

Retour de l'organisme ou retour du refoulé ? Les raisons d'un clivage en biologie évolutive

Philippe Huneman, IHPST, CNRS/Paris I Sorbonne¹
& Camille Noûs, Laboratoire Cogitamus

Le «retour de l'organisme» est le titre d'un article de 2005 de Patrick Bateson, écologue comportemental à Cambridge récemment disparu². Bateson résume par cette expression lapidaire certains défis auxquels la théorie évolutive classique est soumise ; ceci sous-entend que depuis quelques temps l'organisme était oublié par une telle biologie. Voilà qui semble évidemment paradoxal : la biologie n'est-elle pas la science des organismes ? Comment aurait-elle pu les oublier ? Et si c'est vraiment le cas, comment pourraient-ils bien revenir, puisqu'après tout, quand la science oublie quelque chose, souvent celle-ci ne revient plus : le calorique, le phlogistique, l'éther, la force vitale sont parmi les grands oubliés de la science...

Dans cet article, je vais donc commencer par expliquer en quel sens on parle de «retour de l'organisme» dans certains champs de

[1] **Philippe Huneman** est directeur de recherche à l'Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques (CNRS /Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne). Il s'est spécialisé dans la philosophie de la biologie, en particulier évolutive, et de l'écologie, et a publié de nombreux articles sur des questions relatives au concept d'organisme, à la sélection naturelle, à l'écologie théorique ou aux modalités de l'explication scientifique, ainsi qu'aux théories du complot. Auteur entre autres de *Métaphysique et biologie. Kant et la constitution du concept d'organisme* (Kimé, 2008), *Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution* (codirigé avec Thomas Heams, Guillaume Lecointre et Marc Silberstein, Éditions Matériologiques, 2011), *Pourquoi ? Une question pour découvrir le monde* (Autrement 2020), *Death : Perspectives from the Philosophy of Biology* (Palgrave, 2021), *Les sociétés du profilage. Évaluer, optimiser, prédire* (Payot, 2023). Articles disponibles sur <http://philippehuneman.wordpress.com>

[2] P. Bateson, «The Return of the Whole Organism», *Journal of Biosciences*, 30(1), 2005, p. 31-39.

la biologie évolutive récente. Je soutiendrai alors que la théorie évolutive classique, développée entre les années 1930 et 1950 à partir de la synthèse de la génétique mendélienne et de l'idée darwinienne d'évolution, évacue certains aspects de la notion d'organisme, et qu'il s'agit là du coût théorique de certaines simplifications concernant la production de la variation intra- et inter-générationnelle pendant le développement, même si ces simplifications avaient auparavant permis de construire un cadre théorique extrêmement fécond. Je défendrai ensuite l'idée que certains programmes de recherches récents en biologie évolutive nous donnent à comprendre de manière phylogénétique l'émergence de la forme «organisme» et son omniprésence dans le monde vivant, mais qu'ici aussi, ces programmes ont un coût théorique, à savoir : ils ne peuvent faire la différence entre un individu biologique en général et ce qu'on nomme, en particulier en physiologie ou biologie développementale, un organisme.

1] Évolutionnisme moderne, biologie «suborganismale» et retour de l'organisme

Pour comprendre pourquoi certains, comme Patrick Bateson parlent de «retour de l'organisme» depuis une ou deux décennies, il faut déjà saisir en quoi il aurait disparu dans la biologie moderne et en particulier la biologie évolutive. Pour le biologiste en effet, selon la formule célèbre de Theodosius Dobzhansky, l'un des architectes de l'évolutionnisme moderne, «rien n'a de sens en biologie excepté à la lumière de l'évolution». Dans ce cadre, l'évolution par sélection naturelle explique à la fois l'adaptation des organismes à leurs milieux, leur distribution géographique, les séquences phylogénétiques et les similarités inter- et intra-lignages.

Pour Darwin lui-même, la sélection naturelle, moteur de l'évolution, résultait essentiellement de la compétition des organismes pour la survie et la reproduction dans un contexte de rareté des ressources³. Néanmoins, c'est aujourd'hui ce qu'on nomme la théorie synthétique de l'évolution (notée TSE)⁴ qui fournit le cadre dominant de la biologie évolutive, certes toujours darwinienne. Cette TSE s'est progressivement formée à partir de la synthèse de la

[3] C. Darwin, *The origin of species*, John Murray, 1859.

[4] Souvent appelée aussi synthèse moderne, d'après le livre de Julian Huxley, *Evolution: the modern synthesis*, Princeton University Press, 1942.

génétique mendélienne et de l'évolution darwinienne réalisée par la génétique des populations issue des travaux de Sewall Wright, Ronald Fisher et J.B.S. Haldane dans les années 1930. Ceux-ci ont construit des modèles de la variation des fréquences géniques dans les populations en fonction de la taille de ces populations, des taux de mutation génétiques et migration, et du coefficient de sélection (parfois nommé *fitness* dans des contextes un peu différents⁵), c'est-à-dire les différences de chances reproductives dues aux gènes dont on étudie l'évolution⁶. Le credo de la TSE est ainsi résumé par Julian Huxley dans une lettre à Mayr de 1951 : «La sélection naturelle, agissant sur une population de constitution mendélienne où la variation provient de la mutation et de la recombinaison, est le principal agent de l'évolution.»

Selon cette TSE, l'évolution est un processus «suborganismal», comme dit Denis Walsh⁷ : la sélection naturelle et les autres processus rendant compte des traits des organismes (dérive génétique, mutation, etc.) ont lieu au niveau des gènes. Dans un livre très

[5] La génétique des populations et la génétique quantitative ont différents concepts, et pour chacun différentes mesures, pour évaluer le succès reproductif différentiel de classes d'individus ayant un allèle ou une valeur de trait en commun. Le coefficient de sélection se calcule par rapport à la différence de l'espérance de descendants entre l'homozygote et l'hétérozygote. La *fitness* a de très nombreuses définitions, la plupart liées à la distribution de probabilité des descendants du porteur du trait ou de l'allèle focal. Le concept de *fitness* fait l'objet d'une immense littérature philosophique et méthodologique dont l'intérêt pour notre problème est très faible ici ; on lira à ce sujet F. Bouchard, «Fitness», in T. Heams *et al.* (dir.), *Les mondes darwiniens*, Éditions Matériologiques, 2011 ; A. Orr, «Fitness and its role in evolutionary genetics», *Nature Review of Genetics* 10, 2009, p. 531-539.

[6] La TSE a ensuite exporté à la systématique, la paléontologie, l'écologie, etc., ces notions – entre autres par les travaux fondateurs de Julian Huxley, Ernst Mayr, Theodosius Dobzhansky, George G Simpson, Bernhard Rensch ou E.B. Ford – , jusqu'à constituer le cadre de la biologie. Pour une étude de cette histoire complexe, voir E. Mayr & W. Provine, *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology*, Harvard University Press, 1980 ; V.B. Smocovitis, *Unifying biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology*, Princeton University Press, 1996 ; J. Gayon, *Darwin's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, Cambridge University Press, 1998 (*Darwin et l'après-Darwin. Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*, Éditions Matériologiques, 2019).

[7] D. Walsh, *Organisms, agency, and evolution*, Cambridge University Press, 2015.

influent qui popularisa en 1976 une certaine version de cette TSE, le *Gène égoïste*, Richard Dawkins aura ainsi cette formule célèbre : les organismes ne sont que des «véhicules», mais les vrais agents de l'évolution, et au fond les responsables du processus évolutif et donc du «design» des organismes grâce à la sélection naturelle qui les façonne, ce sont les gènes⁸.

Mais, avant de se demander si cette mise de côté est une avancée de la science ou en revanche un coûteux oubli, que doit-on entendre par organisme ?

Pour nous, une panthère, un crabe, un palmier sont des organismes ; reste que ce terme n'est pas de toute éternité propre au lexique des écrits scientifiques sur le vivant. Longtemps, à la suite d'Aristote, d'Hippocrate et de Galien on a en effet eu recours à la notion *d'âme* pour expliquer le comportement spécifique des vivants dans l'ensemble de la nature : ils croissent, assimilent la matière environnante, parfois se meuvent, et toujours se reproduisent. Le corps des vivants était alors pensé comme l'instrument de l'âme, sous des modalités diverses, cette âme rendant compte de comportements finalistes ou téléologiques des vivants : leur développement tend vers la reproduction du type de l'espèce, leurs mouvements visent à saisir des proies ou à fuir des prédateurs, etc. Alors même que la conception de l'âme comme principe du corps s'est trouvée dès le dix-septième siècle en butte à la «philosophie naturelle» moderne, issue entre autres de la physique galiléenne, et hostile à l'idée qu'autre chose que l'étendue et la matière pût régir les manifestations des choses physiques, l'idée d'instrumentalité est restée longtemps encore en lice pour comprendre le fonctionnement des vivants. Un organe, en grec, c'est en effet un instrument. La physiologie a ainsi longtemps eu comme supposition implicite cette idée d'une nature instrumentale des structures, ramassée en anglais par le mot *design*⁹, qui signifie indissociablement intention et agen-

[8] R. Dawkins, *The selfish gene*, Oxford University Press, 1976. Certes, la TSE elle-même n'était pas monolithique, et une tradition organismale représentée par certains de ses plus éminents auteurs, Wright, Dobzhansky ou Simpson, y demeura forte. Reste que pour de nombreux auteurs depuis les années 1980 les mécanismes de l'évolution ont lieu au niveau du gène, et contrairement à la biologie moderne et à celle de Darwin les organismes ne sont pas la catégorie essentielle pour les comprendre.

[9] A. Cunningham, «The Pen and the Sword : Recovering the Disciplinary

cement, dessein et dessin¹⁰, un design ultimement garanti par une intelligence créatrice.

On parlait alors moins d'organismes que d'âmes, et le dessein divin était omniprésent dans la compréhension physiologique comme naturaliste des êtres vivants jusque dans les années 1750. Mais dans ses écrits sur la biologie, en particulier la seconde partie de sa *Critique de la faculté de juger*, Emmanuel Kant a été sensible au fait que la biologie qui émergeait et s'unifiait à l'époque où il écrit, soit à partir de la seconde moitié du XVIII^e siècle, suppose l'évidence que la vie a lieu comme «organismes» (ou «être organisés» comme il dit) plutôt que comme doublet âme-corps. Le concept d'*organisme*, qu'il pense comme une totalité telle que les parties se comprennent uniquement à partir du tout, de sorte que la finalité des parties devient un certain type de rapport tout-partie plutôt qu'une relation externe d'utilité ou d'instrumentalité, y advient comme un schème majeur de compréhension du vivant. Conséquemment, le fait de la vie apparaît comme l'existence de ces organismes qu'il s'agit d'expliquer quant à leur fonctionnement, leur provenance et leur relation à leur milieu.

Philosophiquement en particulier cela signifie un abandon de la notion d'utilité et d'instrumentalité, intrinsèques à l'ancienne approche du vivant, au profit de cette relation spécifique tout-parties que Kant nommera «finalité interne»¹¹. Kant considère que les organismes réalisent ce qu'il appelle une «fin naturelle», au sens où ils satisfont *deux critères* relatifs au rapport tout-parties qu'ils instantancient : les parties doivent se comprendre *en relation avec le tout* ; et les parties se *produisent les unes les autres* en accord avec une certaine «idée du tout», laquelle est essentiellement présupposée par le biologiste comme «principe de connaissance» des vivants¹² – par exemple, le principe permettant de distinguer un développement embryologique normal d'un développement anormal¹³. Je

Identity of Physiology and Anatomy before 1800 – II: Old Physiology—the Pen», *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 34(1), 2003, p. 51-76.

[10] En français et dans ce contexte «plan» serait sans doute la meilleure traduction – elle conserve le double sens.

[11] E. Kant, *Critique de la faculté de juger*, 1790, § 63.

[12] *Ibid.*, § 65.

[13] P. Huneman, «From Comparative Anatomy to the “Adventures of Reason”», *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 37(4),

nomme le premier critère le «critère de design», le second le «critère d'épigénéticité».

Par leur manière même de travailler, les biologistes ultérieurs implémenteront cette conception selon laquelle pour comprendre un organisme, et même en faire l'expérience comme organisme, nous avons a priori déjà posé cette présupposition de finalité sous forme d'une «idée du tout» au principe de notre jugement. En effet, les principes de l'anatomie comparée, pour Cuvier, puis Geoffroy Saint-Hilaire ou Goethe, sont exactement ce que Kant appelait des «principes régulateurs», soit cette présupposition d'un ordre final instancié par l'organisme, sur laquelle s'appuie notre capacité d'identifier des structures organiques et leur développement, des fonctions et leurs mécanismes¹⁴. Depuis Kant, Cuvier ou Geoffroy Saint-Hilaire, jusqu'aux évolutionnistes contemporains en passant par les architectes de la TSE, il semble donc que ce rôle décisif joué par la catégorie d'organisme se soit en partie effacé au profit de la biologie que Walsh nomme *suborganismale*.

Nous aurions ainsi une biologie traditionnelle organismale et une biologie moderne, évolutive, plutôt suborganismale. En outre, en 1961, Mayr avait proposé une partition du champ de la biologie en «causes ultimes» et «causes prochaines» – celles-ci ont lieu au niveau de la durée de vie des organismes; elles relèvent de la physiologie, de la biologie cellulaire, de la neurologie, de la biologie moléculaire, etc.; celles-là concernent des causes situées dans les populations ancestrales de l'espèce et des espèces sœurs, et répondent à la question de savoir «pourquoi le “programme génétique” de telle espèce est comme il est» en pointant l'histoire évolutive, généra-

2006, p. 649-674; H. Ginsborg, «Two Kinds of Mechanical Inexplicability in Kant and Aristotle», *Journal of the History of Philosophy* 42(1), 2004, p. 33-65.

[14] Voir Huneman, «From Comparative Anatomy to the “Adventures of Reason”», *op. cit.* Ainsi, lorsque Cuvier déduit la forme de toutes les dents, les mâchoires, puis les os, puis le reste d'un animal fossile à partir de sa seule dent, il s'appuie sur cette présupposition que chaque partie doit se comprendre selon sa forme et sa liaison aux autres par rapport au tout de l'organisme comme être viable; en ce sens, s'il a de canines il aura des incisives pour broyer, des molaires pour déchirer, une mandibule, un crâne qui la supporte et des pattes pour saisir les proies (G. Cuvier, «Discours sur les révolutions du globe», préface aux *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes*, 1812). Ladite présupposition joue exactement le rôle que Kant nomme «principe régulateur de la connaissance».

lement due à la sélection naturelle, des gènes de ce programme. Les premières constituent l'objet de la biologie dite «fonctionnelle», les secondes de la biologie dite «évolutive»¹⁵.

Or au niveau de la biologie fonctionnelle, la révolution moléculaire, qui s'annonce avec la découverte de la molécule d'ADN par Franklin, Crick et Watson en 1953, converge de manière indépendante de la biologie évolutive vers l'établissement d'une biologie suborganismale, puisque le développement des organismes et leur fonctionnement semblent avoir leur source et leur secret au niveau de molécules situées dans le noyau des cellules et non plus dans les organismes eux-mêmes.

Ainsi, la biologie depuis le XX^e siècle peut se départager selon deux axes : selon la division courante faite par Mayr, biologie évolutive *versus* biologie fonctionnelle, et en biologie organismale vs suborganismale. Cet espace conceptuel de la biologie est représenté figure 1 (page suivante). Selon ce que je viens de décrire, la biologie évolutive moderne semblerait cantonnée dans le premier cadran en haut à gauche, du moins pour ce qui est de la compréhension des processus qui expliquent les patterns phylogénétiques et biogéographiques.

Néanmoins, des auteurs et des traditions, venus en particulier de la théorie du développement, remettent cela en question : c'est ce que Bateson a appelé le «retour de l'organisme». De quoi s'agit-il ?

1.1] Un retour de l'organisme : où, en quel sens ?

Dans un article majeur critiquant l'usage généralisé de la sélection naturelle comme explication de tous les traits des vivants, Stephen Jay Gould et Richard Lewontin avaient déjà indiqué que l'organisme comme totalité ne peut résulter de la compréhension adaptationniste de traits isolés¹⁶. On appelle en effet «adaptationnisme» l'idée que chaque trait doit être conçu comme une optimisation par la sélection naturelle dans l'environnement pertinent¹⁷. Contre cela, Gould et Lewontin soutiennent que l'organisme comme

[15] E. Mayr, «Cause and Effect in Biology», *Science* 134, 1961, p. 1501-1506.

[16] S.J. Gould & R. Lewontin, «The spandrels of san Marco and the panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme», *Proc. Roy. Soc. Lond.* B205, 1978, p. 581-598.

[17] L'adaptationnisme peut être purement méthodologique (comme pour E. Mayr, «How to Carry Out the Adaptationist Program?», *The American*

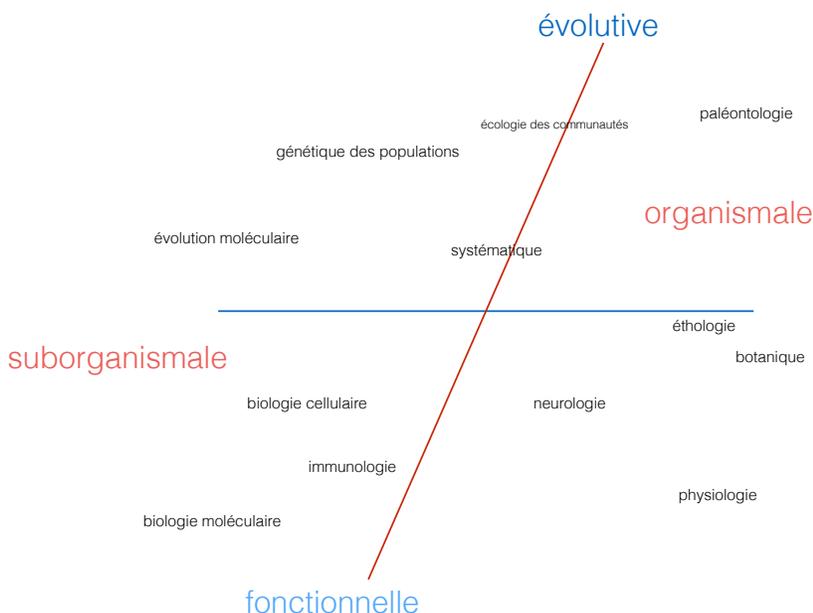


FIGURE 1

Deux axes structurant l'espace théorique de la biologie, et quelques disciplines situées dans cet espace.

totalité doit être présupposé dans l'explication des traits comme un *Bauplan* (plan de construction) – un terme repris à la morphologie transcendantale allemande de la fin du XIX^e siècle, issue de la tradition kantienne¹⁸. Ce terme est parfois utilisé dans la discipline dite « biologie évolutive du développement » ou Evo-Devo¹⁹, élaborée

Naturalist 121(3), 1983, p. 324-334), ou désigner une thèse empirique, cela ne nous concerne pas ici.

[18] Voir à ce sujet les leçons d'un des maîtres de Darwin, Richard Owen, éditées par P. Sloan (*Richard Owen's Hunterian Lectures, May-June 1837*, University of Chicago Press, 1992) et P. Sloan, « Whewell's Philosophy of Discovery and The Archetype of the Vertebrate Skeleton: The Role of German Philosophy of Science in Richard Owen's Biology », *Annals of Science* 60, 2003, p. 39-61 ; P. Rehbock, *The philosophical naturalists. Themes in early nineteenth-century british biology*, University of Wisconsin Press, 1983.

[19] S. Gilbert, G. Opitz, R. Raff, « Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology », *Development and Evolution* 173, 1996, p. 357-372 ; R. Raff, *The Shape of Life*, University of Chicago Press, 1996 ; W. Arthur, *The origins of animal body plans*, Cambridge University Press, 2000.

depuis les années 1970 – à l'essor de laquelle Gould a contribué²⁰. Cette science entend comprendre l'évolution des processus développementaux *communs* à de nombreux lignages – par exemple, le développement du membre antérieur des vertébrés. Elle se distingue de la biologie évolutive classique, laquelle essaye en général d'expliquer justement les *différences*, et peut les relier aux différences d'environnement *via* la sélection naturelle. L'Evo-Devo, elle, analyse l'évolution des «grands plans d'organisation» (ce qui évoque les *Baupläne* de Gould et Lewontin), lesquels au niveau de l'individu résultent d'un schéma commun de développement. Elle a conduit à de nombreuses réflexions qui semblent défier le point de vue suborganismal dominant de la TSE : par exemple, le développement d'un organisme contraint les variations, soit génotypiques, soit phénotypiques (au sens soit où les mutations génétiques sont biaisées vers certains génotypes, soit où leur pluralité débouche toujours sur le même petit nombre de phénotypes)²¹; or ces variations sont l'aliment de la sélection naturelle. Si les variations sont très contraintes, autrement dit, si pour un trait donné les valeurs de ce trait sont cantonnées dans un petit sous-ensemble de toutes les valeurs possibles, la sélection n'a pas grand-chose à sélectionner et le mystère de l'évolution relève avant tout de l'explication de ces contraintes sur la variation. Par exemple, le nombre de vertèbres cervicales des vertébrés semble limité à sept, que ceux-ci soient des souris ou des girafes. On s'attendrait pourtant, si seule la sélection était à l'œuvre, à ce que ce nombre soit proportionné à la taille de l'animal, donc que la souris en possède moins que la girafe. Dans la mesure où l'environnement et le mode de vie ne modifient pas ce nombre, il semble alors que la sélection naturelle ne soit pas à l'œuvre ici ; autrement dit, le nombre de vertèbres que ces organismes peuvent développer est nécessairement de sept. La sélection ne saurait privilégier un nombre plus élevé de vertèbres chez la girafe (ce qui serait évidemment adaptatif) parce que le système développemental des vertébrés, pour des raisons génétiques ou autres, ne semble pas proposer cette option. Inversement, si l'on veut comprendre la géné-

[20] S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Belknap Press, 1977 ; P. Alberch *et al.*, «Size and shape in ontogeny and phylogeny», *Paleobiology* 5, 1979, p. 296-317.

[21] J. Maynard Smith *et al.*, «Developmental constraints and evolution», *The Quarterly Review of Biology*, 1985, p. 265-287 ; P.M. Brakefield, «Evo-devo and constraints on selection», *Trends in Ecology & Evolution* 21, 2006, p. 362-368.

ralité de ce nombre de vertèbres on doit interroger un tel système développemental et non la sélection naturelle.

En outre, il faut attribuer à la *plasticité* des organismes – c'est-à-dire la disposition à développer, à génotype fixe, des phénotypes différents de façon à être mieux adapté aux particularités de l'environnement²² – un rôle majeur dans la distribution des variations et donc l'évolution par sélection naturelle²³.

Lewontin a enfin insisté sur le fait que les organismes ne sont pas passifs dans l'évolution, ils ne sont pas une cire que modèlerait la sélection naturelle pour les ajuster à leur environnement. Il a esquissé l'idée que les adaptations ne s'expliqueraient pas seulement par la sélection naturelle, qui ajuste les organismes sur l'environnement via l'optimisation de traits héritable, mais aussi par *l'activité* des organismes construisant leur niche et ainsi modifiant leur environnement pour l'ajuster à eux.

Ainsi du côté évolutif, l'organisme passe pour certains au premier plan, à la fois comme *problème* à résoudre – l'origine du *Bauplan* –, et comme référence majeure dans toute *stratégie explicative* : processus développementaux contraignant la variation, activités créatrices des animaux, etc. Autrement dit, pour prendre les termes consacrés des philosophes des sciences, il s'impose à la fois comme *explanandum* et comme *explanans*.

Pareille inflexion s'avère d'ailleurs parallèle d'une tendance qui se fait jour aussi en biologie moléculaire (donc, cadran inférieur gauche de la **figure 1**) : après le décodage de plusieurs génomes entiers (humain, *Arabidopsis thaliana*, drosophile, souris) suite à l'achèvement du « Human Genome Project » en 2003, on s'est rendu compte que le génome est à la fois beaucoup plus complexe et beaucoup plus simple que l'on pensait²⁴. Il est radicalement faux de penser que chaque gène commande un trait de l'organisme ; au contraire, les gènes sont tous des éléments dans un « réseau d'expression génomique », dont le résultat à un moment donné, soit l'expression d'un

[22] Une formulation séminale du thème de la plasticité se trouve dans A.D. Bradshaw, « Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants », in E.W. Caspari & J.M. Thoday (eds.), *Advances in genetics*, 1965, p. 115-155.

[23] M.-J. West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford University Press, 2003.

[24] Lire par exemple P. Griffiths & K. Stotz, *Genetics and Philosophy: An Introduction*, Cambridge University Press, 2013.

gène dans une cellule, dépend de tout l'état du réseau et de l'état général des cellules environnantes et de l'organisme. Le génome est donc plus complexe qu'une simple addition d'instructions que seraient les gènes ; mais il est plus simple aussi, car les gènes directement codants sont au nombre de 20000, chiffre assez petit, bien moindre que les millions que l'on anticipait au vu de la complexité du phénotype humain²⁵. Ce petit nombre résulte justement du fait que chaque gène est investi dans plusieurs réseaux génomiques et peut donc jouer plusieurs rôles à la fois. Un faible nombre de gènes codants peut donc, grâce à la complexité de l'architecture génomique, produire un très grand nombre de protéines et ultimement de traits phénotypiques²⁶. Ce qu'on a appelé parfois le *postgenomic turn* induit par le projet Human Genome repose sur l'idée que les gènes ne sont pas directement des instructions pour des traits mais plutôt des nœuds dans un réseau très complexe de gènes de transcripts et d'ARN, qui régule l'expression d'un gène cible – ces nœuds ayant un profil d'activité extrêmement contexte-dépendant²⁷.

Cette perspective de réseaux de gènes a pu être interprétée dans un sens favorisant la biologie «organismale», parce que comprendre comment fonctionne un gène donné nécessite ce réseau de gènes, lequel à son tour implique un réseau plus large d'interactions entre éléments dans la cellule (protéines, transcripts, ARNm, etc.), ce qui au bout du compte invoque l'organisme entier. Pour certains biologistes le tournant dit postgénomique a ainsi débouché sur une vision systémique et non plus réductionniste du génome qui ultimement remettrait au premier plan de la biologie moléculaire le motif de l'organisme. Les gènes sont tous des éléments dans un «réseau d'expression génomique», dont le résultat à un moment donné – soit l'expression d'un gène dans une cellule – dépend de tout l'état du réseau et donc de l'état général des cellules environnantes et de l'organisme. Ces perspectives, souvent théorisées dans le cadre de

[25] T. Elliott & T. Gregory, «What's in a genome? The C-value enigma and the evolution of eukaryotic genome content», *Phil. Trans. R. Soc. B* 370, 2015, 20140331.

[26] M.W. Hahn & G.A. Wray, «The g-value paradox», *Evol Dev* 4(2), 2002, p. 73-75.

[27] La notion de *Gene Regulatory Network*, un aspect de cette vision, a été initiée par les travaux de Eric Davidson dans les années 1980 – e.g. *Gene activity in early development*, Academic Press, 1986.

ce qu'on appelle *Systems Biology*²⁸, se concilient d'ailleurs aisément avec une pensée de type holistique de l'organisation biologique telle qu'elle a été avancée dans les années 1970 par Umberto Maturana et Francesco Varela sous le nom d'autopoïèse, ou par le mathématicien Robert Rosen, en stricte rupture avec le réductionnisme de la biologie moléculaire dominante. De tels chercheurs partent en effet d'une idée générale d'organisme inspirée par la notion kantienne d'auto-organisation, la modélisent et font de ce modèle le cadre d'une compréhension biologique des processus vitaux.

En se concentrant sur la biologie évolutive – contexte dans lequel le «*return of the organism*» a été identifié, demandons-nous maintenant dans quelle mesure cette critique généralisée de la biologie suborganismale – critique manifeste dans les tentatives d'une nouvelle synthèse évolutive qu'on appellerait «étendue»²⁹ – est fondée, et si ce «retour de l'organisme» caractérise bien la biologie évolutive actuelle.

2] L'organisme comme *explanans* ? Espaces de phénotypes, de génotypes, et mise entre parenthèses du développement

Le cadre théorique de la TSE est centré sur la génétique des populations, laquelle donne un primat épistémique à la sélection naturelle pour l'explication des traits des organismes et de leur diversité. Je me demanderai ici dans quelle mesure ce cadre théorique doit donc faire droit à des concepts relatifs à l'organisme, à côté ou au détriment des concepts usuels³⁰. Le domaine théorique

[28] H. Kitano, *Foundations of Systems Biology*, MIT Press, 2001. Pour une appréciation théorique collective et rétrospective, on lira S. Green (ed.), *Philosophy of Systems Biology. Perspectives from Scientists and Philosophers*, Springer, 2016.

[29] Voir G. Müller & M. Pigliucci, *The Extended Synthesis*, MIT Press, 2011. Un bon exposé concis est donné par G. Müller, «Why an extended evolutionary synthesis is necessary», *Interface Focus* 7, 2007, 20170015. Voir P. Huneman & D. Walsh (eds), *Challenging the Modern Synthesis: Adaptation, development and inheritance*, Oxford University Press, 2017, pour une évaluation plurielle de ce mouvement.

[30] Cette question est au fond déjà valable pour les tentatives «organismales» dans la TSE, donc l'adéquation de la description historique de la TSE comme tout entière suborganismale n'est pas cruciale pour mon argument. Celui-ci, formulé ainsi, peut simplement se relier plus aisément aux polémiques en

qui porte la contestation principale est la biologie évolutive du développement ou Evo-Devo³¹ ; et fondamentalement, le cœur de son argument contestataire repose sur l'attention au développement des organismes. Je vais donc expliciter déjà ce rôle du développement dans l'argument (2.1) et proposer une réponse (2.2-4).

2.1] La critique venue des développementalistes

Dans la TSE, la génétique des populations et la génétique quantitative constituent le cœur de notre connaissance du processus évolutif puisqu'elles représentent mathématiquement la dynamique du changement des fréquences géniques, et selon la définition usuelle due à Dobzhansky, l'évolution est à la base le changement des fréquences alléliques dans une population. La génétique des populations originellement met alors entre parenthèses le *développement*, soit le processus qui va du zygote à l'organisme adulte ; ce qui compte ici, c'est la *fitness* (*i. e.* les probabilités de reproduction différentielle) des différents génotypes – peu importe le chemin menant de la première cellule porteuse d'un génotype donné à l'adulte reproducteur, pourvu qu'on ait une information sur son nombre espéré de descendants. À l'inverse, l'Evo-Devo insiste sur le fait que le développement influe sur l'évolution, par exemple en décidant entre plusieurs phénotypes pour un génotype donné³² grâce à la plasticité, ou en contraignant la variation possible³³. Cette notion fondamentale ici, la *contrainte* sur la variation possible, est illustrée par le cas indiqué plus haut des vertèbres des girafes et des souris. Une «contrainte développementale» devrait être centrale, à côté de la sélection naturelle, dans les explications évolutives. Un autre exemple marquant de contrainte a été le nombre de doigts des extrémités des pattes antérieures chez les

cours qui souvent utilisent une version très simplifiée de la TSE, celle que Walsh (*op.cit.*) a pu qualifier de suborganismale.

[31] Par exemple G. Müller & S. Newman, «The innovation triad: an evo-devo agenda», *J. Exp.* 304 B 6, 2005, p. 487-503.

[32] Sur la plasticité, voir West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution*, *op. cit.*, et A. Nicoglou, «The evolution of phenotypic plasticity: genealogy of a debate in genetics», *Studies in the History and Philosophy of Science Part C*, 50, 2015, p. 67-76.

[33] Gould & Lewontin, «The spandrels of san Marco and the panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme», *op. cit.* ; Maynard Smith *et al.*, «Developmental constraints and evolution», *op. cit.*

différentes espèces de salamandres et de grenouilles³⁴. Per Alberch, inspirateur de l'Evo-Devo mort prématurément, et ses collègues ont en effet montré que, alors que la plupart des espèces plus anciennes ont cinq doigts, certaines espèces en ont quatre ou trois ; ceci s'ensuit naturellement de la diminution de la taille de l'espèce. Néanmoins, lorsque le lignage évolue vers des espèces de taille plus petites, la perte des doigts ne se fait pas n'importe comment : chez les grenouilles, on perd d'abord le premier, puis le cinquième, puis le troisième ou le second orteil ; chez les salamandres, on perd d'abord le premier, puis le cinquième fusionne avec le quatrième. Les expérimentations confirment la phylogénie : lorsqu'on perturbe expérimentalement en restreignant la masse cellulaire le développement du membre des salamandres, celles-ci ne développent plus de phalanges et d'orteils, mais le processus reproduit l'ordre de perte des phalanges et des orteils présenté par la phylogénie³⁵. Après Alberch, David Wake³⁶ soutint que la sélection ne peut pas expliquer ces séquences ordonnées de pertes de doigts – si c'était le cas, presque toutes les séquences de perte possible devraient être rencontrées empiriquement puisque les différentes espèces dans les différents environnements n'ont aucune raison de perdre leurs doigts dans le même ordre à chaque fois ; et il serait peu probable que salamandres et grenouilles présentent des phénomènes analogues de séquences ordonnées de perte lorsqu'il s'agit de réduction de taille. Des régularités sous-jacentes doivent donc *contraindre* les processus de développements qui produisent les variants sur lesquels agit ensuite la sélection. C'est ce que confirment Lamb et Beamer par une étude de phylogénie moléculaire sur un genre de salamandres à quatre doigts, *Eurycea quadridigitata*³⁷.

Ainsi, le développement des organismes agit à la fois sur la variation phénotypique par la plasticité et par la réduction des

[34] P. Alberch & E.A. Gale, «A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reductions in amphibians», *Evolution* 39, 1985, p. 8-23 ; D. Wake, «Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations?», *American Naturalist*, 138, 1991, p. 543-567.

[35] Alberch & Gale, «A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reductions in amphibians», *op. cit.*

[36] Wake, «Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations?», *op. cit.*

[37] T. Lamb & D. Beamer, «Digits Lost or Gained? Evidence for Pedal Evolution in the Dwarf Salamander Complex (*Eurycea*, Plethodontidae)», *PLoS ONE* 7(5), 2012, e37544.

variants possibles aussi bien génétiques que phénotypiques du fait des contraintes développementales ; impactant la variation, il influence donc potentiellement l'évolution.

De la sorte la génétique des populations ne serait pas l'unique science du processus de l'évolution par sélection naturelle : *l'explanans* complet de l'évolution doit inclure l'organisme en développement. Ainsi pour le biologiste du développement Sean Carroll, l'évolution n'est plus le changement de fréquences alléliques mais le changement dans les trajectoires développementales³⁸.

2.2] Un argument formel pour la prise en compte du développement des organismes

Qu'en est-il donc de la portée et des limites de cette idéalisation faite par la génétique des populations, et par là même reprise par la TSE, et qui consiste à négliger le développement des organismes ?

Je vais présenter ici un argument qui porte sur les différentes articulations possibles entre génotypes et phénotypes ; il a un aspect biologique et un aspect formel. Il est philosophique, au sens où il n'apporte pas d'éléments empiriques mais pose la question suivante : quelles situations empiriques – autrement dit, quels états du monde biologique réel –, si elles étaient attestées par nos expériences et observations, justifieraient par elles-mêmes de remettre en question les idéalizations de la génétique des populations concernant la mise entre parenthèses du développement des organismes pour comprendre l'évolution, et à partir de là, le rôle périphérique de l'organisme dans la TSE ?

Comme l'a montré Conrad Waddington dès 1940, le développement est généralement canalisé, autrement dit plusieurs développements différents peuvent donner un même phénotype. Le développement est ainsi relativement robuste vis-à-vis des petits changements des génotypes, cette robustesse procurant un avantage sélectif évident. Waddington conçut l'une des figures les plus célèbres de toute la biologie pour illustrer cette idée, soit son concept de paysage épigénétique (*figure 2a*)³⁹. L'organisme ou la cellule en développement est ainsi comme une boule mobile dans un paysage ; le relief de ce paysage est déterminé par les gènes, qui sont, dans l'image (*figure 2b*), des piquets

[38] S. Carroll, *Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo-Devo and the Making of the Animal Kingdom*, W.W. Norton and Company, 2005.

[39] C.H. Waddington, *Organisers and Genes*, Cambridge University Press, 1940.

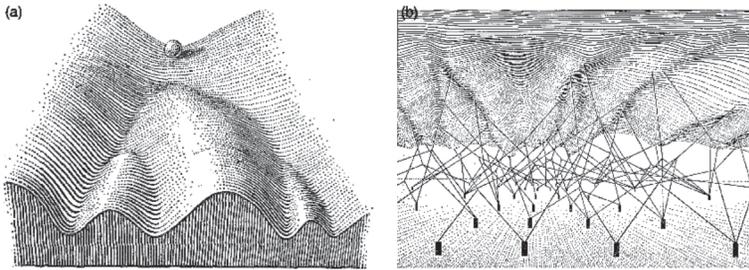


FIGURE 2. Paysage épigénétique (d'après Waddington). (a) La boule est la cellule ou l'organisme en développement, les vallées constituent des chemins développementaux, les positions finales des états phénotypiques ; (b) l'envers du paysage : les gènes sont les piquets qui soutiennent le relief.

maintenant par des câbles la surface en son envers. La bille évolue dans des vallées et les quelques vallées sont les destins développementaux possibles du système. Les perturbations environnementales sont en quelque sorte des fluctuations du mouvement de la boule : celle-ci atteint son état final prévu malgré des perturbations modérées du développement puisque les collines la maintiennent dans la vallée ; pareillement, des petits déplacements des piquets sous-jacents ne modifient que peu le contour des collines, et ainsi la boule, dans sa vallée, aboutit toujours au même endroit. Cette robustesse envers les perturbations génétiques explique donc le fait que le développement d'un organisme aboutit typiquement au même résultat. Le petit nombre d'états phénotypiques disjoints susceptibles d'être atteints exprime le fait que la variation phénotypique est finalement toujours contrainte, puisque toutes les valeurs de chacun des traits phénotypiques ne sont pas également atteintes – la canalisation signifiant en effet la concentration des valeurs de ces traits phénotypiques dans des petites gammes de valeurs autour de certaines valeurs possibles.

À partir de ces faits, imaginons un espace des génotypes possibles (GS) ; supposons ensuite un espace des traits phénotypiques impliqués par ces génotypes (à environnement fixe) (PS). Chaque point dans GS est donc un génotype ; à son voisinage se tiennent des génotypes distants de quelques mutations sur des allèles. La distance $d(g, g')$ pour deux génotypes est définie par le nombre de mutations nucléotidiques entre g et g' : si GTTCGTC est un génotype, GTCGTT est à une distance de 1, GTCTTT à une distance de 2, etc.

Chaque point dans PS est un phénotype. Les espaces étant abstraits, il peut s'agir du phénotype d'un trait ou d'un ensemble de

traits – par exemple, le membre antérieur des vertébrés, ou la coquille des céphalopodes, comme dans le travail célèbre de David Raup sur le morphospace des coquilles⁴⁰. On peut aussi raisonner sur l'espace des phénotypes des organismes, à titre abstrait, même si en pratique cet espace n'est pas mathématiquement maniable (figure 3).

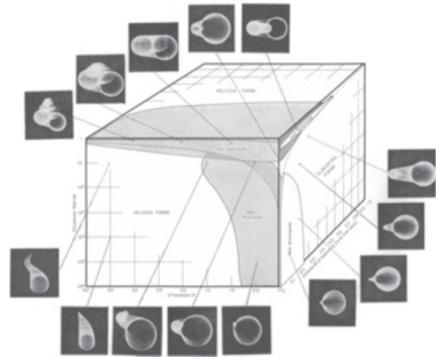


FIGURE 3
Espace des formes possibles de coquilles (d'après Raup 1966).

Maintenant, définissons un espace développemental (DS), dans lequel un point est un

développement possible d'un ensemble de génotypes (d'un zygote) vers un phénotype. Les axes de cet espace peuvent être le timing du développement, l'ordre des séquences développementales, etc.

Les points de l'espace de développement sont les différentes trajectoires développementales sur ce paysage. On peut maintenant considérer les applications (au sens mathématique évidemment) qui, pour un génotype donné, donnent un certain développement, et pour un développement, un certain phénotype.

Soit :

$f: (GS \rightarrow DS)/f(g) = d$ associe à un génotype donné un développement

$f': (DS \rightarrow PS)/f'(d) = p$ associe à un développement donné un phénotype p .

La canalisation signifie que des zones entières de l'espace des développements ont pour image le même phénotype :

- pour d tel que $f'(d) = P$ il existe un sous-ensemble D de DS tel que, quel que soit d' dans D , $f'(d') = P$.

En outre, un ensemble de génotypes donnés peut donc avoir pour image dans l'espace des développements un même point :

- pour g tel que $f(g) = d$ il existe un sous-ensemble G de GS tel que, quel que soit g' dans G , $f(g') = d$.

[40] D.M. Raup, «Geometric analysis of shell coiling: General problems», *Journal of Paleontology*, 1966, p. 1178-1190.

La typologie des différentes applications possibles de GS dans DS et DS dans PS fournit alors un outil susceptible de déterminer théoriquement la pertinence de la considération du développement pour l'étude de l'évolution, et donc de l'évolution adaptative et de l'explication des traits des organismes. Mon argument est en effet qu'on peut distinguer parmi toutes les combinaisons d'applications possibles entre ces espaces deux classes, l'une d'elles justifiant effectivement de négliger le développement quand on étudie l'évolution. De quelle manière?

En considérant les possibles applications de f de GS dans DS et f' DS dans PS, on peut en effet distinguer deux types : ou bien entre GS et DS f est tel que pour un génotype donné g , et tout sous-ensemble compact G incluant g , $f(G)$ est un sous-ensemble compact autour de l'image $f(g) = d$ (application nommée ici type 1), et il en va de même pour f' : DS \rightarrow PS – ou bien les applications f et f' de GS dans DS et de DS dans PS n'ont pas cette propriété conservatrice (application de type 2).

Ainsi, un petit ensemble compact de génotypes G proche d'un génotype donné g aura pour image, par une application f de type 1, un sous-ensemble similaire $D = f(G)$ incluant d , autrement dit un ensemble de trajectoires développementales très proches selon tous les axes de l'espace DS ; et de même, un sous-ensemble dans DS de développements proche d'un développement donné d aura pour image selon une telle application un petit ensemble similaire de phénotypes autour de $f'(d) = p$.

Une application f de type 2 est telle que pour tout point g de l'espace GS, au moins un sous-ensemble compact G de GS incluant g n'aura pas pour image un sous-ensemble compact D de DS incluant $f(g) = d$, et une application f' : DS \rightarrow GS de type 2 est telle que pour tout point d de DS, au moins un sous-ensemble compact D de DS incluant d n'aura pas pour image un sous-ensemble compact P de PS incluant $f'(d) = p$. Autrement dit, pour un génotype donné, les trajectoires développementales images par f des génotypes proches de ce génotype (situées dans un sous-espace compact G autour de g) pourront être réparties n'importe où dans l'espace des développements possibles DS ; et la même chose vaut pour l'application f' qui va de l'espace des développements dans celui de phénotypes (figure 4, a et b).

Cette distinction entre possibles applications entre les trois espaces, qui représentent formellement les relations possibles entre

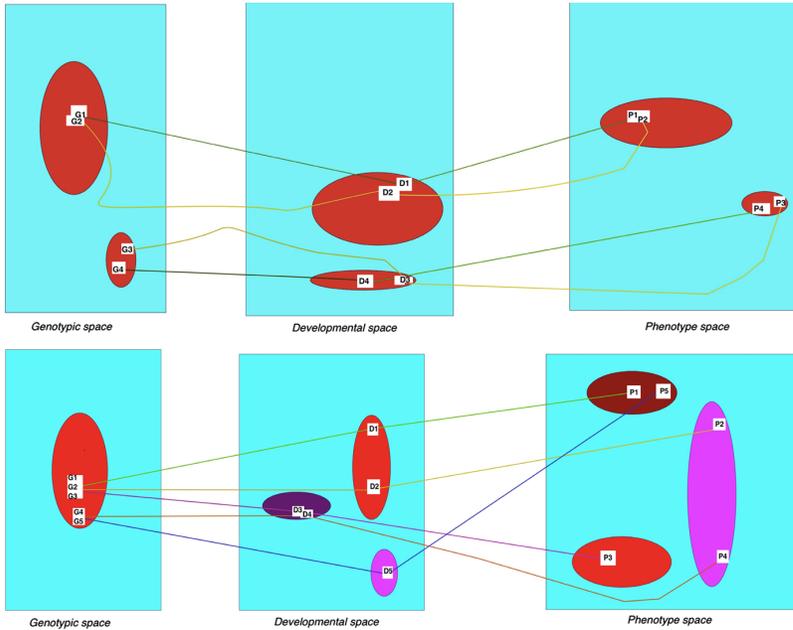


FIGURE 4. a) Applications entre les espaces génotypiques, développementaux, phénotypiques qui laissent intacts les voisinages de points (type 1); b) applications qui brisent les voisinages de points (type 2).

génotypes, développements et phénotypes, séparent deux sortes de rôles épistémiques que jouera le développement des organismes dans la compréhension de l'évolution par sélection naturelle :

1. Une application composée d'applications de type 1 est telle que DS ne contient pas d'information sur PS qui ne soit pas dans GS, puisqu'un sous-ensemble compact G incluant un génotype donné g dans GS aura pour image un sous-ensemble incluant l'image de ce génotype dans DS puis dans PS, si bien qu'il est légitime de négliger le développement pour ne considérer que les génotypes et la reproduction des phénotypes afin de comprendre l'évolution.
2. Une application composée fof : $GS \rightarrow DS \rightarrow PS$ de type 2, au contraire, est telle que DS contient des informations sur PS qui ne sont pas dans GS, puisque la seule considération d'un voisinage d'un génotype donné dans GS ne permet pas de déterminer un petit intervalle de fitness qui serait propre à ce voisinage, car il sera diffracté en plusieurs ensembles de développements possibles à leur tour possiblement diffrac-

tés en plusieurs possibles phénotypes (donc probablement en valeurs de *fitness*). Il est alors important de considérer les trois espaces pour comprendre l'évolution – donc il faut prendre en compte génotypes, développements et phénotypes. Dans un tel cas de figure, les partisans de l'Evo-Devo et d'une relecture de la TSE à l'aune de ses avancées auraient raison. En termes de paysage épigénétique waddingtonien, ces applications de type 2 seraient représentées ainsi : un petit déplacement de plusieurs gènes – soit, les « piquets » des surfaces de développement (**figure 2b**) – créerait des déviations massives du relief du paysage, changeant radicalement les trajectoires sur ce paysage, trajectoires qui correspondent chacune à des points dans l'espace de développement. Ultimement ce déplacement minime induirait un changement massif dans les résultats phénotypiques issus du nouveau génotype.

Ainsi, si nous sommes dans un cas d'applications de type 2, la seule considération des génotypes et de leur *fitness* ne permet pas de comprendre les causes de la dynamique évolutive, puisque l'espace des développements comporte des informations fondamentales sur la manière dont les variations dans les génotypes impactent la variation dans les phénotypes.

La question du dépassement de la TSE par la prise en compte de l'organisme en développement ici revient donc à la question de savoir si le monde biologique instancie plutôt des applications de type 1, ou plutôt des applications de type 2. Dans le premier cas il est légitime de s'en tenir aux modèles de la TSE, qui sont des idéalizations négligeant en quelque sorte DS, l'espace du développement (du moins si l'on considère les versions de la TSE qui se centrent sur la génétique des populations); dans le second cas, DS est un espace essentiel à considérer dans l'étude des dynamiques évolutives et des traits comme adaptations. En effet, la seule connaissance des génotypes, de leurs proximités et distances, ne dit ici pas tout sur la répartition des phénotypes et de leurs *fitness*. En particulier, si des génotypes proches conditionnent des développements très différents, par exemple quant à leur timing, lesquels développements eux-mêmes produisent des phénotypes très différents⁴¹, alors

[41] Ici, « différents » est pris au sens de l'éclatement des sous-ensembles compacts considéré plus haut dans la définition des applications de type 2.

l'information contenue dans le développement est fondamentale pour comprendre la dynamique évolutive. Les interactions entre individus ne seront en effet pas les mêmes selon que le timing, et donc le moment de l'insertion de deux individus dans la compétition interindividuelle, est long ou court.

Il s'agissait ici d'un argument philosophique, concernant les possibles espaces de génotypes, phénotypes, développement. Il donne un critère pour évaluer la légitimité de l'idéalisation de génétique des populations reprise par la TSE, selon laquelle on peut négliger le développement pour obtenir une bonne explication des dynamiques évolutives en général. Qu'en est-il dans la biologie réelle ?

2.3] Les simplifications propres à la TSE et leur légitimité

Qu'avons-nous donc comme éléments empiriques pour décider si les types de relation qui existent dans le monde biologique réel correspondent davantage aux situations dans lesquelles la mise entre parenthèses du développement est possible, ou à celles où elle est impossible ?

Commençons par la position historique de la TSE. Une des simplifications majeures que fit Fisher dans son livre séminal, *The Genetic Theory of Natural Selection* (1930)⁴² est de poser que les effets majeurs des allèles sur la *fitness* (pour l'évolution) sont les effets additifs. En effet, du fait de la recombinaison mendélienne de chromosomes les effets non additifs dus aux interactions géniques ne sont pas durables, puisque cette recombinaison les défait à chaque génération en défaisant les interactions. Dans ce cas, il est donc plausible que des petites différences génotypiques produisent des petites différences phénotypiques, et, selon la terminologie précédemment utilisée, la conservation des sous-ensembles « autour » de chaque génotype sera assurée – ce qui signifie que l'espace du développement peut être négligé (on est bien dans les applications de type 1 si on pense en termes de triplets d'espaces GS/DS/PS). Ces effets non additifs minimisés par Fisher sont, entre autres, les contributions de plusieurs allèles à un même trait (épistasie) et les contributions d'un même allèle à plusieurs traits (pleiotropie). Ces deux modalités de non-additivité s'expliquent aujourd'hui en termes

[42] R. Fisher, *The genetical theory of natural selection*, Oxford University Press, 1930.

de positions des gènes dans des réseaux de gènes, par lesquels leur expression est à la fois dépendante du contexte constitué par les états des autres gènes (épistasie) et impliquée dans l'expression de plusieurs gènes à éventuels effets phénotypiques distincts (pleiotropie). Depuis une trentaine d'années la reconnaissance que certains gènes codent pour des protéines et donc des traits alors que d'autres, la majorité, sont surtout régulateurs de l'expression des autres gènes⁴³, est venue encore compliquer cette notion d'épistasie.

Décider dans quel type d'espaces GS/DS/PS et d'applications entre espaces se situe majoritairement la biologie (à une échelle donnée) revient donc partiellement à s'interroger sur l'amplitude de l'épistasie et de la pleiotropie comparée aux effets additifs. Dans cet article essentiellement philosophique, je ne mène pas cette analyse. Néanmoins je citerai une étude récente de Zhang et Wagner indiquant qu'il n'est pas empiriquement établi qu'on puisse parler de pleiotropie généralisée⁴⁴. Il semble au contraire que la pleiotropie est souvent réalisée de manière modulaire, autrement dit que lorsqu'un gène est pleiotropique et affecte plusieurs traits, ces traits sont souvent affectés par les mêmes ensembles de gènes. Cette distribution a pour conséquence que des ensembles de génotypes relativement proches partageront la plupart de leurs modules et donc auront de fortes chances de ne pas conduire à des développements puis à des phénotypes très hétérogènes (figure 5).

Il est donc plausible de conclure que, au vu de notre savoir empirique, les applications du second type ne sont pas la norme absolue ; l'idéalisation traditionnelle de la génétique des populations que prolonge la TSE a donc indéniablement une part de légi-

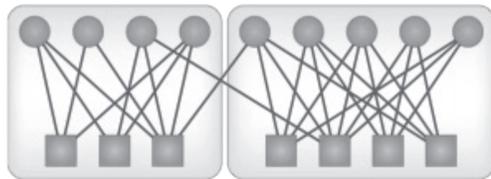


FIGURE 5. Pleiotropie modulaire : un petit ensemble de gènes pleiotropiques (carrés) affectent tous quasiment le même petit ensemble de traits phénotypiques (ronds) (d'après Zhang & Wagner 2011).

[43] S. Carroll, «Evo-devo and an expanding evolutionary synthesis: A genetic theory of morphological evolution», *Cell* 134, 2008, p. 25-36.

[44] J. Zhang & G. Wagner, «The pleiotropic structure of the genotype–phenotype map : the evolvability of complex organisms», *Nature Reviews Genetics* 12, 2011, p. 204-213.

timité. Ce résultat est d'ailleurs peu étonnant puisque depuis les années 1930 le succès explicatif et prédictif de la TSE est massif, et on ne le comprendrait pas si le monde empirique contredisait ses idéalizations.

2.4] Échelles de temps : la différence entre macro- et microévolution et le développement

Nous parlions ici d'espaces définis à une échelle de temps donnée, mesurable sur les phénotypes en examen : échelle de temps large pour le membre antérieur des tétrapodes (plusieurs dizaines de milliers d'années), restreinte pour l'évolution des couleurs des papillons (plusieurs dizaines d'années). Or le changement d'échelle aura un effet majeur sur les conclusions qu'on veut tirer à partir du savoir empirique établi. Il donne lieu à un autre argument *a priori* qui est important pour cette question du développement et des organismes. Imaginons que l'on agrandisse les espaces en question, autrement dit, on considère davantage de génotypes possibles, et donc de phénotypes possibles : qu'arrivera-t-il à l'ensemble des applications ?

Alors, mathématiquement, l'augmentation du nombre de parties possibles dans l'ensemble constitué de $GS*DS$ ou de $DS*PS$ est beaucoup plus rapide que la croissance de la taille de chaque espace, de la même manière que le nombre de parties d'un sous-ensemble $\{0, \dots, n\}$ de l'ensemble des entiers augmente plus vite que le cardinal de cet ensemble. De plus, pour un ensemble fini donné les parties faites de réunions de sous-ensembles disjoints sont plus nombreuses que les parties faites d'un seul sous-ensemble compact ; et ces parties-là augmentent donc en fréquence beaucoup plus vite que celles-ci lorsque la taille des espaces augmente. En conséquence de tout cela, les applications inter-espaces *possibles* qui sont du second type (soit, celles qui transforment un sous-ensemble compact donné unique en un ensemble de sous-ensembles compacts disjoints) vont être de plus en plus nombreuses comparées à celles du premier type. Si les applications de type 2 sont bien celles dans le cas desquelles on doit prendre en compte le développement pour comprendre les dynamiques évolutives (comme indiqué plus haut), alors cela signifie qu'*a priori* il sera *de moins en moins probable* qu'on puisse négliger le développement à mesure qu'on agrandit les espaces considérés (donc la taille de l'ensemble de génotypes considérés), puisque la plupart des applications *possibles* entre triplets

d'espace seront de type 2. Encore une fois les raisons de ce fait sont purement mathématiques.

On a donc ici un argument conceptuel. Il se peut bien sûr qu'empiriquement on puisse, à de très grandes échelles, toujours négliger l'espace des développements, mais dans tous les cas, en l'absence de toute information donnée, la probabilité que ceci soit le cas diminue au fur et à mesure qu'on augmente la taille des espaces de génotypes et de phénotypes.

Ce raisonnement semble abstrait ; il touche toutefois un problème très concret, qui est celui des échelles de temps. Augmenter l'espace qu'on considère revient en effet à considérer plus d'espèces et de lignages, donc de plus grandes échelles de temps. Cet argument concerne alors une question théorique disputée depuis la formulation de la TSE : celle des rapports entre ce qu'on nomme microévolution et macroévolution. Ces deux concepts ne sont pas consensuels mais habituellement on considère que la frontière se situe au niveau de la *spéciation*, soit le processus d'apparition de nouvelles espèces, lequel a préoccupé une grande partie des chercheurs de la TSE, à commencer par Mayr et Dobzhansky. On est dans la macroévolution lorsqu'on se situe au-dessus du niveau de la spéciation, par exemple lorsqu'on s'intéresse à la fission des différents lignages, à l'apparition des mammifères placentaires ou des chordés, à l'émergence des yeux ou de la crête neurale. En revanche le cas emblématique d'une corroboration empirique de l'évolution par sélection naturelle, à savoir le « mélanisme industriel », soit l'explication du changement de la couleur des ailes des phalènes du bouleau en Angleterre post-industrielle, relève typiquement de la microévolution⁴⁵.

La microévolution est modélisée par la génétique des populations. Les variations génétiques et les variations environnementales ont lieu sur une gamme peu large, bien moins large qu'en macroévolution. Une question controversée depuis la fondation de la TSE consiste à savoir si la macroévolution n'est qu'une suite de microévolutions, autrement dit si les processus que celle-ci modélise, et les dynamiques qu'elle élucide, sont suffisants à rendre compte de la macroévolution⁴⁶ ;

[45] H. Kettlewell, « Selection experiments in industrial melanism in Lepidoptera », *Heredity* 9(3), 1955, p. 323-342.

[46] D. Erwin, « Macroevolution is more than repeated rounds of microevolution », *Evolution & Development* 2(2), 2000, p. 78-84.

Simpson puis Dobzhansky ont finalement décidé en ce sens, c'est ce qu'on nomme la thèse de l'extrapolation⁴⁷. Les tenants de l'Evo-Devo pensent au contraire que la macroévolution implique d'autres processus que ceux qui constituent la microévolution (soit : dérive, sélection, mutation, migration). Ces processus hypothétiques par exemple relèveraient de la physique des processus développementaux⁴⁸.

L'argument formel que je propose ici va à l'encontre de la thèse de l'extrapolation ; il suggère que si l'on allonge les échelles de temps, et donc si l'on considère des scénarios de plus en plus macroévolutifs, l'extrapolation aura de moins en moins de chances d'être justifiée, puisqu'il faudra de plus en plus probablement prendre en compte les processus de développements dans la logique explicative de la biologie évolutive. Ainsi, s'il est peut-être légitime de négliger l'organisme en développement au stade de la microévolution, il se pourrait qu'à une échelle de temps supérieure telle que la macroévolution, l'organisme en développement constitue un composant nécessaire des *explanantia*.

3] L'organisme comme *explanandum* ? Les transitions évolutives de l'individualité

Est-il exact de penser que la théorie synthétique de l'évolution néglige l'organisme comme *explanandum*, autrement dit, détient certes les ressources pour expliquer les *traits* des organismes mais pas les *organismes* eux-mêmes ? Ce serait là une manière d'entendre l'appel que font Gould et Lewontin à la présupposition d'un *Bauplan* qui ne serait pas construit à partir des adaptations particulières. Autrement dit, la TSE pourrait certes expliquer un organisme comme « faisceau d'adaptations », selon l'expression frappante de Huxley en 1942, mais l'organisme lui-même en réalité serait bien davantage que cela, bien davantage qu'un ensemble de compromis entre les différents traits. Certes, l'écologie comportementale, science qui interroge les traits des organismes conçus comme des

[47] T. Dobzhansky, *Genetics and the origin of species*, Columbia University Press, 1951, 2d ed. G.G. Simpson, *Tempo and mode in evolution*, Columbia University Press, 1944.

[48] B. Goodwin, *Form and Transformation: Generative and Relational Principles in Biology*, Cambridge University Press, 1996; Raff, *The Shape of Life*, *op. cit.* ; G. Forgacs & S. Newman, *Biological physics of the developing embryo*, Cambridge University Press, 2005.

stratégies généralement optimisées par la sélection naturelle⁴⁹, prend en compte les compromis (*trade-offs*) nécessaires issus du fait que plusieurs traits se partagent les ressources énergétiques finies d'un même organisme : ainsi, en supposant que seule la sélection naturelle s'exerce, un organisme n'aura pas une capacité respiratoire optimale parce qu'il lui faudra aussi préserver une partie de son énergie pour construire un appareil digestif adapté. Mais pour Gould et Lewontin, et de manière générale l'Evo-Devo, ces arbitrages entre demandes énergétiques distinctes, qui font de chaque trait un optimum sous contrainte et de l'ensemble un faisceau d'adaptations optimalement arbitré, ne suffisent pas à expliquer ce qu'est un organisme ; d'où leur recours à la notion quelque peu opaque de *Bauplan*. En effet, ces arbitrages n'expliquent pas, par exemple, la conservation du nombre de vertèbres cervicales chez tous les vertébrés, ou les régularités contrefactuelles qui jouent dans la lignée des salamandres selon Wake et Alberch, ou beaucoup d'autres exemples. De tels phénomènes relèveraient de ces « contraintes développementales » dont nous avons souligné l'importance en exposant le point de vue de l'Evo-Devo. La TSE, avec son insistance sur l'idée que la sélection naturelle est « l'agent principal » de l'évolution (Huxley, cité plus haut) serait-elle alors inapte à expliquer entièrement ce que sont les organismes ?

Toutefois, « Pourquoi des organismes ? » est une question qui peut se poser elle-même dans le cadre de la biologie évolutive classique. Dawkins, à partir de sa perspective du *gene's eye view*, le « point de vue du gène », faisait surgir une telle question : si l'évolution est un processus qui implique en premier lieu les gènes et leurs changements de fréquence, pourquoi quasiment toute la vie sur Terre a-t-elle lieu sous forme d'organismes et non de gènes séparés qui

[49] J. Krebs, *Introduction to Behavioral Ecology*, Oxford University Press, 1991.

En écologie comportementale, « stratégie » ne désigne pas un plan conscient d'un agent. Tout comportement en rapport avec une demande environnementale définie sera conçu comme une stratégie, soit une séquence d'événements conditionnés à des circonstances définies, en particulier à des effets venus d'un autre organisme, et générant un ensemble de rendements (« *payoffs* ») en fonction desdits effets, rendements mesurés en fitness. Un choix de partenaire, un timing spécifique de reproduction, ou même, pour les arbres, une taille moyenne de feuille, sont autant de stratégies possibles ; l'exemple de l'arbre dit bien que « stratégie », ici et à la différence du langage courant, ne requiert aucune capacité cognitive.

chacun poursuivraient leur vie propre, se reproduisant et gagnant des avantages sur les autres ?⁵⁰ Depuis lors, certains auteurs comme Leo Buss ont questionné l'origine même de la forme « organisme multicellulaire », en particulier, l'origine de la séquestration de la lignée germinale⁵¹, laquelle caractérise la plupart des lignages d'animaux.

3.1] Les transitions évolutives

Ce questionnement donna lieu à un programme de recherche aujourd'hui appelé « transitions évolutives majeures dans l'individualité »⁵². Un organisme est en effet multicellulaire ; et cette forme multicellulaire est apparue plus d'un milliard d'années après les premiers êtres vivants, archéobactéries et bactéries, tous unicellulaires. Expliquer le fait de l'organisme implique donc de comprendre ce passage du singulier au multiple dans l'histoire évolutive. Il s'agit d'explicitier les processus par lesquels des entités comme des cellules évoluent en des collectifs agrégés et structurés qui se comportent comme un tout unique, en particulier eu égard à la reproduction. Dans la modélisation de ces processus entrent donc en jeu des dynamiques de sélection naturelle induisant la répression d'entités isolées qui se comporteraient de manière trop « égoïste »⁵³, autrement dit, qui se reproduiraient de manière disproportionnée par rapport aux autres (ce qu'on appelle parfois des *free-riders*, des cavaliers seuls). D'un côté, ce collectif susceptible de se reproduire est en compétition avec d'autres collectifs et subit donc une sélection naturelle pour sa capacité à se reproduire ; mais de l'autre côté chaque individu de base dans un collectif particulier est lui-même

[50] Dawkins, *The selfish gene*, *op. cit.*

[51] L.W. Buss, *The evolution of individuality*, Princeton University Press, 1987. *Soma* et *germen* sont des familles de cellules séparées, les secondes ne sont pas affectées par les aléas de la vie de l'organisme, et contiennent le matériel génétique qui sera transmis intact aux descendants. August Weissmann a introduit ces concepts dans les années 1880.

[52] J. Maynard Smith & E. Szathmáry, *The major evolutionary transitions*, Freeman, 1995 ; E. Michod, *Darwinian dynamics*, Oxford University Press, 1999.

[53] Ici encore, comme pour « stratégie », « égoïste » et « altruiste » sont à entendre sans aucune référence à des intentions ou des capacités cognitives. Un comportement est altruiste s'il coûte à l'agent et bénéficie aux autres ; égoïste s'il bénéficie à l'agent. Voir S. West *et al.*, « Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection », *J Evol Biol* 20, 2007, p. 415-432 pour une clarification conceptuelle rigoureuse.

en compétition avec les autres, et subit aussi à son niveau une sélection – le tout constituant ce qu'on nomme «sélection multiniveau»⁵⁴.

Cette théorie évolutive de l'individualité apporte un nouvel éclairage sur la notion même d'organisme, puisque celui-ci y apparaît comme un résultat de l'évolution plutôt que comme un donné présupposé par la théorie évolutive, ainsi que le faisaient les fondateurs de la TSE. Comme le disent Edward O. Wilson et David Sloan Wilson, l'organisme d'aujourd'hui est le résultat évolutif de sociétés d'entités qui dans un temps ancestral vivaient séparément⁵⁵, le fruit d'une évolution qui aura impliqué des processus de sélection multiniveau robustes et persistants.

Comment fonctionne, plus précisément, cette explication du *fait* (qu'il existe) des organismes? Indépendamment du contexte des transitions évolutionnaires, la sélection multiniveau (MLS) est de manière générale souvent invoquée pour expliquer les comportements dits *altruistes*, c'est-à-dire ceux qui procurent un bénéfice aux autres (en termes de *fitness*, soit de nombre espéré de descendants) et un coût à l'agent : ainsi, les abeilles ouvrières dans les ruches, incapables de se reproduire et dont toute l'énergie est investie pour élever les œufs de la reine et non les leurs constituent un exemple type d'altruisme. Cette MLS se compose donc d'une sélection au niveau des groupes et d'une sélection au niveau des individus : la compétition au niveau des individus favorise par définition ceux qui s'investissent dans leur propre reproduction, tandis que les groupes composés davantage d'altruistes sont plus efficaces, de sorte que la compétition au niveau des groupes favorise les individus altruistes⁵⁶. Dans le cas de l'émergence de l'organisme multicellulaire, les deux directions de la sélection divergent alors puisque chaque cellule a intérêt à se reproduire plus que les autres (i. e., toute cellule se reproduisant plus que les autres sera surreprésentée aux générations suivantes), tandis que l'organisme a, lui, intérêt à une certaine homogénéité dans la reproduction de ses différentes cellules, sans quoi sa composition sera instable, ce qui est délétère.

[54] J. Damuth & L. Heisler, «Alternative formulations of multilevel selection», *Biology and Philosophy* 3, 1988, p. 407-430; S. Okasha, *The levels of selection in evolution*, Cambridge University Press, 2006.

[55] D.S. Wilson & E.O. Wilson, «Rethinking the Theoretical Foundations of Sociobiology», *Quarterly Review of Biology* 82(4), 2007, p. 337-359.

[56] E. Sober & D.S. Wilson, *Unto others*, Harvard University Press, 1998.

Tout le problème des transitions évolutives vers l'organisme multicellulaire est donc d'expliquer comment la sélection du niveau inférieur, autrement dit sur les cellules, peut être contenue par celle du niveau supérieur alors que, à la différence des altruismes dans les sociétés existantes telles que les abeilles etc., au début du processus *l'entité de niveau supérieur n'existe pas complètement*, puisqu'il s'agit simplement d'un agrégat transitoire de cellules...

Certes, les organismes métazoaires ont réussi à contenir la sélection de niveau inférieur par le « goulet d'étranglement » (*bottleneck*) que représente le zygote, c'est-à-dire le fait que toutes les cellules sont les filles d'une même cellule au départ. Ceci réduit considérablement la variation intercellulaire et donc la compétition (et ainsi, la sélection au niveau cellulaire), même si le phénomène du cancer rappelle que cette contention n'est pas absolue. Mais justement, un tel « goulet » est un résultat de l'évolution, il présuppose que le « collectif » de cellules isolées est déjà parvenu à s'imposer contre la sélection qui favorise les cellules individuelles, et à promouvoir les cellules qui « travaillent » en quelque sorte « pour lui » ; or c'est ce qu'il faut expliquer.

On comprend ici que la question de l'émergence des niveaux d'individualité biologiques est intrinsèquement liée à celle de l'origine et du *maintien de l'altruisme biologique* ; en ce sens, des communautés biologiques comme les colonies d'insectes hyménoptères soulèvent par principe le même problème explicatif. Depuis le travail fondateur de William Hamilton en 1963 les biologistes pensent souvent un modèle de type *kin selection* (sélection de parentèle) pour ces colonies d'insectes et l'altruisme social en général⁵⁷. Selon ce concept, un trait altruiste va se fixer dans la population si son coût pour l'auteur est inférieur au bénéfice procuré aux autres, à chaque fois mitigé par ce qu'on nomme le coefficient de *relatedness*, soit l'apparementement génétique : pour les humains par exemple, 50 % avec un frère, 25 % avec un cousin, etc.⁵⁸ Cette *kin selection* a des correspondances formelles strictes avec la sélection multiniveau⁵⁹.

[57] W.D. Hamilton, «The evolution of altruistic behavior», *American Naturalist* 97, 1963, p. 354-356.

[58] A. Gardner, S.A. West & G. Wild, «The genetical theory of kin selection», *Journal of Evolutionary Biology* 24, 2011, p. 1020-1043.

[59] West *et al.*, «Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection», *op. cit.* ; B. Kerr & P. Godfrey-Smith,

La différence entre une colonie et un organisme multicellulaire finit alors par apparaître comme une différence de degré : l'intégration est certes plus poussée dans les organismes qui nous sont familiers comme les mammifères, mais elle n'est pas d'un ordre différent. Après tout, la séquestration de la lignée germinale chez les métazoaires est strictement analogue à la division entre reine (qui se reproduit) et ouvrières (qui sont stériles mais nourrissent la communauté) chez les insectes hyménoptères, ce qui laisse penser que cette division émerge à chaque fois selon un processus analogue.

Joan Strassmann et David Queller ont dans plusieurs articles développé cette perspective selon laquelle au fond l'individualité n'est pas tant un concept binaire (« on n'est, ou on n'est pas, un individu ») mais graduel (« il y a des degrés d'individualités : une colonie d'insectes est moins un individu qu'un éléphant, mais plus qu'une meute de loups »). Davantage encore, il correspond plus précisément à un espace conceptuel multidimensionnel de l'individualité.

Ainsi, un organisme multicellulaire comme un mammifère est tel que l'alignement de *fitness* entre toutes ses cellules est achevé, et que la reproduction du collectif passe par un système dédié. La transition évolutionnaire de l'individu-cellule vers l'individu-organisme multicellulaire est donc *complète*. De même, une cellule réalise une transition complète vers l'individualité opérée à partir de gènes ou de macromolécules existant par elles-mêmes – la cellule constituant d'un palier d'individualité antérieur à celui de l'organisme multicellulaire. La membrane de la cellule, délimitant un intérieur et un extérieur, vient en quelque sorte clôturer ce processus en empêchant les gènes ou chromosomes intérieurs à la cellule de se répliquer de manière anarchique pour eux-mêmes (à la différence des virus par exemple). Elle est une adaptation fondamentale qui entérine le fait que le collectif de gènes (soit la cellule), devient un individu à part entière ; et ceci vaut aussi du goulet d'étranglement qui homogénéise les organismes multicellulaires et les protège contre les *free-riders*. Mais une colonie d'insectes hyménoptères pourra être vue comme une transition qui s'est arrêtée avant cette complétion, une transition *incomplète*. Car elle n'a pas développé une adaptation fondamentale qui, comme le goulet d'étranglement ou la membrane de

« Individualist and multi-level perspectives on selection in structured populations », *Biology & Philosophy* 17(4), 2002, p. 477-517.

la cellule, entérinerait le fait que le collectif existe et se reproduit pour lui-même et garantit que la sélection au niveau des individus constitutifs ne la déconstruira pas⁶⁰.

Selon que la transition vers l'individualité implique une, ou plusieurs, de ces adaptations fondamentales protectrices, la transition sera plus ou moins complète. On a donc bien ici une conception continuïste de l'individualité. Et selon cette conception, «être un individu» peut désigner plusieurs points dans un continuum à plusieurs dimensions, comme Strassmann et Queller y insistent. Car l'intégration des individus dans le collectif a lieu selon plusieurs dimensions : ces auteurs en identifient deux, soit le degré de coopération, et la rareté des conflits latents⁶¹. En effet, *coopérer*, c'est investir dans l'existence ou le maintien du groupe ; les abeilles ouvrières coopèrent donc par essence ; mais malgré la coopération il peut y avoir des conflits possibles ; par exemple dans certaines espèces d'abeilles de multiples reines peuvent éclore parmi les descendants de la reine⁶², et ainsi entrer en conflit avec la reine. Il y a là un conflit possible entre ces reines pour l'allocation des ressources – souvent réglé par la destruction des reines à la naissance par les ouvrières. De fait, chez les abeilles à miel les ouvrières parfois pondent des œufs, mais d'autres ouvrières les tuent, de sorte que comme le dit Visscher on trouve ici un fond de conflit actif en parallèle avec la coopération (des ouvrières au profit de la colonie)⁶³. Coopération et absence de conflit sont donc des dimensions distinctes.

Avec Strassmann et Queller, on dessinera ainsi un *espace de l'individualité*. Les transitions complètes vers l'individualité sont telles que le conflit y est minimisé et la coopération maximisée – en particulier grâce aux adaptations fondamentales dont je parlais. Dans l'espace de l'individualité, elles sont en haut à droite (**figure 6**).

[60] P. Huneman, «Adaption in transitions», in F. Bouchard & P. Huneman (eds.), *From groups to individuals*, MIT Press, 2013, p. 141-172.

[61] D.C. Queller & J.E. Strassmann, «Beyond society : the evolution of organismality», *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, 2009, p. 3143-3155.

[62] J.E. Strassmann & D.C. Queller, «Insect societies as divided organisms : The complexities of purpose and cross-purpose», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 2007, p. 8619-8626.

[63] P.K. Visscher, «Colony integration and reproductive conflict in honey bees», *Apidologie* 29 (1-2), 1998, p. 23-45.

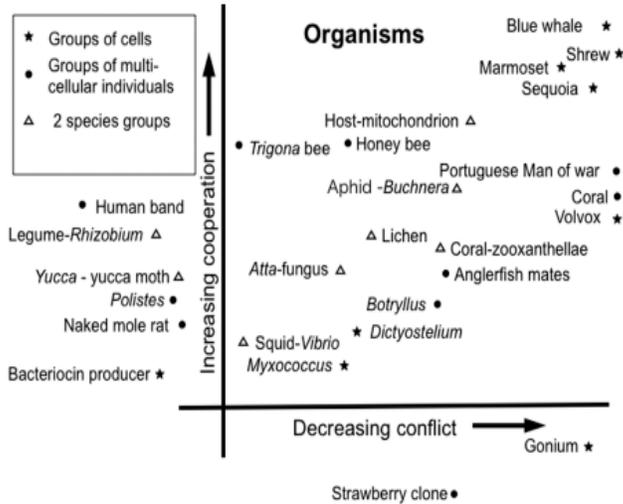


FIGURE 6. L'espace de l'individualité biologique (d'après Queller & Strassmann 2009). Les auteurs nomment «*organisms*» ce que nous appelons individus. Cette confusion est précisément l'enjeu de la présente section.

Pareille théorie évolutive de l'individualité apporte certes un autre éclairage sur la notion même d'organisme, puisque celui-ci y apparaît comme un résultat de l'évolution plutôt que comme un donné présupposé par la théorie évolutive. Une telle théorie répond-elle toutefois à la critique selon laquelle la TSE n'explique pas l'essence de l'organisme ?

3.2] La critique : organismes versus individus biologiques

Il me semble qu'en réalité elle pose un nouveau problème, de nature épistémique, celui d'une hétérogénéité des registres conceptuels. En quoi consiste-t-elle ?

La théorie des transitions évolutives a des ressources très puissantes pour comprendre l'émergence des *individus biologiques* ; elle résout en quelque sorte le mystère auquel pensait Leibniz, à savoir la différence manifeste entre deux types de collectifs, les agrégats de pierre et les organismes, qui sont eux aussi composés de « briques de base » mais semblent plus cohésifs, plus intégrés⁶⁴. Dans ce cadre darwinien, la différence repose simplement sur l'his-

[64] Leibniz fut l'un des premiers à les nommer justement « organismes » (voir T. Cheung, « "What is an Organism" ? On the Occurrence of a New Term and

toire évolutive : les individus résultent d'une histoire évolutive par laquelle ils sont passés d'un agrégat d'individus à un système intégré et autoreproducteur.

Mais ce qu'on explique ici c'est *l'individu* biologique, qu'il soit cellule, colonie, organisme ; *l'organisme* multicellulaire est une sous-espèce d'individu biologique, ou, pour le dire autrement, une « zone » dans l'espace conceptuel de l'individualité, lequel est tout entier en quelque sorte redevable d'explications de même type, formulées en termes de sélection multiniveau, différences entre registres compétitifs, etc. Ailleurs dans cet espace, on trouvera donc les colonies, les hordes, les meutes, éventuellement les sociétés – et même les être unicellulaires, résultant non seulement d'un agencement de gènes et de chromosomes, mais aussi d'une transition qui a fait s'apparier une cellule et une bactérie devenue mitochondrie⁶⁵, ce qui est une transition d'un autre type que celle qui concerne des ensembles d'individus de même espèce comme on a vu jusqu'à présent. David Queller nomme ce type « *egalitarian transitions* », alors que les transitions dont j'ai parlé au sujet de l'origine des organismes multicellulaires ou des colonies hyménoptère sont dites plutôt « fraternelles » au sens où elles engagent des individus génétiquement proches⁶⁶.

Toutefois, est-ce bien cela qui est toujours visé par le concept d'organisme – soit, une manière d'instancier, à un certain niveau et sur une certaine échelle de temps, des hauts degrés de coopération et faibles degrés de conflits entre individus, lesquels mènent pour le collectif à se reproduire comme-un-tout ? On peut en douter. Autrement dit, je soutiendrai qu'il existe une équivoque dans le concept d'organisme lui-même, lequel peut relever de discours ou de pratiques scientifiques distinctes, et que l'explication évolutionnaire de l'organisme en contexte de transitions évolutionnaires ne répond pas à un questionnement qui vient d'un autre bord discursif.

Its Conceptual Transformations 1680-1850», *History and Philosophy of Life Sciences* 32(2-3), 2010, p. 155-194).

[65] L. Margulis & D. Sagan, *Origins of sex: Three billion years of genetic recombination*, Yale University Press, 1986.

[66] D. Queller, « Relatedness and the fraternal major transitions », *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 355, 2000, p. 1647-1655. De manière générale sur la théorie évolutionniste de l'évolution de l'organisation biologique, on lira l'ouvrage de référence de Johannes Martens, *L'évolution des organismes. Une perspective épistémologique*, Éditions Matériologiques, 2018.

En effet, un organisme, comme je disais au début en explicitant l'analyse kantienne du concept, instancie deux critères, l'un de détermination conceptuelle des parties par le tout (*design*), et l'autre d'autoproduction (*épigénéticité*) – critères qui pris ensemble permettent de parler de finalité intrinsèque. La référence à Kant n'est pas arbitraire du tout ici : comme Scott Gilbert et Sahotra Sarkar le soulignent, la doctrine kantienne de l'organisme est le cadre théorique dans lequel la théorisation du développement s'est faite depuis les travaux de von Baer autour des années 1820⁶⁷, qui se situent dans la tradition de Kant et Blumenbach⁶⁸.

Conçu ainsi, l'organisme n'est pas intégralement expliqué par les ressources explicatives décrites plus haut, qui permettent de comprendre l'espace de l'individualité biologique. Le premier critère de ce qui constitue un organisme, tel que dégagé dans la première section, celui d'une inclusion des parties dans le tout au sens où les parties ont leur raison d'être dans l'idée du tout, est certes expliqué précisément par les modèles rendant compte de l'intégration propre aux individus biologiques sur la base de considérations sélectionnistes (sélection multiniveau, ou sinon *kin selection*). La sélection naturelle, en effet, aboutit à des entités dont la structure apparaît comme *designed*, parce que tout manque d'intégration – donc manque de soumission d'une partie au tout ou à l'idée du tout pour reprendre les termes kantien – résulte en un défaut de *fitness* globale. Ainsi, la sélection naturelle discrédite le défaut de *design* et inversement, renforce et promeut la réalisation d'un *design* cohésif entre « briques de base », soit entre cellules. C'est pourquoi le fait que les vivants répondent au critère de *design* est effectivement proprement expliqué par les modèles sélectionnistes des transitions évolutives analysés plus haut (multiniveau ou *kin selection*), pour lesquels les individus résultent de « transitions évolutives complètes ». Les processus sélectifs expliquent en effet les deux dimensions du *design* intégré (tels que nous les avons vus plus haut), soit l'absence de conflits potentiels entre cellules et le fort degré de coopération

[67] K.E. von Baer, *Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion*, 1828.

[68] S.F. Gilbert & S. Sarkar, « Embracing complexity: Organicism for the Twenty-first Century », *Developmental Dynamics* 219, 2000, p. 1-9.

Ceci dit, pour second critère de l'organisme, que j'appelle *épigénéticité*, et qui stipule que les parties se produisent elles-mêmes en accord avec une «idée du tout» posée comme principe de connaissance, les choses ne sont pas si claires. Si, dans certains des collectifs en cours de transition vers l'individualité les parties semblent se produire les unes les autres, ce n'est pas le cas pour d'autres, en particulier (voir **figure 6**) les collectifs qui incluent un grand nombre d'éléments symbiotiques. C'est le cas par exemple pour la paire pucerons-*buchnera* : les uns ne produisent pas les autres, on a deux lignes de production indépendantes ici. En conséquence, du dedans de ce cadre explicatif qu'est la théorie des transitions évolutives, il est difficile d'expliquer qu'il existe des entités susceptibles de satisfaire le critère d'épigénéticité, et pourquoi elles le satisfont.

Continuons à considérer de tels exemples d'individus, résultats de transitions évolutives égalitaires, par exemple une plaque de lichen, qui est une organisation mutualiste constituée d'algues et de champignons. Ces sortes d'êtres vivants sont des individus puisqu'ils sont relativement bien placés dans l'espace de l'individualité biologique, mais on ne les appellerait justement pas «organismes». Or du dedans du cadre explicatif en question, la théorie des transitions évolutionnaires, cette différence principielle entre individus qu'on nommerait spontanément organismes et individus qu'on ne nommerait pas ainsi n'est pas expliquée. Cette différence tient à ceci que, lorsqu'on appelle «organisme» un ensemble de cellules ou de parties, on se réfère à une solidarité des parties expliquée par le fait qu'elles se produisent elles-mêmes les unes les autres – en d'autres termes, on réfère au critère d'épigénéticité, – et cela ne semble pas le cas pour les lichens et les autres associations qu'on estimerait bien individualisés selon la théorie des transitions évolutionnaires.

Ainsi, rien dans l'espace de l'individualité biologique en tant qu'elle est produite par les transitions évolutionnaires ne correspond à la satisfaction du critère d'épigénéticité. Il semble donc qu'un tel critère, qui contribue à définir ce qu'est un organisme, n'est pas intégralement explicitable par la théorie des transitions évolutionnaires, donc par les ressources théoriques de la TSE.

Le hiatus entre *l'organisme comme genre d'individu biologique* (l'individu étant lui-même redevable de cette théorie explicative) et *l'organisme comme concept fondamental pour une biologie du développement* tel que l'avaient identifié Kant et les embryologistes

qui fondèrent la théorie du développement – ce hiatus ne semble pas aisément comblable. Pareil écart entre le concept général d'individualité biologique et le concept spécifique d'organisme se révèle donc être le noyau de vérité de la critique selon laquelle la biologie évolutive n'épuiserait pas l'organisme comme *explanandum*.

4] Conclusion

L'organisme était le foyer conceptuel de la biologie naissante ; on peut soutenir qu'il l'était encore pour Darwin, le premier à proposer une science opératoire de la transformation des organismes susceptible de répondre aux questions qui préoccupaient les naturalistes : adaptation, diversité et similarités des vivants. La TSE puis l'émergence de la biologie moléculaire, ont bousculé ce rôle épistémique majeur, semblant repousser ce concept crucial à l'arrière-plan d'une biologie devenue essentiellement suborganismique. Le statut du concept d'organisme ne pose toutefois pas les mêmes problèmes selon que l'on se demande s'il est bien encore un objet de la biologie évolutive classique (section 3), ou s'il fait partie des ressources explicatives de cette théorie (section 2).

Dans le second cas, on pose de manière massive la question du rôle du développement dans la théorie évolutive, et indépendamment même des données empiriques, j'ai proposé un argument formel pour dire que cette question se pose avec plus d'acuité lorsqu'on considère de grandes échelles de temps.

Dans le premier cas, la question oriente l'attention vers une ambiguïté ontologique propre au concept d'organisme : y voit-on un concept en quelque sorte autonome, lointainement défini par les réquisits que Kant isolait déjà en réfléchissant sur l'avènement de la biologie moderne comme science de la distribution du développement et du fonctionnement des organismes ? Ou bien y lit-on une instance du concept d'individu biologique en général ? On peut penser que cette différence relève en quelque sorte d'un pluralisme explicatif, ou même parler de différences de culture épistémique entre communautés scientifiques distinctes. Mais on peut aussi voir dans ce hiatus un écart ontologique plus profond entre deux concepts hétérogènes, avec, à terme, la question éventuelle de se demander lequel est pertinent pour la biologie.

En définitive, l'organisme fait retour en biologie évolutive de deux manières : 1) au sens où l'on doit prendre en compte dans une théorie

de l'évolution et l'évolution adaptative le phénomène de l'organisme en développement, du moins lorsqu'on s'intéresse à des questions d'évolution sur de grandes échelles de temps ; 2) parce que la biologie évolutive classique donne lieu à une théorie de l'individualité biologique qui rend compte de l'émergence de l'individualité comme telle à tous les niveaux, mais qu'elle n'est pas suffisante pour éclairer tous les aspects de ce qu'on nomme l'organisme.

