gould a d'ailleurs reconnue [20].

C'est la raison qui nous a poussé à proposer un modèle élargi intégrant à la fois les stases, les punctuations et le gradualisme, sous la forme du modèle des équilibres et " déséquilibres " ponctués [8]. En effet, lorsque l'espèce est en équilibre avec son environnement, elle reste généralement en stase jusqu'à une nouvelle spéciation. Cette spéciation peut se faire par des mutations, une véritable saltation, se manifestant de façon plus ou moins précoce dans le développement, introduisant un véritable motif de discontinuité par isolement reproductif. Mais les espèces ne sont pas toujours en équilibre avec leur milieu. Lorsqu'elles se trouvent en déséquilibre, à la suite d'un changement environnemental important, certains caractères très variables peuvent présenter une évolution graduelle, parfois accélérée, sous l'action de la sélection naturelle [25]. C'est le vrai gradualisme phylétique qui est la plupart du temps irréversible dans les archives paléontologiques. Ce gradualisme peut-il donner une nouvelle espèce ? Oui, s'il provoque en lui-même, ou s'accompagne d'une discontinuité à n'importe quel niveau d'organisation (génétique, chromosomique ou morphologique), entraînant un véritable isolement reproductif. Mais les espèces peuvent aussi présenter des fluctuations réversibles, corrélées aux paramètres environnementaux ; elles sont dites écophénotypiques. Ces variations, exclusivement réversibles, ne constituent pas un phénomène évolutif, mais une simple adapta-

tion réversible de la variabilité aux fluctuations des paramètres environnementaux.

En outre, cette étude souhaite ouvrir la discussion en montrant l'importance sous-estimée de la dynamique non linéaire en biologie et en paléontologie. Cette approche fera appel à des notions relatives à des phénomènes physiques dits critiques, à l'analyse des phénomènes biologiques déterministes linéaires versus d'autres non-déterministes non-linéaires. Nous montrerons que ces concepts sont, selon les échelles considérées, compatibles avec les équilibres ponctués et la difficulté de prédire l'évolution exprimée par la contingence et la sensibilité aux conditions initiales. Ils complètent et élargissent l'approche de Gould des rapports continu-discontinu et pourraient constituer un nouvel apport à une théorie de l'évolution toujours plus complète.

2. Discontinu versus continu dans la hiérarchie d'organisation du vivant

L'une des idées les plus importantes prises en compte en biogéosciences, est l'existence d'une hiérarchie d'organisation du vivant. Cette hiérarchie commence aux plus petites échelles. Ce sont les bases alignées en gènes, dont l'expression permet la production des protéines spécifiques. Les gènes sont alignés sur les chromosomes. Les protéines sont assemblées en cellules, groupées en tissus, puis en organes se formant au cours de la programmation stricte de l'ontogenèse. Les individus sont groupés en espèces, puis en assemblages plus larges, les communautés, ou biomes, dont l'ensemble constitue la biosphère. Or, à chaque nouveau niveau d'organisation apparaissent, ou émergent, de nouvelles propriétés. Celles-ci sont souvent, mais pas nécessairement, imprévisibles. Cela veut dire que les niveaux d'organisation peuvent, parfois, être partiellement découplés. Cela veut dire aussi que chaque niveau a généralement un comportement différent. Qu'en est-il des rapports discontinuité/continuité aux différents niveaux d'organisation ?

À l'échelle des gènes, c'est-à-dire des séquences de bases, les changements ne peuvent être que discontinus, puisqu'une base peut être remplacée par une autre, qu'une nouvelle base peut être intercalée (addition) ou une ancienne base éliminée (délétion). La transcription des gènes en protéines spécifiques distinctes ne fait que

refléter la discontinuité des gènes. Les remplacements des bases correspondent à des modifications des niveaux d'énergie. Par exemple, le plus haut niveau d'énergie occupé par les électrons qui peuvent interagir dans la paire de base adénine-thymine est de $-1,2410$ eV (électron-volt), celui de la guanine-cytosine de $-1,3210$ eV. Le plus bas niveau d'énergie vacant est de $-1,2239$ eV pour le couple adénine-thymine et de $-1,1785$ eV pour celui de la guanine-cytosine [18]. Ces niveaux d'énergie des électrons conditionnent les associations possibles de bases entre les molécules possédant le plus haut niveau occupé, donneurs d'électron, et les molécules qui possèdent le plus bas niveau d'énergie vacant, accepteurs d'électrons.

À l'échelle des chromosomes, les remaniements (de la molécule d'ADN) ne peuvent être également que discontinus, soit par des inversions (bloc subissant une rotation de 180°), soit par des translocations (changement de localisation sur le chromosome), soit par des fusions (centriques ou péricentriques par rapport au centromère), soit par des fissions, soit enfin par des duplications (polyploidie) ou des délétions (aneuploidie).

Au niveau de l'ontogénèse, si la multiplication des cellules est un phénomène discontinu, le développement est, soit continu, soit discontinu avec des bifurcations possibles. Citons comme exemple les papilles qui peuvent donner, soit des écailles, des plumes ou des poils, selon la mutation du gène régulateur correspondant. La formation des organes est discontinuée par addition et par délétion de cellules (apoptose). Mais l'organisme final individuel se construit de façon continue, canalisé par ses contraintes de développement, selon un programme strictement établi, organe par organe, de discontinuités en discontinuités où les possibilités de bifurcations existent, d'un individu à l'autre, ou d'une espèce à l'autre. L'aspect continu, ou sériel, à l'échelle globale, du développement correspond à un ensemble chronologique de discontinuités séparant des phases de continuité qui se relaient. Mais n'oublions pas le cas inverse des métamorphoses où un petit nombre de discontinuités, à une certaine échelle (stades larvaire et post-métamorphique), entraîne une discontinuité globale de l'ontogénèse.

Les individus, tous différents, à l'exception des jumeaux vrais et des clones, forment des populations où la plupart des caractères possèdent une certaine varia-

bilité, sauf ceux qui dépendent d'une forte contrainte de développement, ceux sans variation génétique, ou ceux où les variants génétiques aboutissent au même phénotype (homéorhésis). Les analyses statistiques montrent que chez ceux qui varient, les fluctuations sont, soit continues selon une courbe de Gauss, soit discontinues avec des types parfois bien tranchés (polymorphisme). Mais le polymorphisme peut se présenter aussi sous la forme de distributions continues bimodales ou multimodales. Les populations locales constituent des assemblages où les espèces présentent des variations géographiques qui peuvent être discontinues, en formant des sous-espèces (espèces polytypiques), ou des épitoquies, des cyclomorphoses et des écomorphoses chez des collemboles. Mais les variations peuvent être continues, comme dans le cas des cliniques, nettement liées aux variations également continues des paramètres de l'environnement, ou écophénotypiques (température, humidité) ; ces dernières étant réversibles à l'échelle des populations.

Dans la dimension temporelle, généalogique et géologique, les populations et les espèces peuvent présenter, soit une variation graduelle parfois irréversible de quelques caractères correspondant au véritable gradualisme phylétique (chronomorphocline), soit des variations écophénotypiques potentiellement réversibles, mais sans changement de génotype. L'évolution graduelle qui paraît irréversible à une courte échelle, sous l'action de la sélection naturelle, peut devenir réversible à plus longue échelle sous l'action de la dérive génétique. Mais les populations et les espèces peuvent aussi rester stables, en stase, ou présenter une discontinuité (mutation introduisant un isolement reproductif), source d'une nouvelle espèce (ponctualisme). Les variations graduelles de certains caractères dentaires, observées chez les rongeurs et les ammonites, semblent souvent dépasser le cadre de l'espèce et traverser une succession d'espèces paléontologiques ; ce sont les tendances évolutives. Ce sont généralement les contraintes de développement et la sélection naturelle qui canalisent les tendances évolutives, mais d'autres facteurs peuvent intervenir (variations écophénotypiques, tendances des ressources alimentaires, pression de mutation, diffusion passive d'un caractère).

Les espèces sont assemblées en communautés écologiques, ou biomes, fréquentant un même type d'environnement, dans une zone géographique déterminée. La répartition des espèces d'un biome suit celle de

leurs masses (cénogrammes) [28] et cette répartition peut être, soit continue (forêt), soit discontinue (savane, désert). Enfin à l'échelle la plus grande, la biosphère de la planète est constituée par l'ensemble discontinu des biomes.

Dans une perspective généalogique, le développement de l'arbre du vivant, depuis les espèces jusqu'à la biosphère, est lui-même hiérarchique. Leur élaboration est complexe et dépend des homologies et de la fréquence des homoplasies, souvent nombreuses comme chez les rongeurs [23]. Ces arbres ne prennent en compte que les bifurcations, les nœuds, les ponctuations et ne tiennent pas compte des processus sous-jacents. Ils révèlent les motifs de la macroévolution. La distribution chronologique des nœuds peut être explorée en terme de dynamique linéaire versus non linéaire. Voyons en quelques premiers résultats. Il est probable que cette nouvelle approche, appliquée aux diverses échelles du vivant apportera dans le futur un nouvel éclairage sur l'évolution.

3. Linéaire versus non linéaire dans l'évolution

Les apparitions et extinctions d'espèces des rongeurs campagnols qui apparaissent par paquets dans les archives paléontologiques suivent des lois très différentes. On s'aperçoit en testant les modèles linéaires qu'ils n'expliquent pas ces irrégularités, mais qu'ils sont par contre cohérents avec un modèle non linéaire. C'est ainsi que nous avons testé en 1991 la distribution statistique des apparitions et extinctions des espèces de campagnols au Pliocène et au Quaternaire. Elle suit une loi de puissance possédant des exposants fractionnaires et suit donc un modèle non linéaire suggérant, à l'époque, l'existence d'attracteurs étranges contrôlant ces phénomènes [11].

Le problème de l'existence de structures fractales dans la répartition des fossiles dans les archives paléontologiques est, depuis cette date, fortement discuté et a fait l'objet de nombreux travaux aux conclusions souvent contradictoires [4,12,27,30–32,37,38,42].

Avec Nottale et Grou en 1996, nous avons testé les changements macroévolutifs discontinus qui interviennent aux plus grandes échelles évolutives, comme celles des clades, quelle que soit leur ampleur taxonomique, chez les dinosaures sauropodes, les primates, les équidés, les rongeurs et les échinodermes [9,35].

Pour cela nous avons utilisé les cladogrammes élaborés par les meilleurs spécialistes des groupes considérés en y ajoutant la chronologie des bifurcations. Dans ces cas, c'est la chronologie explicite des dates, et non leur distribution statistique, qui est étudiée. La répartition des événements discontinus d'apparition des clades ponctuant ces histoires, fort différentes, suit une loi log-périodique dont la dimension fractale moyenne se situe autour de 1,73. Cette loi indépendante d'échelle est la suivante :

$$T_n = T_c + (T_0 - T_c)(g)^{-n} \quad (1)$$

où $g = k^{1/D}$, avec k entier si le nombre de branchements reste constant à chaque étape. Cette loi ne dépend que de deux paramètres, g et T_c , qui n'ont bien sûr pas de raison a priori d'être constants pour l'ensemble de l'arbre de la vie.

Il s'agirait donc de phénomènes qui suivraient une équation non linéaire et il s'avère que c'est une loi bien connue en physique, celle qui décrit des phénomènes critiques [46]. Cette loi, que nous avons appliquée aux données chronologiques des cladogrammes, avait été initialement utilisée pour décrire l'analyse des tremblements de terre [44], et les krachs boursiers [43,45]. Depuis elle a été appliquée à la démographie mondiale [24] et aux turbulences [39]. Il s'agit d'une loi des phénomènes critiques qui paraît très universelle [1,3,30–46] et le plus surprenant est qu'elle semble s'appliquer à l'évolution des espèces... Nous avons également appliqué cette loi à la très petite échelle de l'ontogenèse humaine [5] et à la très grande échelle de l'histoire globale de la vie [9,35]. Elle rend parfaitement compte de la répartition chronologique des événements reconnus comme majeurs par les spécialistes de ces domaines.

Un résultat essentiel de l'étude des phénomènes physiques critiques est un comportement en loi de puissance autour du point critique. Ce n'est qu'à l'ordre suivant, que certains calculs font apparaître une fluctuation log-périodique. Celle-ci n'apparaît pas dans les travaux pionniers de Wilson [46] ; elle n'a été identifiée que plus tard. À proximité d'un temps critique, le système devient instable et fractal et présente des événements précurseurs qui se répartissent de façon accélérée jusqu'au temps critique, spécifique du système, puis, le temps critique atteint, le système est l'objet d'événements répliques se manifestant de façon décélérée. Dans l'étude standard des phénomènes cri-

tiques, le paramètre T est la température. Appliquer les mêmes méthodes au paramètre T correspondant au temps demande strictement d'être justifié à chaque fois. Pour les tremblements de terre, il s'agit de la distribution des fractures dans le sol qui évolue au cours du temps, ou de la variation des ions chlorure émis dans le sous-sol. Dans l'univers primordial, la température est une fonction monotone du temps. Pour l'évolution des clades, il reste à préciser la nature des changements profonds analysés ; il s'agit peut-être de la distribution des innovations et des gains de la complexité qui s'accroît au cours du temps ?

Ces idées suggèrent le développement nécessaire d'un volet des relations entre la thermodynamique (entropie) et l'évolution.

3. Conclusion : discontinu, continu, linéaire, non linéaire et relativité d'échelle

L'analyse que nous venons de faire souligner, semble-t-il, la primauté du discontinu sur le continu dans les phénomènes évolutifs du système instable du vivant. Il faut remarquer que le discontinu se manifeste essentiellement aux très petites échelles du vivant (bases, gènes, chromosomes, ontogenèse) et aux très grandes échelles (clades supraspécifiques, histoire globale de la vie, biosphère). Le continu se localise préférentiellement au niveau de l'expression morphologique des caractères des espèces, dans leur dimension géographique actuelle ou dans leur dimension temporelle passée.

Cette constatation est en cohérence totale avec l'approche relativiste d'échelle de Nottale [33,34] qui postule l'existence de plusieurs domaines de résolution dans la nature. La vie se situe, par ses constituants atomiques et moléculaires, entre quelques angströms et une centaine de mètres pour ses plus grands organismes réalisés. Nottale a introduit un espace des échelles en log, limité d'une part par l'échelle de Planck (10^{-33} cm) et par l'échelle de la constante cosmologique (10^{28} cm). On constate alors que le milieu de cet espace se situe à $40 \mu\text{m}$ et que l'ensemble des échelles du vivant est centré sur cette valeur.

Selon Nottale, aux plus petites échelles, où l'espace-temps semble être fractal, les lois d'échelles dominant (mécanique quantique) et aux plus grandes échelles de l'univers où il est quasi-fractal, ces lois

d'échelle s'expriment également. Le domaine où l'espace-temps ne dépend pas explicitement des résolutions est celui où les lois du mouvement de la physique classique sont dominantes par rapport aux lois d'échelles. Du fait qu'à notre échelle humaine, c'est essentiellement le domaine de la physique classique qui s'applique, on s'attend au minimum à voir deux transitions du fractal vers le non-fractal. L'une va des petites vers les grandes échelles, l'autre des grandes vers les petites échelles. Mais « petit » et « grand » sont ici tout à fait relatifs. Rappelons que le domaine classique peut s'étendre, à grande énergie, vers des échelles microscopiques, et qu'il peut y avoir du quantique macroscopique. Il n'y a donc pas un domaine intermédiaire universel, qui serait forcément classique. Chaque système, en fonction des conditions (vitesse, énergie, température, masse), peut se retrouver au même point, et à la même échelle, classique ou quantique.

On constate que, comme dans la physique de l'univers, la vie présente du discontinu aux petites et aux grandes échelles et du continu aux échelles moyennes du vivant proprement dit. Le discontinu semble également s'accompagner de structurations fractales. C'est peut-être la raison pour laquelle, seules les équations non linéaires permettent d'étudier la distribution statistique des discontinuités de la vie, aux petites et aux grandes échelles, là où des structurations fractales peuvent se développer préférentiellement. Quant aux équations linéaires, elles semblent exprimer plus directement les continuités quantifiées aux échelles moyennes de la vie, c'est-à-dire au niveau de l'espèce en interaction avec son environnement.

L'approche non linéaire de l'évolution devrait permettre dans le futur une meilleure compréhension des motifs de la macroévolution, et sans doute aussi de nombreux phénomènes biologiques, dont les lois linéaires ne rendent absolument pas compte actuellement. L'importance relative du linéaire et du non-linéaire peut constituer un objectif intéressant pour la paléontologie, comme elle l'est en physique et en chimie. Cette dichotomie est très controversée en paléontologie. Elle devrait aboutir à une théorie de l'évolution plus complète. Cette conceptualisation en paléontologie constitue une nouvelle façon de repenser les recherches dans une approche pluridisciplinaire et permet d'analyser les motifs évolutifs avec de nouvelles méthodes analytiques et de nouveaux modèles.

Remerciements

L'auteur remercie chaleureusement Laurent Nottale et Gunther Eble pour les corrections et les suggestions apportées à ce travail.

Références

- [1] P. Bak, P. How Nature Works: The Science of Self-Organized Criticality, Copernicus, New York, 1996.
- [2] S. Bornholdt, K. Sneppen, Neutral mutations and punctuated equilibrium in evolving genetic networks, *Phys. Rev. Lett.* 81 (1998) 236–239.
- [3] S. Bornholdt, The dynamics of large biological systems: A statistical physics view of macroevolution, in: J.P. Crutchfield, P. Schuster (Eds.), *Evolutionary Dynamics: Exploring the Interplay of Selection, Accident, Neutrality, and Function*, Oxford University Press, Oxford, UK, 2003, pp. 65–78.
- [4] B. Burlando, The Fractal Geometry of Evolution, *J. Theor. Biol.* 163 (1993) 161–172.
- [5] R. Cash, R.J. Chaline, L. Nottale, P. Grou, Développement humain et loi log-périodique, *C. R. Biologies* 325 (2002) 1–7.
- [6] J. Chaline (Ed.), *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique : gradualisme phylétique ou équilibres ponctués ?* CNRS, Paris, 1983.
- [7] J. Chaline, Arvicolid data and Evolutionary concepts, *Evolutionary Biology* 21 (1987) 237–310.
- [8] J. Chaline, B. Laurin, P. Brunet-Lecomte, L. Viriot, Morphological Trends and Rates of Evolution in Arvicolids (Arvicolidae, Rodentia) at species level: toward a Punctuated Equilibria/Disequilibria Model, in: J. Chaline, L. Werdelin (Eds.), *Modes and tempo of Evolution in the Quaternary*, *Quatern. Int.* 19 (1993) 27–39.
- [9] J. Chaline, L. Nottale, P. Grou, L'arbre de la vie a-t-il une structure fractale ? Le Point sur..., *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 328 (1999) 717–726.
- [10] J.-L. Dommergues, L'évolution des Ammonitina au Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale, *Doc. Lab. Géol. n° 98*, thèse, université Claude-Bernard, Lyon, 1987.
- [11] J. Dubois, J. Chaline, J.P. Brunet-Lecomte, Spéciation, extinction et attracteurs étranges, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 315 (1992) 1827–1833.
- [12] G.J. Eble, Originations: Land and Sea Compared, *Geobios* 32 (1999) 223–234.
- [13] N. Eldredge, The allopatric model et phylogeny in Paleozoic invertebrates, *Evolution* 25 (1971) 156–167.
- [14] N. Eldredge, S.J. Gould, Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, in: T.E. Schopf (Ed.), *Model in Paleobiology*, Freeman, Cooper, San Francisco, 1972, pp. 82–115.
- [15] R. Feist, E.N.K. Clarkson, Environmentally controlled phyletic evolution blindness and extinction in Late Devonian tropidocoryphe trilobites, *Lethaia* 22 (1989) 359–373.
- [16] J.-P. Garcia, G. Dromart, The validity of two biostratigraphic approaches in sequence stratigraphic correlations: brachiopods zones and marker-beds in the Jurassic, *Sediment. Geol.* 114 (1997) 55–79.
- [17] P.D. Gingerich, Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in Tertiary mammals, *Am. J. Sci.* 276 (1976) 1–28.
- [18] A. Goudot, *Les quanta et la vie. Que sais-je ? n° 530*, PUF, 1952.
- [19] S.J. Gould, An evolutionary microcosm: Pleistocene and recent history of the land snail *P. (Poecilozonites)* in Bermuda, *Bull. Mus. Comp. Zool.* 138 (7) (1969) 407–532.
- [20] S.J. Gould, Dix-huit points au sujet des équilibres ponctués, in: J. Chaline (Ed.), *Modalités et rythmes de l'évolution biologique*, Colloque international CNRS n° 330, CNRS, Paris, 1983, pp. 39–41.
- [21] S.J. Gould, N. Eldredge, Punctuated equilibrium comes of age, *Nature* 366 (1993) 223–227.
- [22] S.J. Gould, N. Eldredge, Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered, *Paleobiology* 3 (2) (1977) 115–151.
- [23] J.-L. Hartenberger, Description de la radiation des Rodentia (Mammalia) du Paléocène supérieur au Miocène ; incidences phylogénétiques, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 316 (1998) 439–444.
- [24] A. Johansen, D. Sornette, Finite-time singularity in the dynamics of the world population, economic and financial indices, *Physica A* 204 (2001) 485–502.
- [25] S. Kauffman, *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, Oxford University Press, Oxford, UK, 1993.
- [26] D.E. Kellog, The role of phyletic change in the evolution of *Pseudocubus vema* (Radiolaria), *Paleobiology* 1 (1975) 359–370.
- [27] J.W. Kirchner, A. Weil, No fractals in extinction statistics, *Nature* 395 (1998) 337–338.
- [28] S. Legendre, *Les communautés de mammifères du Paléocène (Éocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution*, thèse, Montpellier, 1998.
- [29] E. Mayr, *Systematics and the Origin of Species*, Columbia University Press, New York, 1942.
- [30] M.E.J. Newman, Self-organized criticality, evolution and the fossil extinction record, *Proc. R. Soc. Lond. B* 263 (1996) 1605–1610.
- [31] M.E.J. Newman, G.J. Eble, Power spectra of extinction in the fossil record, *Proc. R. Soc. Lond. B* 266 (1999) 1267–1270.
- [32] M.E.J. Newman, G.J. Eble, Decline in extinction rates and scale invariance in the fossil record, *Paleobiology* 25 (4) (1999) 434–439.
- [33] L. Nottale, *Fractal Space-Time and Microphysics: Towards a Theory of Scale Relativity*, World Scientific, Singapour, 1993.
- [34] L. Nottale, *La relativité dans tous ses états. Au-delà de l'espace-temps*, Hachette Littératures, Paris, 1998.
- [35] L. Nottale, J. Chaline, P. Grou, *Les arbres de l'évolution*, Hachette Littératures, 2000.
- [36] T. Ozawa, Evolution of *Lepidolina multiseptata* (Permian Foraminifer), East Asia, *Mem. Fac. Sc. Kyushu Univ. Ser. Geol. D* 23 (1975) 117–164.

- [37] R.T. Patterson, A.D. Fowler, Evidence of self organization in planktic foraminiferal evolution: implications for interconnectedness of paleoecosystems, *Geology* 24 (3) (1996) 215–218.
- [38] R.E. Plotnick, J.J. Sepkoski, A multifractal model for originations and extinctions, *Paleobiology* 27 (1) (2001) 126–139.
- [39] D. Queiros-Conde, Principle of flux entropy conservation for species evolution, *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. IIa* 330 (2000) 445.
- [40] P. Sibani, M. Schmidt, P. Alstroem, Evolution and extinction dynamics in rugged fitness landscapes, *Int. J. Mod. Phys. B* 12 (1998) 361–391.
- [41] K. Sneppen, P. Bak, H. Flyvbjerg, M.H. Jensen, Evolution as a self-organized critical phenomenon, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 92 (1995) 5209–5213.
- [42] R.V. Sole, S.C. Manrubia, M. Benton, P. Bak, Self-similarity of extinction statistics in the fossil record, *Nature* 388 (1997) 764–767.
- [43] D. Sornette, Why Stock markets crash. *Critical Events in Complex Financial Systems*, Princeton University Press, 2002.
- [44] D. Sornette, C.G. Sammis, Complex critical exponents from renormalization group theory of earthquakes: implications for earthquake predictions, *J. Phys. I France* 5 (1995) 607–619.
- [45] D. Sornette, A. Johansen, J.P. Bouchaud, Stock market crashes, precursors and replicas, *J. Phys. I France* 6 (1996) 167–175.
- [46] K. Wilson, Renormalization group and critical phenomena, *Phys. Rev. B* 4 (1971) 3174–3184.