

# THÈSE

présentée pour l'obtention du grade de :

DOCTEUR EN PHILOSOPHIE DE L'UNIVERSITÉ PARIS OUEST NANTERRE LA DÉFENSE

spécialité :

Épistémologie. Philosophie de la biologie et de la microbiologie.

préparée à :

L'Université Paris Ovest Nanterre La Défense

---

## L'individu en développement

---

présentée par :

Karine PRÉVOT

sous la direction de : M. Thierry HOQUET

Soutenue publiquement le 25 novembre 2016 devant le jury composé de :

Denis FOREST	Professeur de l'Université Paris Ovest Nanterre La Défense	Examineur
Thierry HOQUET	Professeur de l'Université Paris Ovest Nanterre La Défense	Directeur de thèse
Francesca MERLIN	Chercheur permanent, CNRS, Université Paris 1, ENS Paris	Rapporteur
Thomas PRADEU	Chercheur permanent, CNRS, Université de Bordeaux	Rapporteur
Michel VERVOORT	Professeur de l'Université Paris Diderot	Examineur



# L'individu en développement

**Karine Prévot**

Thèse  
en vue de l'obtention du Doctorat de  
l'Université Paris Ouest Nanterre La Défense  
en Philosophie



# Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier mon directeur de thèse, Thierry Hoquet, pour son soutien et ses conseils tout au long de ce travail, mais également pour les opportunités de rencontres et de recherche qu'il a rendues possibles.

Parmi ces opportunités, mon investissement au sein du groupe de travail sur le développement créé par Thomas Pradeu a constitué pour moi une source de questionnements et de réflexions sans égale. Merci à Thierry Hoquet, Lucie Laplane, Francesca Merlin, Michel Morange, Antonine Nicoglou, Virginie Orgogozo, Thomas Pradeu, Valentine Reynaud et Michel Vervoort pour toutes les discussions, journées d'études et autres conférences, auxquelles ce travail doit beaucoup.

Je voudrais exprimer plus particulièrement ma gratitude à Thomas Pradeu pour ses nombreux commentaires sur mon travail, ses relectures et les riches discussions auxquelles ils ont donné lieu, ainsi qu'à Lucie Laplane pour ses conseils éclairés et le temps qu'elle a accordé à mes travaux. Je leur dis ici toute mon amitié.

Je tiens à témoigner ma reconnaissance aux personnes qui m'ont aidée à préciser certains aspects de mon travail, en particulier Frédéric Bouchard, Philippe Huneman et Fabrice Vavre qui m'ont accordé de leur temps pour échanger sur mes objets de recherche. Je remercie également Jane Maienschein ainsi que toute l'équipe « embryo project » de l'Arizona State University de m'avoir accueillie dans leur laboratoire et leurs séminaires de recherche, dont les réflexions et travaux m'ont beaucoup apporté.

Je remercie les enseignants-chercheurs de Nanterre où j'ai pu enseigner pendant trois années très enrichissantes, et plus particulièrement le laboratoire de l'IREPH (EA 373 Les dynamiques de l'invention philosophique) qui a constitué un cadre tout à fait propice pour ces recherches. Je remercie le laboratoire et tout particulièrement son directeur, Denis Forest, ainsi que l'Ecole Doctorale 139 (Connaissance Langage Modélisation) pour les divers financements dont j'ai pu bénéficier au cours de ce travail.

Mes pensées vont aux doctorants ou anciens doctorants avec qui j'ai eu la chance de travailler et qui m'ont aidée à préciser ma pensée, et tout particulièrement à Gladys Kostyrka et Mathilde Lequin.

Merci à Camille, Charlotte, Gaëlle, Marie et Marion pour leur soutien et leur infinie bienveillance.

Enfin, je remercie mes proches et adresse une pensée toute particulière à ma grand-mère, avec qui j'aurais aimé partager ce moment, ainsi qu'à Christophe, à qui cette thèse est infiniment redevable et dont la patience, les encouragements constants et l'affection sont une force quotidienne et sans égale.



# Table des matières

<b>Introduction générale .....</b>	<b>16</b>
<b>PARTIE I ANALYSE CRITIQUE DES CONCEPTS D'INDIVIDU ET DE DÉVELOPPEMENT.....</b>	<b>33</b>
<b>Chapitre 1. Les biais relatifs aux définitions des concepts de développement et d'individu .....</b>	<b>35</b>
I. La nécessaire définition de l'individu biologique .....	36
I. A. L'individu comme substance.....	37
I. A. 1. L'héritage aristotélicien .....	38
I. A. 2. La monade comme substance singulière. ....	39
I. B. L'organisme comme individu typique.....	40
I. C. Les difficultés posées par ces définitions et les solutions proposées .....	41
I. C. 1. Une individualité hiérarchique .....	41
I. C. 2. Intégrer des entités qui se situent en deçà et au-delà de l'organisme.....	43
I. C. 3. Les problèmes persistants .....	45
I. D. Le dépassement des difficultés par l'étude du développement de l'individu .....	46
II. Les difficultés et ambiguïtés sémantiques autour du concept de développement .....	47
II. A. La généralité du concept de développement : une définition impossible ?.....	48
II. A. 1. Une définition vague .....	48
II. A. 2. Les avantages d'un sens général du concept .....	50
II. A. 3. Des processus contre-intuitifs .....	52
II. B. Le problème de l'extension des mécanismes du développement.....	53
II. B. 1. Des processus développementaux standards ?.....	54
II. B. 2. L'ouverture à des processus plus larges .....	56
II. B. 3. Un exemple : les facteurs environnementaux.....	59
II. C. Le problème de l'adultocentrisme .....	60
II. D. Les mécanismes de vieillissement .....	61
II. E. Le macrobiocentrisme.....	62
II. F. Conclusion : Le nécessaire recentrement sur les interactions .....	64
<b>Chapitre 2. Le problème des causes : l'obstacle préformationniste.....</b>	<b>67</b>
I. Qu'est-ce qu'une cause en biologie du développement ? .....	68
II. Le développement comme actualisation : les formes de l'internalisme aux XVIIIe et XIXe siècles .....	70
II. A. Du virtuel à l'actuel : préformation, préexistence, épigénèse de l'individu .....	71
II. B. Penser la ressemblance : la théorie du moule intérieur de Buffon et sa critique.....	73
II. B. 1. La conception de la génération dans la théorie de Buffon : de « l'accroissement » de l'individu .....	74
II. B. 2. La critique de l'hypothèse du moule intérieur par Haller et le postulat de l'invisibilité .....	75
II. C. L'idée d'un développement progressif : penser l'organisation dans le développement et l'autonomie de l'organisme .....	77
II. D. La détermination cellulaire du développement .....	81
II. D. 1. Le mosaïcisme .....	82
II. D. 2. La régulation .....	83

II. E. Conclusion : le soutien à la perspective organiciste.....	84
III. Les formes de la conception internaliste du développement aux XX <sup>e</sup> et XXI <sup>e</sup> siècles. ....	84
III. A. L'étude des mécanismes physiologiques du développement de l'œuf jusqu'à l'âge adulte.....	85
III. B. La génétique du développement .....	86
III. B. 1. Des gènes du développement .....	88
III. B. 2. L'information et le programme du développement.....	90
III. C. Des principes universels au « calcul » de l'embryon.....	91
III. D. Une nouvelle forme de préformationnisme ? .....	94
III. E. Conclusion .....	96

**PARTIE II LES SOLUTIONS PROPOSÉES ET LEURS LIMITES..... 98**

**Chapitre 3. La question du milieu : la réintégration de l'environnement dans le développement et ses limites .....108**

I. Les recherches conceptuelles pour réintroduire l'extérieur : les formes de l'externalisme .....	109
I. A. Le concept de gradient .....	111
I. B. L'épigénotype et la canalisation .....	112
I. C. L'externalisme .....	114
II. L'interactionnisme comme dépassement de l'opposition intérieur/extérieur, et ses limites .....	115
II. A. Examen des tentatives de dépassement de la dichotomie .....	116
II. A. 1. Les origines de l'interactionnisme dans la pensée de von Uexküll.....	116
II. A. 2. La théorie des systèmes en développement .....	117
II. A. 3. L'évo-dévo ou éco-évo-dévo .....	121
II. A. 4. La construction de niche.....	123
II. B. Implications philosophiques de l'interactionnisme .....	125
II. B. 1. Conséquences sur la causalité .....	126
II. B. 2. Conséquences sur la conception de l'hérédité.....	130
II. C. Des difficultés persistantes .....	137
II. C. 1. Le problème du génocentrisme.....	138
II. C. 2. La difficulté de la mise en pratique de la théorie .....	139
II. D. Conclusion .....	141

**Chapitre 4. Frontières de l'individu en développement .....143**

I. Le problème des frontières spatiales de l'individu en développement .....	144
I. A. Organisme ou individu ? .....	146
I. B. L'environnement comme composante de l'individu en développement.....	148
I. C. L'idée de phénotype étendu et ses limites .....	153
I. C. 1. Définition du phénotype étendu .....	154
I. C. 2. Critiques de cette approche .....	156
I. D. Le concept d' « Œ » défini par la DST et ses limites .....	159
I. D. 1 Penser l'unité de l'organisme et de son environnement .....	160
I. D. 2. Une unité à la définition floue.....	160
II. Le problème des frontières temporelles de l'individu en développement .....	162
II. A. L' « ontophylogénèse » comme moyen de repenser la temporalité de l'individu ?.....	163
II. B. Les transitions évolutives majeures .....	165
II. C. La question des échelles de temps .....	166
II. D. Conclusion : Repenser le problème des frontières à partir des interactions .....	168



**PARTIE III L'INDIVIDU EN DÉVELOPPEMENT À LA LUMIÈRE DE LA MICROBIOLOGIE ET DES INTERACTIONS.....171**

**Chapitre 5. Penser l'individu en développement à partir de la microbiologie et des symbioses 176**

I. Microbiologie et symbiose permettent une meilleure approche de l'individu en développement .....	177
I. A. En finir avec le macrobiocentrisme.....	178
I. A. 1. Définition et répartition des associations symbiotiques .....	179
I. A. 2. L'influence des symbioses sur l'évolution : l'apport de Lynn Margulis .....	183
I. A. 3. Un exemple de symbiose durable : les mitochondries.....	184
I. B. Les micro-organismes dans le développement normal .....	186
I. B. 1. Les solutions proposées à partir de la microbiologie : le développement du système immunitaire .....	186
I. B. 2. Symbioses et développement normal .....	188
I. B. 3. Conséquences sur le concept d'adaptation.....	190
I. C. Un phénomène ubiquitaire.....	191
II. Définition d'un concept plus inclusif de l'individu biologique.....	194
II. A. La possibilité de penser pleinement les communautés.....	196
II. A. 1. L'altruisme .....	197
II. A. 2. La coopération.....	198
II. B. Les colonies et écosystèmes .....	200
II. C. Conclusion.....	203

**Chapitre 6. Conséquences d'une pensée de l'interaction sur la causalité complexe de l'individu en développement .....205**

I. Conséquences de la prise en compte des interactions sur les modèles évolutifs .....	206
I. A. Les insuffisances d'une représentation généalogique.....	207
I. B. La nécessité d'un nouveau modèle.....	208
II. L'analyse de la complexité des interactions causales : un modèle pour penser l'individu en développement .....	212
II. A. La nécessité d'un pluralisme explicatif .....	212
II. B. La complexité dans l'évolution : penser la fonction des agents causaux.....	214
II. B. 1. Définition des fonctions d'un système .....	215
II. B. 2. Application aux systèmes complexes : le problème de l'intentionnalité .....	216
II. C. Les limites de cette approche et la perspective métabolique .....	219
II. C. 1. Les propriétés relationnelles .....	219
II. C. 2. Les systèmes dynamiques.....	221
III. Conséquences sur le concept d'individu biologique .....	224
III. A. L'individu en développement comme ensemble d'interactions.....	224
III. B. L'individu pluriel.....	226
III. C. Conclusion.....	227

**Chapitre 7. Repenser les modèles du développement : le cas des bactéries *Wolbachia* .....230**

I. Les biais impliqués par l'approche « organisme modèle » du développement .....	231
I. A. Le problème de la représentation des organismes modèles.....	233
I. A. 1. De la généralité des étapes du développement .....	233
I. A. 2. Le problème de la représentation .....	234
I. B. Manipulation <i>versus</i> représentation.....	236
II. Les micro-organismes comme modèles en biologie du développement .....	238
II. A. Le contrôle exercé par le noyau.....	239
II. B. La différenciation .....	240

II. C. Différenciation, molécules d'adhésion et comportement complexe .....	241
III. Les symbioses du développement comme modèle : l'exemple des bactéries du genre <i>Wolbachia</i> ....	244
III. A. Présentation de <i>Wolbachia pipientis</i> .....	245
III. B. Une influence au croisement du développement et de la reproduction.....	247
III. B. 1. Les associations obligatoires.....	248
III. B. 2. Les associations facultatives.....	248
III. B. 3. L'évolution vers des associations obligatoires.....	251
III. C. <i>Wolbachia</i> : un organisme modèle ? .....	254
III. D. Conclusion .....	258
<b>Conclusion .....</b>	<b>260</b>
<b>Bibliographie .....</b>	<b>265</b>



# Résumé

La définition de l'individu biologique pose problème tant à la philosophie qu'à la biologie. En particulier, comment prendre en compte une hiérarchie d'entités diverses, depuis la cellule jusqu'aux communautés ou associations ? De nombreuses analyses s'efforcent de considérer des degrés d'individualité divers, mais soit elles laissent de côté certains composants de l'individualité, les composants abiotiques par exemple, soit elles persistent à considérer l'organisme comme l'individualité typique. Afin de dépasser ces différents biais, nous soutenons qu'une approche pertinente est celle de la biologie du développement. En effet, le développement, en tant qu'il est l'étude des mécanismes et processus par lesquels l'individu se forme, apparaît comme un outil privilégié pour examiner les facteurs causaux qui rendent raison de l'individualité biologique, et les hiérarchiser. À travers le concept d'individu en développement, nous nous attachons à définir le développement d'une part et à élaborer une analyse critique des études qui ont été menées à son sujet d'autre part. En redéfinissant le développement à l'aune des interactions – avec les facteurs environnementaux et diverses entités – qui le composent, nous soutenons que la microbiologie est une voie privilégiée à partir de laquelle une refonte du concept d'individu est possible. Nous appliquons enfin les conséquences de nos analyses à un cas d'étude précis, celui des symbioses aux bactéries *Wolbachia*, et soulignons la nécessité de faire des communautés le niveau d'individualité typique ainsi que de repenser les modèles du développement individuel.

**Mots-clés** : Individu ; Développement ; Interactions ; Symbioses ; Microbiologie ; *Wolbachia*.



# Abstract

Defining the biological individual raises questions both for philosophers and biologists. In particular, how is it possible to take into account a hierarchy of entities, from the cells to the communities and associations? Many analyses try to consider degrees of individuality, but some of them leave some components out – like abiotic components for instance – whereas others keep defining the organism as the typical individual. We think that these views imply biases in the definition of the individual, that can be solved by the study of the developmental biology. Indeed, development is defined as the study of all the processes involved in the individual's constitution. As such, development represents a relevant tool from which the analysis and the selecting of the necessary causes and factors of the individual's formation can be done. Using the concept of “developmental individual”, we first define what development is, and then formulate a critical analysis of the different conceptions of development. We offer a definition of the developmental individual based on the different interactions that compose it, and define the field of microbiology as a relevant way to redesign the concept of the individual. We finally apply those analyses to a case-study: *Wolbachia* symbiosis, and show that both the individual and the models used in developmental biology have to be considered from the level of the communities.

**Key words:** Individual ; Development ; Interactions ; Symbiosis ; Microbiology ; *Wolbachia*.



# Introduction générale

Une colonie de termites semble au premier abord constituée de différents individus – chaque termite considéré isolément – interagissant au sein d’un nid. La situation se complique toutefois lorsque l’on considère de plus près la colonie : les termites établissent en effet des symbioses, parfois avec des champignons *Termitomyces*, qui pré-digèrent les restes végétaux, facilitant alors leur assimilation par les termites qui s’en nourrissent. Dès lors, si les termites dépendent, pour leur survie, de leur association avec des champignons, ce qu’est l’individu devient plus difficile à discerner : existe-t-il deux individus – le termite et le champignon – ou bien chaque association constitue-t-elle un individu à part entière, les fonctions des deux entités étant intriquées ? On voit sur le cas du termite que la perception n’offre pas un critère suffisant pour reconnaître l’individu. Un autre critère qui a pu être proposé pour définir l’individualité est celui de la reproduction, qui pose problème ici également, puisque les deux entités se reproduisent séparément. C’est pourquoi, dans ce cas où la reproduction n’est pas un critère suffisant, un troisième critère a pu être proposé : celui de la persistance. Utilisé d’abord par Leigh Van Valen<sup>1</sup>, puis repris et modifié par Frédéric Bouchard<sup>2</sup>, ce critère consiste à faire de l’individu ce qui peut être suivi dans le temps. Il rend possible, par la détermination des facteurs et interactions durables, l’application d’un concept d’individu aux phénomènes de symbiose notamment.

Mais la complexité de cette association ne s’arrête pas là. En effet, l’association entre les termites et le champignon est étroitement liée à la forme et l’architecture du nid, lesquelles impliquent des fonctions physiologiques. La forme du nid est liée au métabolisme de la colonie, qui bénéficie en retour de la possibilité d’explorer des niches ouvertes par l’extension du nid. Le nid devient donc un trait émergent de la colonie de termites et de l’association symbiotique qu’elle représente. S’il peut sembler pertinent, dans ce cas, d’adopter un nouveau critère – celui de l’adaptation, permettant de définir, à tous les niveaux de la communauté, ce qui s’adapte ou non – l’individu représentant alors l’unité d’adaptation, le nid comporte toutefois des éléments abiotiques qui ne sont pas soumis à la sélection naturelle et pour lesquels il n’est donc pas

---

<sup>1</sup> Van Valen L (1989) Three paradigms of evolution, *Evolutionary Theory* 9: 1–17.

<sup>2</sup> Bouchard F (2008) Causal processes, fitness, and the differential persistence of lineages, *Philosophy of Science* 75: 560–570.



possible de mesurer l'adaptation. Il semble de fait qu'il soit difficile de définir l'individu composé par les termites, le champignon et le nid, alors même que les trois entités sont essentiellement reliées l'une à l'autre au sein d'une symbiose obligatoire<sup>1</sup>. Pourtant, un éclairage pertinent, par lequel ces interactions peuvent être déterminées, est celui du développement commun de l'écosystème formé par ces trois composantes<sup>2</sup>. En mettant l'accent sur la morphogenèse du nid et en montrant que de cette morphogenèse dépend la survie et le développement de la symbiose entre les termites et le champignon, il devient possible d'expliquer de manière précise les interactions entre les composants, ainsi que de les hiérarchiser. Or, c'est précisément la pertinence du développement des entités et des communautés pour penser l'individualité biologique que nous interrogeons dans ce travail.

### **L'individu biologique et la forme**

La question de la définition de l'individu s'est posée, dans l'histoire de la philosophie et de la biologie, à deux niveaux : celui de la nature de l'individu et celui du niveau d'organisation auquel il peut être pensé<sup>3</sup>. L'individu se définit traditionnellement comme ce qui existe par soi, ce qui présente une unité à la fois logique (numérabilité) et ontologique (anoméomérité), ainsi qu'une unicité<sup>4</sup>. Il apparaît toutefois de prime abord comme ce dont on possède un sentiment plutôt qu'une définition précise<sup>5</sup>.

À cet égard, la biologie, et plus spécifiquement la biologie contemporaine, est une approche pertinente du concept d'individu, tant elle permet d'interroger en profondeur les différentes acceptions du terme. En effet, à l'instar des concepts d'espèce et de gène, dont les définitions posent problème et pour lesquels les sciences expérimentales ont pu représenter des outils pour une analyse des sens implicites, des divers usages ou encore des potentialités de ces concepts, le concept d'individu incarne des difficultés définitionnelles soulignées par l'usage

---

<sup>1</sup> Turner JS (2000) *The Extended Organism: The Physiology of Animal-built Structures*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

<sup>2</sup> Turner JS (2001) On the Mound of *Macrotermes michaelseni* as an Organ of Respiratory Gas Exchange, *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(6), 798–822.

<sup>3</sup> Une thèse récente s'est efforcée d'analyser les différentes étapes de l'histoire du concept d'individu, et d'en établir une synthèse. Voir Matsui H, *L'individualité biologique comme problème : du polype à Bergson*, thèse présentée et soutenue publiquement le 16 décembre 2015 en vue de l'obtention du doctorat de Philosophie de l'Université Paris Ouest Nanterre La Défense, sous la direction de Thierry Hoquet, p. 222.

<sup>4</sup> Chauvier S (2008) Individu, particuliers et individuation in Ludwig P, Pradeu (dir.) *L'individu. Perspectives contemporaines*.

<sup>5</sup> Lalande A (1899) *La dissolution opposée à l'évolution dans les sciences physiques et morales*, Paris, Alcan, p. 74.

du concept en biologie. En effet, le concept d'individu renvoie, dans sa définition la plus commune, à celui d'organisme, lequel trouve lui-même son fondement dans une approche intuitive de l'individu, qui confond souvent organisme et vertébré, voire vertébré supérieur. Or, cette superposition entre le concept d'individu et celui d'organisme est relativisée par la biologie contemporaine, qui montre qu'il existe plusieurs niveaux d'individualité<sup>1</sup>, mais aussi plusieurs degrés d'individuation<sup>2</sup>. L'individualité pourrait ainsi se jouer à des niveaux infra et supra-organismaux, mais pourrait également évoluer en fonction de l'échelle de temps à laquelle elle est considérée.

La définition de ces niveaux est l'une des tâches que se sont donné la biologie et la philosophie de la biologie contemporaines, domaines dans lesquels la question de l'individualité biologique a donné lieu à une littérature abondante à la fois sur les niveaux d'individualité<sup>3</sup> et sur les transitions entre ces niveaux<sup>4</sup>. La grande majorité de ces analyses prend pour base la théorie de l'évolution et définit ainsi différentes échelles d'individus (depuis la cellule jusqu'aux communautés), lesquelles sont hiérarchisées en fonction d'un certain nombre de critères définis au préalable. Si, parmi les critères proposés, beaucoup cherchent à mettre en place une définition inclusive de l'individu biologique, ouverte davantage à des niveaux différents de celui de l'organisme, reste que l'individu paradigmatique est souvent – même s'il n'est pas le seul – l'organisme individuel<sup>5</sup>.

Il existe ainsi plusieurs niveaux d'interrogation relatifs à l'individualité biologique, qui s'ancrent dans deux questionnements fondamentaux : la composition des individus et la genèse de ces individus. Il s'agit en effet, pour définir et délimiter l'individualité biologique, d'en déterminer à la fois les composants et la formation<sup>6</sup>. À cet égard, la philosophie a offert une réponse au problème de l'individualité en analysant la question de la forme. En effet, Aristote utilise déjà, dans ses travaux, le concept d'*eidos*, en tant qu'il fait d'un agrégat un être unifié

---

<sup>1</sup> La question des degrés d'individualité renvoie notamment à celle des transitions au cours desquelles une entité peut, en s'agréant avec d'autres entités par exemple, constituer un individu d'ordre supérieur. L'individuation apparaît alors comme le mouvement dynamique de formation de l'individu.

<sup>2</sup> Pradeu T (2008) Qu'est-ce qu'un individu biologique in Ludwig P, Pradeu T (dir.) *op. cit.*

<sup>3</sup> Buss L (1987) *The Evolution of Individuality*; Gould SJ (2002) *The Structure of Evolutionary Theory*; Hull D (1978) *A Matter of Individuality*, (1992) *Individual* »; Wilson J (1999) *Biological Individuality. The Identity and Persistence of Living Entities*; Sober E (2000 (1993)) *Philosophy of Biology*.

<sup>4</sup> Maynard-Smith J, Szathmari E (1995) *The Major Transitions in Evolution*; Michod RE (1999) *Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*.

<sup>5</sup> Clarke E (2010) *The Problem of Biological Individuality*.

<sup>6</sup> Canguilhem G (1965 (1952)) *La connaissance de la vie*.

nécessairement<sup>1</sup>. La forme est ainsi ce qui donne son unité à la matière, permettant la reconnaissance de l'individu. Si la forme est spécifique chez Aristote et ne permet pas une définition – et donc une connaissance – de l'individu mais bien de l'espèce, il n'en reste pas moins que c'est par le biais de la manière dont se forme ou s'informe une matière que la question de l'individualité s'est posée traditionnellement. Il s'agit alors de savoir ce qui confère à l'individu son unité, mais aussi son unicité, et ce qui permet d'en définir les frontières, les limites.

La question de la forme représenterait ainsi une entrée pertinente pour définir l'individu. À ce titre, Felix Le Dantec, dans *Théorie nouvelle de la vie*<sup>2</sup>, suppose que le terme d'individu provient du latin *individuus*, indivisible, c'est-à-dire ce dont la division détruit les propriétés essentielles. André Lalande, pour sa part, s'oppose à cette conception et montre, dans son ouvrage *La dissolution opposée à l'évolution dans les sciences physiques et morales*, qu'individu et indivisible ne se recourent pas et que l'individu implique plutôt l'affirmation de quelque chose de propre, de caractéristiques distinctives que l'on tend à conserver. Aussi, affirme-t-il, « l'individu vivant n'est pas seulement celui chez qui la matière se renouvelle sans cesse, mais celui qui dans ce changement même est caractérisé par la fixité de sa forme ou tout au moins de ses réactions avec le milieu extérieur »<sup>3</sup>. Il s'agit donc, pour Lalande, de penser la forme, sa persistance, en lien avec le milieu dans lequel l'individu se trouve, ainsi que la dimension logique du concept, selon laquelle l'individu n'existe que relativement au genre et à l'espèce.

À cette question de la formation ou genèse de l'individu, l'épistémologie française a offert des réponses et analyses qui apportent un fondement aux analyses de la biologie actuelle. Les travaux de Georges Canguilhem représentent à cet égard une entrée pertinente pour penser la genèse de l'individu. En effet, reprenant, dans la *Connaissance de la vie*, et « la nouvelle connaissance de la vie. Le concept de vie », les travaux de Claude Bernard sur le type<sup>4</sup> ainsi que sur le problème des relations du tout et des parties<sup>5</sup>, Canguilhem montre que lorsque Claude Bernard évoque une énergie formatrice qui expliquerait l'articulation des parties au tout, il

---

<sup>1</sup> Motte A, Rutten C, Somville P (éds.) (2003) *Philosophie de la forme : Eidos, Idea, Morphé dans la philosophie grecque des origines à Aristote*, Louvain, Peeters.

<sup>2</sup> Le Dantec, F (1896) *Théorie nouvelle de la vie*, Paris, Alcan, p. 262.

<sup>3</sup> Lalande A (1899) *op. cit.* p. 78.

<sup>4</sup> Canguilhem G (1965 (1952)) *op. cit.* III, ch. IV : Canguilhem cite ici Claude Bernard, dans *Les Principes* : « la vérité est dans le type, la réalité se trouve toujours en dehors de ce type et elle en diffère constamment. Or, pour le médecin, c'est là une chose très importante. C'est à l'individu qu'il a toujours affaire. Il n'est point de médecin du type humain, de l'espèce humaine ».

<sup>5</sup> Claude Bernard pense que le tout est supérieur aux parties dans l'organisme et qu'on ne peut définir une fonction que par rapport à un ensemble.

prolonge les analyses finalistes kantienne, tout en s'efforçant de penser, à partir de la cellule, le problème de la genèse des individus. Il s'agit donc pour Claude Bernard et d'après Canguilhem, d'expliquer la vie comme évolution, cette dernière étant tenue pour synonyme de développement<sup>1</sup>. Bernard s'efforce donc de penser la forme, voire l'information, comme impératif pour penser le vivant, et il existerait selon lui une structure, héritée, qui expliquerait la formation de l'individu.

Aussi, dans « la théorie cellulaire », Canguilhem montre-t-il que le va et vient du tout aux parties dans la définition de l'individu ne fait que rejouer le problème de la dualité entre la forme et la matière, qui pose les problèmes de la composition et de la genèse de l'individu<sup>2</sup>. A partir de ces analyses, Canguilhem définit la nature de l'individu comme un terme dans un rapport<sup>3</sup>. L'individu n'est pas l'élément de composition mais un être dont la nature est d'être relation<sup>4</sup>. Il s'agit, pour Canguilhem, de penser la genèse des individus, leur forme, à travers leur relation avec le milieu, l'organisme étant créateur de valeur dans son milieu.

Nous pensons que l'ancienne question métaphysique de la forme peut être utilement abordée par les résultats de la biologie du développement. En effet, si la forme représente une entrée pertinente pour la définition de l'individu, c'est aussi parce qu'elle permet de déterminer la manière dont l'individu se développe. Ce faisant, elle devient un indicateur pertinent tant de la reconnaissance des individus, que de la connaissance des facteurs qui rendent possible le processus d'individuation d'une entité. Du point de vue biologique, aborder la question de la formation de l'individu revient alors à interroger les frontières de l'individu à l'aune des étapes de son développement. À cet égard, étudier le développement de la forme d'un individu apparaît comme une voie privilégiée pour définir cet individu et *a fortiori* le connaître. C'est à ce rapprochement entre l'individu et son développement que s'attache ce travail, en montrant qu'une analyse du développement de l'individu permet à la fois de tenir une position plus précise sur le concept, et de résoudre certains des problèmes qui pèsent sur sa définition.

Ce faisant, l'un des questionnements de ce travail est celui de la valeur pratique du concept d'individu : peut-il exister une définition, plus proche de la pratique de la science, qui puisse dépasser l'absence d'unité du concept, dont les définitions sont multiples ? Ainsi, nous cherchons non seulement à définir un concept d'individu qui ne se réfère pas ultimement,

---

<sup>1</sup> Canguilhem G (1966) La nouvelle connaissance de la vie. Le concept de vie, in *Études d'histoire et de philosophie des Sciences*, 5ème édition augmentée, Paris, Vrin, 1983, p. 335-364.

<sup>2</sup> Canguilhem G (1965 (1952)) *op. cit.*

<sup>3</sup> *Ibid.*

<sup>4</sup> *Ibid.*

comme à un modèle, à l'organisme, mais aussi à déterminer pratiquement la pertinence d'un concept d'individu qui serait valable quel que soit le domaine dans lequel il est utilisé.

### **Le développement doit-il participer d'une conception évolutionnaire de l'individu biologique ?**

La biologie du développement se donne pour tâche de définir les processus par lesquels une cellule, l'œuf fécondé, se développe en un organisme adulte<sup>1</sup>. À ce titre, elle englobe tous les mécanismes à l'œuvre dans cette production et rend ainsi possible la détermination des composants et mécanismes nécessaires à la définition d'un individu. Elle apparaît donc de prime abord comme la discipline par laquelle il est possible de rendre compte des éléments nécessaires à la formation même de l'organisme et ce en définissant les étapes nécessaires à cette formation. Elle est la science qui explique la formation du même et apparaît à ce titre comme le moyen de connaître les principes généraux par lesquels l'individu peut être caractérisé.

Toutefois, au-delà de cette définition classique, ce travail interroge la possibilité d'une extension de la définition du développement, tant certains processus, tels que la régénération ou le vieillissement par exemple, semblent liés aux étapes précoces du développement, utilisant les mêmes mécanismes<sup>2</sup>, et tant certains composants, liés à l'environnement notamment, apparaissent comme essentiels au développement de tout individu.

Nous questionnons donc non seulement la définition même du développement, mais également les conséquences d'une extension des frontières du développement sur la définition de l'individu. Dès lors, si la notion d'individu semble difficilement pouvoir éclairer celle de développement, tant elle soulève de questionnements, l'inverse paraît en revanche plus probable, puisque l'étude des causes et des mécanismes du développement apporte des informations quant aux mécanismes et facteurs qui composent l'individu en développement.

De fait, si la biologie du développement a donné lieu à de plus en plus de travaux ces dernières années<sup>3</sup>, c'est notamment parce que la discipline souffre d'une absence de définition

---

<sup>1</sup> Gilbert SF (2006) *Developmental Biology* (first ed 1985); Wolpert L *et al.* (1998) *Principles of development*.

<sup>2</sup> Morange M (2011) Development and Aging, *Biol. Theory*, 6 :59-64.; Minelli A (2011) Animal Development, an Open-Ended Segment of Life, *Biol Theory* 6:4-15.

<sup>3</sup> Voir notamment Minelli A and Pradeu T (eds), *Towards a Theory of Development*. Oxford: Oxford University Press; Love AC, Travisano M (2013) Microbes modeling ontogeny, *Biology & Philosophy* 28: 161-188.

claire de son objet d'étude<sup>1</sup>. En effet, la biologie du développement est considérée par la majorité des biologistes de ce domaine comme une science avant tout expérimentale, dans laquelle l'objet d'étude est extrêmement divers et complexe, ne pouvant pas se comprendre à travers une théorie, trop abstraite et trop générale<sup>2</sup>. Il ne semble donc pas exister de véritable théorie du développement, qui permettrait de définir à la fois les mécanismes et les lois qui expliquent le développement<sup>3</sup>. Ceci tiendrait en outre à la spécificité de la biologie par opposition à la physique notamment<sup>4</sup>.

Ce constat selon lequel la biologie serait une discipline à part, et qui n'admettrait pas le même cadre théorique que la physique admet tout de même une exception, la théorie de l'évolution, considérée comme une théorie bien articulée<sup>5</sup>. Cette idée a notamment entraîné l'assemblage du développement et de l'évolution au sein des recherches menées sur le développement. Dès lors, tout comme la majeure partie des travaux effectués sur le concept d'individu biologique se fondent, *in fine*, sur la théorie de l'évolution pour déterminer les différents critères d'individualité, l'utilisation des processus développementaux pour déterminer l'individualité biologique s'est elle aussi appuyée sur les liens entre développement et évolution. Aussi les travaux menés dans ce sens proviennent-ils notamment des courants de la théorie des systèmes en développement ou encore de l'évo-dévo ou éco-évo-dévo, qui analysent conjointement évolution et développement, afin de déterminer les facteurs et causes qui expliquent le développement et l'évolution des individus<sup>6</sup>. En effet, c'est en étudiant les facteurs qui entrent dans la constitution de l'individu, ainsi que les causes qui expliquent l'apparition d'un trait et sa transmission, que ces théories ont souligné la nécessité d'étendre les frontières spatiales et temporelles de l'individu. Il s'agit alors de chercher également quel

---

<sup>1</sup> Minelli A and Pradeu T (eds) (2014) *op. cit.* ; Pradeu T *et al.* (2011) The Boundaries of Development, *Biol. Theory* 6:1-3.

<sup>2</sup> Goodfield J (1969) Theories and hypotheses in Biology. Theoretical Entities and Functional Explanation; Gilbert SF and Bard J (2014) Formalizing theories of development: A fugue on the orderliness of nature

<sup>3</sup> Love AC (2008) Explaining evolutionary innovation and novelty: criteria of adequacy and multidisciplinary prerequisites; Minelli A, Pradeu T (2014) *op. cit.*

<sup>4</sup> Hull D (1969) *op. cit.*; Sterelny K, Griffiths PE (1999) *Sex and Death: An Introduction to Philosophy of Biology*, The University of Chicago Press; Mayr E (1969) Discussion: Footnotes on the philosophy of biology, *Philosophy of Science* 36:197–202.

<sup>5</sup> Hull D (1992) *op. cit.*

<sup>6</sup> Griffiths PE and Gray RD (1994). "Developmental Systems and Evolutionary Explanation, *Journal of Philosophy* XCI (6): 277-304; Oyama S, Griffiths PE and Gray RD (2001) *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, Cambridge, MA, MIT Press; Oyama S (1985) *The ontogeny of information*, Cambridge, Cambridge University Press.; Raff RA (2000) Evo-devo: the evolution of a new discipline, *Nature Reviews Genetics* 1, 74-79; Gilbert SF, Epel D (2015), *Ecological Developmental Biology: The Environmental Regulation of Development, Health, and Evolution*, Sinauer Associates, Sunderland, MA.

niveau représenterait ce qui peut être sélectionné comme un tout et quels sont les traits développementaux qui peuvent être transmis.

Si cette approche a porté ses fruits, nous pensons toutefois que la biologie du développement, à elle seule, est porteuse d'informations qui peuvent être exploitées davantage afin de construire un concept d'individu pertinent. Nous interrogeons donc ici la possibilité d'établir une définition de l'individualité biologique qui ne soit pas d'abord évolutionnaire.

En effet, si l'évolution représente la théorie dominante pour penser ces questionnements, il est remarquable que certains chercheurs se soient efforcés de penser l'individualité biologique au prisme d'autres disciplines, comme la physiologie par exemple, ou encore l'écologie, tentant par là de déterminer l'individu biologique autrement que par des critères évolutionnaires<sup>1</sup>. Ces approches permettent en partie d'éviter le débat sur les niveaux de sélection<sup>2</sup>, quoiqu'elles ne soient pas incompatibles avec la théorie de l'évolution par ailleurs. Elles s'efforcent surtout de trouver des critères précis qui rendraient possible la mise en place d'outils de reconnaissance de l'unité et de l'unicité de l'individu biologique, à différents niveaux.

Ce travail rejoint donc l'idée selon laquelle la théorie de l'évolution, si elle est la théorie dominante en biologie aujourd'hui et si elle a permis la détermination de critères ouvrant aux différentes échelles et degrés d'individualité, n'est pas la seule théorie, ni nécessairement la plus pertinente, pour définir l'individu biologique. Il ne s'agit pas pour nous d'affirmer que les théories à partir desquelles l'individu est pensé sont exclusives l'une de l'autre, mais de souligner que certains critères peuvent permettre une définition plus précise et inclusive de l'individu, qui s'étende aussi à des entités qui ne sont pas nécessairement touchées par la sélection naturelle. C'est pourquoi nous nous efforçons d'interroger, dans notre argumentation, la pertinence d'un concept d'individu qui ne soit pas restreint aux facteurs biotiques par exemple. Une définition de l'individu est-elle possible, qui permette le traitement de tous les composants de l'individualité, y compris ceux sur lesquels la sélection naturelle n'a pas de prise ?

À ce titre, des études sur l'individu à partir de la physiologie ont été entreprises, qui marquent une volonté de se détacher – sans l'exclure – de l'évolution. Les travaux de Thomas Pradeu en immunologie par exemple ont montré, à la lumière d'une analyse critique des notions

---

<sup>1</sup> Voir notamment Pradeu T (2010) What is an organism? An immunological answer, *Hist. Phil. Life Sci.*, 32, 247-268; Huneman P (2014) Individuality as a theoretical scheme, *Biological Theory*, Volume 9, Issue 4, pp 361–373.

<sup>2</sup> Lewontin RC (1970) The Units of Selection, *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 1-18.

de soi et de non-soi portées par l'immunologie classique, comment cette discipline rendait possible un éclairage sur l'identité individuelle et par là sur l'individu biologique, en définissant les mécanismes par lesquels les différents facteurs sont intégrés ou non dans l'organisme étudié<sup>1</sup>. Le critère d'immunogénicité, qui prend en compte à la fois des facteurs endogènes et exogènes, permet alors à Pradeu de définir une individualité typique au niveau de l'organisme, quoiqu'elle puisse être étendue à certaines colonies ou encore aux unicellulaires<sup>2</sup>.

Or, dans le contexte d'une recherche qui ne soit pas d'abord évolutionnaire, nous pensons que le développement constitue une approche de l'individu, qui permette d'en isoler les différentes causes et donc qui rende possible une analyse plus précise du concept.

### **La spécificité de l'approche développementale**

En effet, à partir des analyses précédentes, nous pensons que l'étude de l'individu par le prisme du développement permet la détermination d'un concept d'individu biologique plus précis. Si la biologie du développement a connu une expansion à travers son analyse conjointe avec l'évolution, il est remarquable que la discipline seule a donné lieu, jusqu'à récemment tout au moins, à des analyses historiques plus qu'épistémologiques. Or, il nous semble toutefois qu'elle porte des entrées et outils indispensables à la définition de l'individu biologique.

C'est pourquoi, dans ce travail, nous mettons en place le concept d'individu en développement, qui représente le caractère dynamique de l'individualité telle qu'elle est définie par les processus développementaux – au sens large – qui l'animent, et que nous définissons tout au long de notre argumentation. Par ce concept, nous nous inscrivons donc dans la lignée des travaux, menés au sein de la théorie des systèmes en développement (DST)<sup>3</sup> et des perspectives évolutionnaires du développement (évo-dévo) notamment<sup>4</sup>, ainsi que des études qui soulignent la nécessité de penser l'individu biologique au sein d'une ontologie dynamique,

---

<sup>1</sup> Pradeu T (2007) *L'immunologie et la définition de l'identité biologique* Thèse pour l'obtention du grade de docteur en philosophie, Université Paris 1.

<sup>2</sup> Pradeu T (2010) What is an organism? An immunological answer, *op. cit.* et Immunity and the emergence of individuality, in Bouchard F and Huneman P (eds.) *From Groups to Individuals: Perspectives on Biological Associations and Emerging Individuality*, Cambridge, MA: MIT Press..

<sup>3</sup> La théorie des systèmes en développement prend pour unité du développement l'organisme formé par toutes les interactions causales qui le constituent. Elle a notamment pour vocation de prendre en compte toutes les causes, y compris environnementales, qui expliquent l'individu et d'abolir la distinction entre des facteurs internes et des facteurs externes. L'évo-dévo considère également les facteurs environnementaux comme étant aussi importants que les facteurs internes tels que les facteurs génétiques, quoique leur conception de la causalité diffère de celle de la DST (voir chapitre 3 à ce sujet).

<sup>4</sup> Oyama S, Griffiths PE and Gray RD (2001) *op. cit.*; Oyama S (1985) *op.cit.*; Gilbert SF, Epel D (2015) *op. cit.*



processuelle<sup>1</sup>, tout en soulignant qu'il est possible et même souhaitable d'étudier les mécanismes développementaux pour eux-mêmes et en eux-mêmes.

Il s'agit pour nous non seulement de montrer en quoi l'étude de l'individu en développement rejoint ces théories, mais aussi d'analyser la manière dont elle permet de dépasser, sur certains points, les limites qu'elles rencontrent. Nous nous donnons ainsi pour tâche d'effectuer une analyse critique de ces études afin de mettre au jour et dépasser les limites de leur programme de recherche. Les questionnements que nous rencontrons sont alors les suivants : dans quelle mesure la biologie du développement s'accorde-t-elle avec la nécessité de prendre en compte tous les facteurs qui permettent la construction de l'individu ? Permet-elle dès lors une compréhension précise de tous les mécanismes nécessaires à cette formation ? Nous analysons ces questionnements à partir de trois axes de réflexions, qui justifient la pertinence de l'entrée développementale pour répondre aux interrogations relatives à l'individu biologique :

- La biologie du développement s'attache à expliquer, entre autres, la construction même de la forme de l'individu. Autrement dit, elle explique les mécanismes et processus par lesquels l'individu prend forme. Elle détermine ainsi les liens entre les différents facteurs – spatiaux et temporels – qui composent l'individu et doit permettre une interrogation précise sur les frontières de l'individu. Il s'agira donc pour nous de montrer la spécificité de l'approche développementale pour analyser les frontières de l'individu.
- Parce qu'elle s'attache à analyser les facteurs causaux de l'ontogenèse de l'individu, la biologie du développement apporte les connaissances nécessaires à une analyse critique des biais par lesquels l'individualité biologique est traditionnellement conçue. Il s'agira donc, dans ce travail, de se demander comment l'étude des causes en biologie du développement jette une lumière nouvelle sur le concept d'individu : comment la causalité développementale est-elle pensée ? Quelles sont les limites d'une telle conception, et comment est-il possible de la réformer afin de parvenir à une compréhension plus précise du développement ? Enfin, en quoi une réflexion conjointe

---

<sup>1</sup> Voir notamment Dupré J, O'Malley MA (2009) Philosophical Themes in Metagenomics, in Marco D (ed) *Metagenomics: Theory, Methods and Applications*, Hethersett, Norwich, Horizon Scientific Press, 183-208; Dupré J (2012) *Processes of Life: Essays in the Philosophy of Biology*, Oxford University Press; Baptiste E, Dupré J (2013) Towards a processual microbial ontology, *Biol Philos*, 28:379–404.

sur les définitions du développement et de l'individu permet-elle de dépasser les difficultés liées à l'acceptation des deux concepts ?

- Enfin, la biologie du développement rend possible, de manière paradigmatique, la prise en compte de toutes les interactions, avec le milieu ou d'autres entités, de l'individu, afin de permettre leur analyse et leur hiérarchisation. En effet, elle permet une explication de la manière dont les interactions forment l'individualité, ainsi que les transitions entre les différents degrés d'individualité. En d'autres termes, les mécanismes à l'origine des changements morphologiques ou de la constitution de certaines communautés seraient développementaux, faisant de la biologie du développement le cadre théorique le plus approprié pour étudier les processus et mécanismes des divers degrés d'individualité. Nous nous demandons, à ce titre dans quelle mesure l'approche développementale permet la détermination de tous les nœuds et connexions qui composent l'individualité biologique.

### **Penser l'individu en développement à partir des interactions**

L'étude des connexions constitutives de l'individualité nous conduit à interroger la nécessité de partir du niveau des interactions pour penser l'individu en développement. Or, la question des interactions est complexe, dans la mesure où elle englobe des phénomènes et processus divers. Il s'agit en effet, en pensant l'interaction, de penser à la fois les liens, au sens large, entre l'individu qui se développe et son milieu, mais aussi avec d'autres entités, ou organismes, qui pourraient participer de ce développement<sup>1</sup>. Cette interrogation a des incidences sur deux points théoriques sur lesquels il nous faudra nous interroger : l'ontologie par laquelle nous pensons l'individu en développement et les modèles à partir desquels il doit être analysé.

Penser l'individu en développement à partir du modèle de l'interaction, c'est considérer que l'ontologie substantialiste dans laquelle la biologie a trouvé un certain nombre de ses fondements n'est pas suffisante pour appréhender toutes les entités ni tous les mécanismes biologiques que l'on trouve dans la nature<sup>2</sup>. Cette position a pris sa source notamment dans les

---

<sup>1</sup> Voir notamment McFall-Ngai MJ (2002) Unseen forces: the influence of bacteria on animal development, *Developmental Biology*. 242: 1-14.; Dupré J, O'Malley M (2009) *op. cit.*

<sup>2</sup> Dupré J, O'Malley M (2009) *op. cit.*; Dupré J (2012) *art. cit.*

travaux menés en microbiologie, et qui ont permis de penser à la fois la richesse du monde microbien et la diversité des interactions qu'ils peuvent avoir avec les autres organismes<sup>1</sup>. Ces travaux jettent une lumière nouvelle sur le développement de l'individu à plusieurs titres :

- Tout d'abord, la fréquence des interactions entre les protistes et les organismes multicellulaires laisse à penser que les relations symbiotiques entre les organismes sont la règle et non pas une exception dans la nature<sup>2</sup>. À partir de là, il est intéressant d'analyser le développement à partir des associations symbiotiques. Or, si certains travaux soulignent déjà l'importance des symbioses dans le développement normal<sup>3</sup>, il est nécessaire d'approfondir les conséquences de ces analyses sur la définition de l'individu d'une part, mais aussi sur les outils que l'on met en place pour penser le développement d'autre part. En d'autres termes, il est nécessaire de s'interroger sur la pertinence de conserver les méthodes traditionnelles malgré les apports de la microbiologie.
- Dès lors, si les interactions sont ce qui importe, les associations symbiotiques ainsi que l'étude leurs effets développementaux doivent ouvrir à une interrogation sur le niveau à partir duquel le développement, et plus largement la biologie, doivent être pensés. Il s'agit alors de s'interroger sur la pertinence de faire des symbioses le fondement d'une théorie du développement, ainsi que le moyen privilégié d'une pensée des communautés.
- Enfin, si l'idée d'une ontologie dynamique pour penser le vivant trouve sa source dans une histoire du processus, elle doit, pour être applicable, s'accompagner d'outils pratiques permettant de mesurer ces interactions, d'en isoler les causes, mais aussi de comprendre les nœuds constitués par les connexions. L'un des enjeux de ce travail est ainsi de questionner la possibilité de distinguer les causes sans tomber dans une forme de holisme qui invaliderait l'efficacité pratique du système.

---

<sup>1</sup> *Ibid.* ; Baptiste E *et al.* (2012) Evolutionary analyses of non-genealogical bonds produced by introgressive descent, *Proc Natl Acad Sci U S A*, 109:18266–72; Baptiste E, Dupré J (2013) *op. cit.*

<sup>2</sup> McFall Ngai M (2002) *op. cit.*

<sup>3</sup> McFall Ngai M (2002) *op. cit.* Dupré J, O'Malley M (2009) *op. cit.*; Gilbert SF *et al.* (2012) A symbiotic view of life: we have never been individuals, *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 87, No. 4.

En faisant des symbioses la norme à partir de laquelle penser l'individu en développement, nous posons non seulement la question de la nécessaire refonte de l'ontologie et des outils existants pour penser l'individu, mais aussi celle des modèles à partir desquels les études en biologies du développement sont menées. Si la microbiologie nous informe de la diversité des interactions possibles entre les multicellulaires et les unicellulaires, il paraît nécessaire de repenser le privilège de la multicellularité en biologie du développement.

Et en effet, la plupart des manuels de biologie du développement se centrent sur les mécanismes développementaux des multicellulaires, laissant de côté la question de l'unicellularité. Il conviendra donc de s'interroger sur la pertinence du niveau des unicellulaires pour penser le développement : existe-t-il, à proprement parler, un développement chez les unicellulaires, mais aussi, si ces derniers sont impliqués dans un grand nombre d'associations avec d'autres organisme, existe-t-il un développement symbiotique, et, le cas échéant, quelles en sont les définition et conséquences sur le concept d'individu biologique<sup>1</sup> ?

Dès lors, s'il s'avère possible d'appliquer le concept de développement à des entités en deçà et au-delà des organismes multicellulaires standards, ne faut-il pas revoir les organismes modèles à partir desquels sont étudiés les processus développementaux<sup>2</sup> ? Peut-on envisager d'utiliser les protistes et les symbioses comme modèles ? Cette question nous renvoie donc à celle de la détermination des entités sur lesquelles peut porter le concept d'individu en développement.

L'une des conséquences des analyses précédentes est l'interrogation des entités auxquelles va s'appliquer le développement et l'étude des causes et modèles qui en découlent. Comme nous l'avons dit, la majorité des critères aujourd'hui disponibles pour définir l'individu biologique prend, *in fine*, pour fondement le niveau de l'organisme. Si certaines définitions envisagent la question des transitions, ou renvoient à des niveaux infra et supra organismaux<sup>3</sup>, il n'en reste pas moins que l'individu typique est souvent l'organisme multicellulaire standard, lequel représente qui plus est l'entité qui répond à la majorité voire la totalité des critères disponibles<sup>4</sup>.

---

<sup>1</sup> Peberdy JF (1980) *Developmental Microbiology*, Glasgow and London, Blackie; Love AC, Travisano M (2013) *op. cit.*

<sup>2</sup>*Ibid.*

<sup>3</sup> Buss L (1987) *op. cit.*; Maynard-Smith J, Szathmary E (1995) *op. cit.*

<sup>4</sup> Clarke E (2010) *op. cit.*

Or, si l'étude du développement ouvre à une prise en compte nécessaire et première des communautés et interactions, et si elle valorise le niveau de la microbiologie, il devient impératif de revoir le niveau de base, ou l'individu standard, à partir duquel l'individualité est envisagée.

## **Plan**

Ce travail s'attachera donc à analyser les points suivants :

- I. Il existe des difficultés portées par le concept d'individu biologique et la biologie du développement représente le moyen par lequel ces difficultés peuvent être résorbées. Toutefois, le concept de développement porte également des difficultés parfois similaires aux problèmes de l'individualité biologique : notamment, il véhicule des biais tels que le macrobiocentrisme, l'adultocentrisme, ou encore l'essentialisme, qui grèvent le concept d'individu en développement (chapitre 1).
  
- II. Pour dépasser ces difficultés, il est nécessaire d'investir la question de la causalité développementale. L'étude des causes du développement rejoue en outre les oppositions de l'intérieur et de l'extérieur ainsi que du statique et du dynamique, dualités dont il faut interroger la pertinence pour penser l'individu en développement. Une telle analyse doit passer par l'analyse critique des solutions qui ont été proposées pour dépasser ces dualismes (chapitre 2).
  
- III. Cette analyse critique s'opère sur deux fronts :
  - a. celui de l'intégration du milieu dans le concept d'individu du développement (chapitre 3),
  - b. celui de la question des frontières de l'individu en développement (chapitre 4).En analysant ces deux réponses épistémologiques au problème de la causalité développementale, nous en montrons à la fois les apports et les limites.
  
- IV. Dès lors, pour dépasser les limites soulignées, un questionnement à partir de la microbiologie et des interactions constitutives de l'individu en développement constitue un moyen plus pertinent pour dépasser ces dualismes et construire un concept d'individu en développement plus précis. Il s'agit alors de se demander s'il est possible de réformer les

théories existantes sur la base des analyses sur les interactions ou s'il faut plutôt appréhender ces questionnements à partir d'un nouveau cadre théorique fondé sur la complexité des interactions. Nous définirons un tel cadre théorique et les possibilités qu'il offre (chapitre 5).

V. Analyser les interactions constitutives de l'individu, c'est rendre nécessaire une pensée de la complexité. Nous interrogerons donc la pertinence d'une analyse systémique pour prendre en compte et discriminer les différentes ressources causales qui expliquent l'individu en développement ainsi que les interactions qui le constituent (chapitre 6).

VI. Enfin, sur la base de ces analyses, il devient nécessaire de définir les communautés comme la norme de l'individualité biologique. Dès lors, les modèles à partir desquels le développement est appréhendé doivent être réinterrogés à la lumière de la microbiologie et des apports qu'elle offre pour le concept d'individu en développement (chapitre 7).

L'objectif de cette thèse est ainsi de montrer que la biologie du développement est la voie privilégiée pour penser un concept d'individu plus précis et qui ne prenne pas l'organisme comme individu paradigmatique. Il s'agira alors de souligner que la manière dont a été conçu le développement jusqu'ici nécessite une refonte à partir de toutes les interactions et connexions qui le constituent, le développement représentant le moyen d'une prise en compte efficace de la richesse et de la diversité de la microbiologie. Nous soulignerons que la microbiologie doit constituer un modèle à partir duquel l'individu en développement peut et doit être pensé.

Pour ce faire, et répondre aux questionnements que nous avons posés ci-dessus, nous avons divisé notre travail en trois parties. La première consiste en une analyse critique des biais qui grèvent les concepts d'individu et de développement, au prisme des définitions partielles ou implicites par lesquels ils sont analysés. Dans la seconde partie, nous insistons sur la nécessité, pour sortir de ces biais, d'approcher le concept d'individu en développement par le biais d'une ontologie qui favoriserait le caractère dynamique de l'individualité. Nous montrons que cette approche, qui n'est pas nouvelle, peine à remplir le programme qu'elle se donne et n'est donc pas suffisante pour sortir complètement des biais que porte le concept d'individu en développement. Dans la troisième partie, nous proposons d'utiliser les outils de la microbiologie pour faire de l'individu paradigmatique les communautés formées, notamment, par les associations symbiotiques. Nous proposons alors une autre conception de la causalité du

développement ainsi que de nouveaux modèles permettant une définition inclusive de l'individu, non rivee à l'organisme.





**PARTIE I ANALYSE CRITIQUE DES  
CONCEPTS D'INDIVIDU ET DE  
DÉVELOPPEMENT**



# Chapitre 1. Les biais relatifs aux définitions des concepts de développement et d'individu

Le concept d'individu biologique est l'un des plus discutés dans la littérature actuelle. Cependant, il n'existe pas aujourd'hui de définition consensuelle à son sujet ; on a même énuméré jusqu'à quinze critères définitionnels. Nous montrons en outre que ce concept porte des biais – métaphysiques, méthodologiques et épistémiques – tels que le substantialisme, ou encore le macrobiocentrisme, qui s'enracinent entre autres dans une perception naïve de l'individu comme une entité close sur elle-même et qui excluent d'emblée d'autres entités telles que les communautés ou les associations symbiotiques par exemple. Si certains de ces biais ont trouvé des solutions dans la littérature contemporaine sur le sujet, il n'en reste pas moins que toute tentative de définition de l'individu est problématique. En outre, les écosystèmes par exemple sont exclus des définitions que l'on donne de l'individu, notamment parce que le critère évolutionnaire est prédominant dans les recherches menées sur le sujet. Nous soutenons, à partir de l'analyse de ces difficultés, qu'il faut prendre en compte l'ontogenèse, c'est-à-dire l'étude du développement de l'individu dans le temps et l'espace pour dépasser ces biais.

Toutefois, le concept de développement n'est pas lui-même sans difficultés. La question de sa définition n'est pas résolue et le concept porte ses propres biais qui conduisent notamment à une conception adultocentrée et macrobiocentrée du développement. De fait, si aucune définition consensuelle du développement ne semble exister non plus, il existe des définitions implicites qui entraînent, dans la pratique, une conception du développement centrée sur une limite temporelle : l'accès à la maturité sexuelle, et une limite spatiale : l'entité en développement étant conçue comme un organisme clos sur lui-même et dépendant, pour sa construction, de facteurs internes. Par là, la biologie du développement donne crédit à une conception de l'individu comme une substance figée. Nous tirons les conséquences de ces difficultés en soutenant qu'un dépassement de ces biais est nécessaire et possible et qu'il repose notamment sur une analyse critique de la causalité en biologie du développement.

## I. La nécessaire définition de l'individu biologique

Le concept d'individu biologique est problématique à différents égards. S'il est parmi les problèmes les plus discutés en biologie et philosophie de la biologie<sup>1</sup>, c'est entre autres parce qu'il est le lieu de nombreuses idées plus intuitives que réflexives. À cet égard, l'individu est un concept courant avant d'être un concept philosophique, métaphysique ou biologique. En outre, il souffre de nombreuses définitions implicites qui brouillent la saisie précise du concept et le renvoient à une conception essentialiste, qui considère l'individu comme une substance fixe, close sur elle-même et qui constitue l'un des biais les plus évidents des analyses sur le sujet.

Toute conception d'un terme ou d'une entité, même si elle semble simple ou générale, recouvre nécessairement une ou plusieurs conceptions ou définitions implicites, qu'elles soient fondées dans la pratique scientifique ou dans des intuitions. Ces définitions implicites provoquent également des biais dans la recherche et la théorie. Ainsi la fondation du concept d'individu sur l'intuition perceptive par exemple a-t-elle conduit à identifier l'individu à l'organisme et a-t-elle mis un frein à une définition plus fine du concept, pourtant essentielle au domaine de la biologie, tant du point de vue de la théorie que du point de vue de la pratique.

Ces biais impliqués par une définition implicite sont également à la base de la constitution de métaphysiques implicites, ou d'ontologies implicites, qui privent certains concepts de leur richesse théorique. Le concept d'individu est à ce titre très représentatif de la manière dont l'intuition ou la perception peuvent influencer la détermination d'un concept et d'une ontologie. C'est pourquoi il apparaît nécessaire non seulement de mettre au jour ces définitions implicites, mais également de déterminer quels critères peuvent être utilisés afin de circonscrire au mieux le concept d'individu, présent dans chacune des sous disciplines de la biologie et fondamental en biologie du développement.

Dans la perspective de définir les individus biologiques, une distinction est parfois soulignée entre biologie évolutionnaire et biologie non évolutionnaire (médecine, biologie du

---

<sup>1</sup> Sur cette question, voir Hull D (1978) A Matter of Individuality, *Philosophy of science*, vol. 45, n°3; Wilson J (1999) *Biological Individuality. The Identity and Persistence of Living Entities*, Cambridge, Cambridge University Press; Sober E (2000 (1993)), *Philosophy of Biology*, Boulder, Colorado, Westview Press, First ed. Oxford, Oxford University Press; Maynard-Smith J and Szathmary E (1995) *The Major Transitions in Evolution*, Oxford and New York, W. H. Freeman Spektrum; Michod RE (1997) Evolution of the individual, *The American Naturalist* 150, S5-S21 et (1999) *Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*, Princeton, Princeton University Press; Buss L (1987) *The Evolution of Individuality*, Princeton, Princeton University Press.

développement, immunologie, écologie, biologie moléculaire...)<sup>1</sup>. Si l'individu évolutionnaire a donné lieu à un grand nombre de recherches, les perspectives non évolutionnaires développent de plus en plus des critères d'individualité également, afin d'expliquer l'organisation des parties des individus, mais aussi l'intégration de leurs composants ou encore leur développement.

Du point de vue de la biologie de l'évolution, le concept d'individu est indispensable à plusieurs titres. Il faut en effet comparer le semblable avec le semblable – il paraît peu rigoureux, par exemple, de comparer un organisme avec une colonie. Les individus biologiques sont des entités/objets également indispensables pour l'ontologie, et pour les théories biologiques, dans la mesure où nous rencontrons la matière vivante sous la forme d'objets discrets, dont il faut définir le statut, les fonctions. Le concept joue notamment un rôle important, dans la biologie de l'évolution, en tant que porteur de la *fitness* et en tant qu'unité démographique. Il est ainsi nécessaire aux prédictions sur les processus sélectifs et notre capacité à comprendre l'évolution dépend alors de l'interprétation des individus comme points causaux de la sélection, en tant qu'interfaces entre les gènes et l'environnement<sup>2</sup>.

En plus de cette définition, certains auteurs argumentent qu'à côté d'un concept d'individu évolutionnaire, nous avons besoin d'un concept séparé, non évolutionnaire qui pourrait inclure des unités physiologiques comme les symbioses<sup>3</sup>. Il s'agit alors de montrer l'importance du concept pour des disciplines comme la médecine, l'écologie, l'immunologie ou encore le développement.

Toutefois, cette définition n'est pas sans poser certains problèmes, ainsi que nous l'avons montré dans l'introduction de ce travail. En outre, nous voulons souligner qu'elle est marquée par deux significations fortes, héritées de la métaphysique et qui tiennent pour fondamentales les équations entre l'individu et la substance d'une part, et l'individu et l'organisme d'autre part.

## I. A. L'individu comme substance

---

<sup>1</sup> Clarke E (2010) The Problem of Biological Individuality, *Biological Theory*, 5: 312-325.

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> Clarke E, Okasha S (2013) Species and Organisms: what are the problems? In Bouchard F, Huneman P (eds) (2013) *From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality*, MIT Press. Dupré J and O'Malley M (2009) Varieties of living things: Life at the intersection of lineage and metabolism, *Philosophy & Theory in Biology*, 1; Pradeu T (2007) *L'immunologie et la définition de l'identité biologique*, Thèse pour l'obtention du grade de docteur en philosophie, Paris, et (2010) What is an organism? An immunological answer, *History and Philosophy of the Life Sciences* 32: 247-268.

Ainsi que nous l'avons montré dans l'introduction, le concept d'individu renvoie à une entité que l'on peut désigner par une référence démonstrative (cet individu), qui est séparable, qui peut être comptée et qui possède des frontières spatiales claires ainsi qu'une identité permettant de le reconnaître malgré les changements qui surviennent dans le temps<sup>1</sup>. Le concept d'individu, dans son aspect métaphysique, contient des présupposés qui le rendent problématique. Aussi les métaphysiciens qui veulent donner une définition de l'individu prennent-ils presque tous l'organisme comme individu paradigmatique<sup>2</sup>. L'organisme représente en effet une entité définie par des frontières spatiales et temporelles claires (peau, membrane, naissance, mort), ainsi que des constituants physiques cohérents et manifestant une continuité certaine<sup>3</sup>. Cette définition intuitive alimente en outre l'idée, héritée entre autres des philosophies aristotélicienne et leibnizienne<sup>4</sup>, selon laquelle l'individu paradigmatique serait une substance fixe, close sur elle-même. Or, si cette équation entre individu et substance n'est pas formulée de manière explicite dans la littérature actuelle sur l'individu biologique, elle reste une idée sous-jacente, dont il convient d'examiner les racines.

### **I. A. 1. L'héritage aristotélicien**

L'idée d'une substance autonome close sur elle-même provient de la définition métaphysique de l'individu telle qu'on la trouve dans l'histoire de la philosophie. Pour Aristote notamment, c'est dans une doctrine de la génération des êtres que se trouve le problème de la détermination de ce qu'est un individu, un être par soi<sup>5</sup>. Dans ce contexte, la substance désigne l'être dans sa singularité irréductible ainsi que l'essence de cet être. Dans la *Métaphysique*, le problème d'Aristote est alors de définir si c'est la forme ou la matière qui composent et définissent la substance. Or, Aristote définit la forme comme le vrai principe de détermination de la matière. Le meilleur candidat au statut de substance est alors le composé de forme et de matière, en tant que la première détermine la seconde.

---

<sup>1</sup> Chauvier S (2008) Particuliers, individus et individuation, in Ludwig P et Pradeu T (dir.) *L'individu. Perspectives contemporaines*, Paris, Vrin, p. 11-35.

<sup>2</sup> Ainsi Aristote qui, explicitant la notion de substance première (« ce qui à la fois ne se dit pas d'un certain sujet et n'est pas dans un certain sujet » Cat. II a 11) l'illustre par le cas du cheval individuel ou de l'homme individuel ; voir aussi Hull DL (1978) *op. cit.* « De Socrate et Platon à Kripke et Putnam, les organismes ont été des exemples paradigmatiques de substances premières, particuliers et/ou individus », p.338.

<sup>3</sup> Hull DL (1978) *op. cit.*

<sup>4</sup> Aristote, *Métaphysique*, Paris, Vrin, 1991 ; Leibniz GW (1714) *Monadologie*, Paris, Gallimard, 2004.

<sup>5</sup> Aristote, *Métaphysique*, A, 1071a20, Paris, Vrin, 1991.

La question de la détermination de la substance intervient également chez Aristote, et plus spécifiquement dans les *Parties des animaux*, dans le cadre plus général de la pensée du vivant. Ainsi, selon Aristote, l'organisme est l'individu par excellence, ce qui renvoie l'individualité à la substance. C'est donc à travers une ontologie substantialiste qu'Aristote entend résoudre la question de la définition de l'individu dans les sciences du vivant. Il s'agit alors de rendre intelligible l'individu, mais aussi le changement qui caractérise le vivant. Néanmoins, l'exigence d'intelligibilité chez Aristote le conduit à considérer qu'il n'y a de science que du général<sup>1</sup>. La définition des substances n'est donc pas accessible à l'entendement humain fini : il n'y a de science que du nécessaire, et l'individu est clairement un être contingent. L'héritage aristotélicien de la question métaphysique de l'individu, et plus spécifiquement de l'individu biologique, implique donc que l'individu ne peut se concevoir qu'à travers la substance.

## **I. A. 2. La monade comme substance singulière.**

C'est sur les bases de cette définition que le concept d'individu semble ensuite avoir évolué. Ainsi Leibniz, à la suite d'Aristote, établit la notion de « substance individuelle »<sup>2</sup> et montre qu'être, c'est être un, c'est-à-dire un individu. Chaque substance individuelle est une « substance singulière »<sup>3</sup>. La singularité est la vérité de l'individualité. Aussi selon Leibniz ne suffit-il pas d'être un pour être : il faut être une unité originaire, absolue et unique.

Dans son *Discours de métaphysique*, Leibniz donne une définition logique de la substance, en tant que sujet des prédicats, sujet qui lui-même n'est jamais prédicat et montre que, eu égard à l'être, ce sujet est la substance une et la même qui produit ses attributs. Ce qui définit la singularité est alors la notion complète, qui fait que les prédicats de l'individualité sont bien les siens.

La monade est à ce titre l'être véritable en tant qu'elle comprend en soi sa propre multiplicité déterminée. La monade est alors une substance simple qu'il faut poser pour rendre raison du composé<sup>4</sup>. L'individu monadique est simple, donc indivisible en parties, sans figure ni étendue. Chaque individu, chaque monade, est une intériorité autarcique et comme telle une

---

<sup>1</sup> Aristote, *Parties des animaux*, 642b5, Paris Librairie Générale Française, 2011.

<sup>2</sup> Leibniz GW (1686) *Discours de métaphysique*, Art. 8, Paris, Gallimard, 2004.

<sup>3</sup> *Ibid*, art. 9.

<sup>4</sup> Leibniz GW (1714) *Monadologie*, Paris, Gallimard, 2004.

expression singulière de l'univers : il n'existe pas d'individus indiscernables et « les monades n'ont point de fenêtres »<sup>1</sup>, si bien qu'un individu n'a pas besoin de faire fond sur un autre, il persiste lui-même sans dépendance à l'égard d'un autre.

Aussi, si la question de la définition de l'individu biologique semble aujourd'hui plus fondée dans ce que la pratique de la biologie nous en dit que dans une conception métaphysique, il n'en reste pas moins que la tradition substantialiste, en tant qu'elle donne du crédit à une conception perceptive de l'individualité, reste présente dans la définition implicite que la biologie donne de l'individu. En effet, dans ce contexte, l'organisme constitue l'individu paradigmatique et la perception devient ainsi le fondement d'une ontologie qui, en prenant en compte la substance fixe, peine à penser le processus d'individuation, c'est-à-dire la variation dans le développement de l'individu.

## **I. B. L'organisme comme individu typique**

La définition de l'individu comme substance est ainsi liée à la conception de l'organisme comme individu typique. L'organisme est en effet intuitivement et fonctionnellement ce qui possède une unité, une autonomie et des frontières aisément reconnaissables, et ce, quel que soit le domaine dans lequel il est envisagé.

Ainsi, dans une conception phénoménale ou perceptive de l'individu, on considère qu'il est aisé de reconnaître les individus parce qu'ils correspondent à ce que le sens commun voit. Une conception fonctionnelle quant à elle considère l'organisme comme individu typique parce qu'il est une unité fonctionnellement intégrée, changeante et constituée d'éléments causalement interconnectés<sup>2</sup>. Dans l'approche fonctionnelle, le concept d'organisme et sa définition sont essentiels : la physiologie, et avec elle la médecine, offrent une analyse des fonctionnements physique, organique et biochimique du vivant. Enfin, dans le domaine de l'évolution et dans la littérature sur les unités de sélection, un individu est une entité sur laquelle la sélection peut agir comme sur un tout, l'organisme représentant là aussi une unité de sélection aisément repérable<sup>3</sup>.

Or, si l'organisme et, *a fortiori*, l'organisme multicellulaire, est considéré comme l'individu paradigmatique dans ces différents domaines, cette définition ne va pas sans poser

---

<sup>1</sup> Leibniz GW (1714) *op. cit.* §7

<sup>2</sup> Wilson J (2000) Ontological butchery: organism concepts and biological generalizations, *Philosophy of Science*, Vol. 67: 301-311.

<sup>3</sup> Prévot K (2014) Organisme et individu, in Hoquet T et Merlin F (eds) *Précis de philosophie de la biologie*, Paris, Vuibert.



certaines problèmes qu'une analyse plus approfondie permet de mettre au jour. C'est le cas notamment en biologie de l'évolution, où le concept d'individu, hautement problématique, a donné lieu à de nombreuses interrogations. Il s'est agi de montrer en quoi les deux équations mentionnées posent problème et de trouver des solutions, dont nous présentons, dans la section suivante, les caractéristiques et les limites.

## **I. C. Les difficultés posées par ces définitions et les solutions proposées**

C'est notamment dans le cadre de la biologie évolutionnaire que les difficultés inhérentes à la définition de l'individu biologique ont été d'abord soulignées. En effet, la majeure partie des tentatives de définition de l'individualité biologique se place dans le cadre de l'évolution et cherche à expliquer l'individu dans le contexte de la sélection naturelle.

### **I. C. 1. Une individualité hiérarchique**

Ainsi, dans le cadre d'une réflexion sur l'individu évolutionnaire, le philosophe David Hull établit-il une distinction entre répliqueur et interacteur<sup>1</sup>. Selon lui, deux entités sont impliquées dans le processus de sélection : une qui « transmet sa structure largement intacte dans des répliques successives » (répliqueur), et une qui « interagit comme un tout cohésif avec son environnement » (interacteur), de sorte que cette interaction est la cause du caractère différentiel de la réplique<sup>2</sup>. La sélection renvoie davantage aux causes, c'est-à-dire qu'elle est une sélection de traits de l'entité, de ce qui dans l'entité la rend apte à être sélectionnée. Or, il n'est pas si sûr que l'organisme individuel soit le seul objet de la sélection. On peut alors réévaluer à quel niveau se situe l'individu. En effet, le concept peut faire référence à plusieurs niveaux dans la hiérarchie biologique, comprenant des entités biologiques aussi différentes qu'un gène, un réseau de gènes, un génome, une cellule, un organisme, un groupe, une colonie...

Aussi une espèce par exemple, peut-elle posséder le statut ontologique d'un individu<sup>3</sup>. Ce statut d'individu se comprend du fait que l'espèce est considérée comme une unité

---

<sup>1</sup> Hull DL (1998) *Science as a process: An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*, The University of Chicago Press.

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> Hull DL (1978) *op. cit.*

d'évolution et non de classification. L'espèce biologique n'est pas une classe logique. Une classe a des instances, or l'espèce biologique a des parties. *Homo sapiens* par exemple n'est pas une réalité abstraite instanciée par des êtres individuels, c'est une entité collective singulière. La relation organisme/espèce se définit, dans ce contexte, comme une relation partie/tout et non membre/classe. En effet, pour Hull, une classe a un nom commun alors que l'espèce a un nom propre. Il est de plus difficile de donner à l'espèce des attributs universels et uniques<sup>1</sup>. Selon Hull, même si Darwin a permis une avancée en tenant une position nominaliste sur l'espèce, il garde encore la conception essentialiste de la définition qui conduit à trois postulats, également présents lorsqu'il s'agit de définir l'individu :

- a. Des formes existent,
- b. La tâche de la taxinomie comme science est de repérer des essences,
- c. Une définition doit être de type essentialiste.

Or, pour Hull, il n'y a pas de définition essentialiste de l'espèce dans la mesure où il n'y a pas de trait stable et universel : tout trait peut disparaître chez un membre futur de telle espèce.

Aussi affirme-t-il que les espèces sont des entités généalogiques et qu'il n'y a pas de différence entre l'organisme et l'espèce au niveau des plans : fission et fusion caractérisent les deux. L'argument de l'unité de l'évolution conduit Hull à dire que les espèces sont des individus car elles sont des lignées particulières dans lesquelles chaque nouveau membre est une copie de ses prédécesseurs. La reproduction implique que les générations d'une espèce soient liées causalement. Un organisme appartient alors à une espèce parce qu'il est une partie d'une lignée singulière et non parce qu'il a des traits qualitatifs particuliers<sup>2</sup>.

Par cette réflexion, Hull ouvre la voie vers une conception de l'individualité qui ne soit pas cantonnée à l'organisme seul. Il détermine une construction hiérarchique de l'individualité comme unité de sélection<sup>3</sup>. Aussi, si l'organisme reste souvent, dans cette conception, un individu privilégié, d'autres niveaux peuvent être pris en compte légitimement. Et de fait, la conception évolutionnaire de l'organisme a rendu possible l'émergence d'une nouvelle ontologie, dans laquelle le monde n'est pas seulement composé des organismes tels que nous les percevons. Elle s'est donc confrontée à l'ontologie reposant sur le sens commun.

L'approche évolutionnaire de l'individu biologique a donc permis de montrer que le concept est avant tout hiérarchique et peut s'appliquer à différents niveaux du réel. Elle a de ce

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Hull DL (1998) *op. cit.*

<sup>3</sup> Buss L (1987) *The Evolution of Individuality*, Princeton University Press; Gould SJ (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*, Harvard University Press.

fait ouvert la voie vers une prise en compte d'entités qui ne semblent pas, intuitivement en tout cas, constituer des individus.

## **I. C. 2. Intégrer des entités qui se situent en deçà et au-delà de l'organisme**

En effet, la plupart des entités que l'on prend en compte en biologie ne possèdent pas les critères définitionnels de base de l'individu, c'est-à-dire de frontières spatio-temporelles clairement délimitées. Les biologistes et philosophes s'intéressent aujourd'hui à des entités dont la définition est encore moins claire, telles que des colonies, des entités dont les cycles de vie les conduisent à adopter des formes et comportements différents, ou encore des écosystèmes.

Les organismes non vertébrés par exemple, ou encore les plantes, ne sont pas aussi « individués », au sens d'une individuation perceptive, que les vertébrés. C'est par exemple le cas de certaines méduses, comme la galère portugaise, qui, si elle apparaît comme un individu – dans la mesure où chacune ressemble à une méduse avec un corps, des tentacules, etc. – est en réalité souvent vue comme une colonie d'organismes, appelée siphonophore, qui s'unissent temporairement, qui possèdent chacun une tâche propre, et qui ont un cycle de vie indépendant<sup>1</sup>. Un autre exemple, chez les végétaux cette fois, est celui des peupliers faux-trembles<sup>2</sup>. Chaque peuplier pourrait être considéré comme un individu mais ils sont si génétiquement identiques que beaucoup de biologistes suggèrent de considérer chaque forêt entière de peupliers faux-trembles génétiquement identiques comme un seul individu. Ces entités sont difficilement pensables dans une perspective dans laquelle la localisation ainsi que les frontières spatio-temporelles sont un critère déterminant pour penser l'individu.

Or, cet intérêt croissant pour des entités qui ne semblent pas représenter, traditionnellement, des individus, n'est pas nouveau : l'idée d'un individu polymorphe existe déjà au XIX<sup>e</sup> siècle, dans les travaux de Rudolpf Leuckhart notamment<sup>3</sup>, qui prennent en compte non seulement les différences de morphologies au sein du cycle d'une même entité, mais aussi

---

<sup>1</sup> Pradeu T (2008) Qu'est-ce qu'un individu biologique ? In in Ludwig P et Pradeu T (dir.), *op. cit.*

<sup>2</sup> Bouchard F (2009) La *fitness* au-delà des gènes et des organismes, in Heams T, Huneman P, Lecointre G, Silberstein M (dir.) (2009) *Les Mondes Darwiniens*, Paris, Editions Syllepse, p. 285-303.

<sup>3</sup> Leuckart R (1851) *Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung der Arbeitstheilung in der Natur. Ein Beitrag zur Lehre vom Generationswechsel*. Giessen: Ricker.

les relations entre le tout et les parties permettant d'expliquer les différentes formes que peuvent revêtir les individus biologiques<sup>1</sup>.

Cette ouverture a conduit les chercheurs à mettre en place une multiplicité de critères définitionnels pour penser l'individualité, dont l'unité est difficile à déterminer. Chacun d'eux met ainsi en avant des caractéristiques précises permettant de reconnaître l'individualité mais, ce faisant, laisse nécessairement de côté une série d'exceptions que le critère ne peut englober. Comme mentionné précédemment, on trouve près de quinze critères pour définir l'individu, tels que la reproduction, l'homogénéité génétique, l'adaptation, etc.<sup>2</sup>. La philosophe Ellen Clarke tente d'appliquer tous ces critères à différentes entités, telles une bactérie ou une colonie d'insectes par exemple. Chacune des entités répond à certains critères, mais non à d'autres et il est difficile voire impossible de répondre à tous les critères en même temps. Une colonie d'insectes n'a pas toujours de frontières spatiales clairement définies par exemple, mais peut répondre au critère d'adaptation. Un mammifère semble quant à lui s'approcher de l'individu typique dans la mesure où peuvent lui être appliqués une majorité de critères (adaptation, sélection, reproduction, frontières spatiales claires...)<sup>3</sup>.

Dans ce contexte, certains auteurs – monistes – donnent la priorité à un critère ou un ensemble de critères<sup>4</sup>, alors que les pluralistes divisent la catégorie en plusieurs genres. Parmi les pluralistes disjonctivistes par exemple, Jack Wilson avance que l'individu fonctionnel se recoupe parfois avec l'individu génétique, alors que dans des cas de transplantation ils se séparent<sup>5</sup>. Les éliminativistes argumentent quant à eux en la défaveur d'un concept d'organisme<sup>6</sup>, là où d'autres cherchent à réconcilier les critères<sup>7</sup>. Clarke essaie quant à elle de réconcilier le monisme et le pluralisme en soulignant que les différents critères constituent des voies spécifiques selon les lignées pour atteindre ou maintenir l'individualité<sup>8</sup>.

---

<sup>1</sup> Nyhart LK, Lidgard S (2011) Individuals at the Center of Biology: Rudolf Leuckart's Polymorphismus der Individuen and the Ongoing Narrative of Parts and Wholes. With an Annotated Translation, *J Hist Biol*, 44: 373.

<sup>2</sup> Clarke E (2011) *op. cit.*

<sup>3</sup> *Ibid.*

<sup>4</sup> Huxley TH (1852) Upon animal individuality, *Proceedings of the Royal Institute of Great Britain* 11: 184–189; Janzen DH (1977) What are dandelions and aphids? *American Naturalist* 111: 586–589; Buss L (1987) *The Evolution of Individuality*, Princeton, NJ, Princeton University Press; Maynard Smith J and Szathmari E (1995) *The Major Transitions in Evolution*, New York: Freeman; Pradeu T (2010) What is an organism? An immunological answer, *op. cit.*

<sup>5</sup> Wilson J (1999) *Biological Individuality: The Identity and Persistence of Living Entities*, Cambridge, Cambridge University Press.

<sup>6</sup> Wilson J (2000) Ontological butchery: Organism concepts and biological generalizations, *Philosophy of Science* 67: 301–311.

<sup>7</sup> Clarke E, Okasha S (2013) *op. cit.*

<sup>8</sup> Clarke E (2013) *op. cit.*

La multiplication des critères d'individualité, si elle est la marque d'une prise en compte d'entités de plus en plus diverses et si elle montre l'insuffisance d'une définition centrée sur l'organisme ou la substance, tant la nature comporte d'autres entités qui ont un rôle théorique à jouer, pose plusieurs problèmes. Tout d'abord, et ainsi que nous avons vu, elle manque d'unité et la hiérarchisation des critères est difficile. Ensuite, elle ne parvient pas totalement à sortir des deux travers que nous avons mentionnés et qu'elle vise. Nous prenons, dans la section suivante, l'exemple de certains des critères répertoriés par Clarke et montrons les difficultés qui leurs sont attenantes.

### I. C. 3. Les problèmes persistants

Parmi les critères proposés par les chercheurs se trouvent des critères évolutionnaires, tels que l'adaptation. Or, une conception évolutionnaire de l'individu, même si elle est multi-niveau, ne permet pas de prendre en compte toutes les entités qui pourraient représenter de bons candidats à l'individualité biologique, comme les communautés ou encore les écosystèmes. En effet, certaines entités sont considérées comme étant en transition, d'autres incluent des éléments abiotiques qui semblent rendre difficile leur prise en compte comme individus biologiques, d'autres encore passent par des formes alternatives qui rendent problématique leur délimitation.

De même, le critère des mécanismes de surveillance, qui vise à traiter le problème de la coopération au sein des communautés<sup>1</sup> en réduisant la probabilité des « tricheurs » permet de dépasser le niveau de l'organisme en développant l'idée d'une coopération entre les membres du groupe étudié. Il reste toutefois un critère fondé *in fine* sur l'évolution, c'est-à-dire la capacité, pour la coopération, à être sélectionnée comme étant plus « avantageuse » que la compétition. À ce titre, ce critère laisse de côté les éléments sur lesquels la sélection n'opère pas, et ne prend pas en compte, par exemple, les écosystèmes dans leur ensemble.

Certains des critères d'individualité proposés s'efforcent de trouver une définition qui ne soit pas seulement, ou pas d'abord, un critère fondé sur l'évolution. C'est le cas notamment

---

<sup>1</sup> Buss L (1983) Evolution, development, and the units of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 80: 1387; Boyd R, Richerson PJ (1992) Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups, *Ethology and Sociobiology* 13(3): 171–195 ; Frank SA (1995) Mutual policing and repression of competition in the evolution of cooperative groups, *Nature* 377: 520–522 ; Michod RE, Nedelcu AM (2003) On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality, *Integrative and Comparative Biology* 43(1): 64–73; Okasha S (2006) *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford, Oxford University Press.

du critère immunologique, suggéré par Ilya Ilitch Metchnikoff dans les années 1870, et repris par Frank M. Burnet en 1969, qui souligne que le système immunitaire définit un soi immunologique par lequel l'organisme rejette ou accepte des entités qui lui sont d'abord extérieures. Thomas Pradeu reprend, en la raffinant et la renouvelant, une conception du soi immunologique par le biais d'une théorie de la continuité qui ne repose pas entièrement sur les gènes d'une part et qui donne un nouveau critère d'immunogénicité, dans lequel l'individu est défini comme l'unité représentée par l'intégration de facteurs endogènes et exogènes d'autre part<sup>1</sup>. À ce titre, l'identité génétique n'est plus un facteur déterminant de l'identité individuelle, ni même de son unicité et ce qui compte sont les mécanismes par lesquels l'intégration de l'hétérogène est rendue possible. Ainsi, le critère immunologique ne repose pas d'abord sur la sélection naturelle, ce qui ne signifie pas pour autant que les deux soient exclusifs l'un de l'autre. Toutefois, si cette définition ouvre à la prise en compte d'entités qui ne soient pas des organismes (unicellulaires ou super-organismes<sup>2</sup>), le niveau de l'organisme reste un niveau typique de l'individualité d'une part, et le critère n'ouvre pas non plus à la prise en compte d'entités plus larges tels que les écosystèmes d'autre part.

## **I. D. Le dépassement des difficultés par l'étude du développement de l'individu**

Dans ce contexte, nous avançons que le développement constitue un moyen plus précis pour repenser l'individualité biologique. La biologie du développement nous informe sur la manière dont un individu se développe, mais elle manifeste également les processus causaux qui expliquent ce développement, soulignant ainsi les différents facteurs qui participent de l'individualité. Ce faisant, le développement nous informe sur ce qui fait l'unité de l'individu, mais également sur ce qui fait son unicité. Connaître les étapes du développement, c'est être en mesure de déterminer les raisons et les processus qui ont conduit à la formation d'une structure ou encore d'un organe par exemple et donc pouvoir analyser ce qui rend l'individu un et ce qui le rend unique. De plus, le développement est le processus par lequel l'unicité du vivant se

---

<sup>1</sup> Pradeu T (2010) *op. cit.*; Pradeu T, Carosella ED (2006) On the definition of a criterion of immunogenicity, *Proceedings of the National Academy of the Sciences USA* (PNAS), 103(47): 17858-61.

<sup>2</sup> Pradeu T (2013) Immunity and the emergence of individuality, in F. Bouchard and P. Huneman (eds.) *From Groups to Individuals: Perspectives on Biological Associations and Emerging Individuality*, Cambridge, MA, MIT Press.

constitue à travers le temps. Par là, il pose également la question des frontières spatiales et temporelles de ce dernier.

De fait, parce qu'il est l'étude des causes qui expliquent la formation d'un individu, le développement doit tenir compte de tous les paramètres qui entrent dans la constitution de l'individualité biologique. Il est donc une voie intégrative par laquelle il est possible de réunir tous les facteurs explicatifs de l'individualité, de les hiérarchiser et d'ouvrir à des éléments qui ne soient pas impactés directement par la sélection naturelle. En effet, la biologie du développement étudie la formation même de l'individu et elle offre les moyens d'une prise en compte de tous les paramètres, endogènes, exogènes, biotiques ou abiotiques, qui le constituent. Un critère développemental de l'individu biologique apparaît ainsi comme un outil précis pour déterminer ce qui participe ou non de la formation de l'individu, et ainsi pouvoir discriminer entre les causes nécessaires et les facteurs secondaires ou non essentiels de la constitution de l'individu. Le développement représente à ce titre une voie qui, si elle n'est pas incompatible avec les critères évolutionnaires, ne s'y réduit toutefois pas. De plus, si le développement s'applique aux organismes, il n'en fait pas des individus typiques pour autant, puisqu'il ouvre à une détermination des interactions constitutives de l'individu, qu'elles incluent des associations avec d'autres entités ou encore avec des facteurs environnementaux.

Toutefois, une telle détermination du développement comme approche pertinente du concept d'individu nécessite de définir le développement lui-même. Nous interrogerons, dans la section suivante, la possibilité d'une telle définition d'une part, et les problèmes qu'elle pose d'autre part.

## **II. Les difficultés et ambiguïtés sémantiques autour du concept de développement**

Traditionnellement, la question de l'ontogénèse et du développement est posée de la manière suivante : comment une seule cellule, l'œuf fécondé, peut-elle donner naissance à un organisme multicellulaire, dans lequel une multiplicité de types cellulaires est organisée en tissus et organes en vue de construire un corps en trois dimensions<sup>1</sup> ? L'embryologie est donc une science qui lie l'œuf fécondé à l'adulte, c'est la science du devenir de l'individu.

Toutefois, l'analyse du concept de développement montre que son sens ne va pas de soi. Il existe une ambiguïté dans la définition du concept due à une absence de définition claire.

---

<sup>1</sup> Gilbert SF (2006) *Developmental Biology*, Sinauer Associates, Sunderland, MA (first ed 1985).

L'objectif de la section suivante est ainsi de déterminer les ambiguïtés du concept. Nous montrerons notamment que la définition du développement fait face à quatre difficultés : celle de la trop grande généralité du concept, celle des mécanismes qui composent le développement, celle de l'adultocentrisme et enfin celle du macrobiocentrisme.

## **II. A. La généralité du concept de développement : une définition impossible ?**

Le terme de développement est problématique dans la mesure où sa définition n'est pas claire d'une part, ni précisément interrogée d'autre part. En effet, si la biologie du développement est un domaine dans lequel il existe des analyses précises et spécifiques des phénomènes développementaux, il n'en reste pas moins que la question de la manière dont le développement doit être défini n'est pas résolue, voire n'est pas systématiquement posée<sup>1</sup>.

Cette seconde section, en abordant le problème de la définition du développement, fait état d'un travail collectif mené au sein d'un groupe de travail sur le développement. Les analyses présentées ici ont fait l'objet d'une publication commune qui traite la question de savoir s'il est possible et souhaitable de définir le développement<sup>2</sup>.

### **II. A. 1. Une définition vague**

L'étude de la littérature en biologie du développement montre que la question de la définition du développement est plus ambiguë qu'il n'y paraît<sup>3</sup>. En effet, il semble au premier

---

<sup>1</sup> Voir Pradeu T, Laplane L, Prévot K, Hoquet T, Reynaud V, Fusco G, Minelli A, Orgogozo V, Vervoort M (2016), Defining 'development', *Current Topics in Developmental Biology*, 117, 171-183, special anniversary issue edited by Paul Wassarman. Dans leur article, Pradeu et collègues montrent, d'après un questionnaire envoyé aux contributeurs du numéro spécial dans lequel l'article s'inscrit, qu'aux questions « pensez-vous qu'il soit important, pour votre travail de scientifique, de définir le développement ? » et « comment la notion de développement devrait-elle être définie selon vous ? », 13 biologistes, soit 54% des participants considèrent qu'il n'est pas nécessaire de définir le développement, là où 11 considèrent l'exact opposé à cette réponse. Qui plus est, les différentes propositions de définition faites par les biologistes interrogés parviennent difficilement à une définition consensuelle du développement et des mécanismes qui s'y rattachent.

<sup>2</sup> Je remercie Thomas Pradeu, à l'initiative du projet, ainsi que les autres membres du groupe : Thierry Hoquet, Lucie Laplane, Virginie Orgogozo, Valentine Reynaud et Michel Vervoort. Sur la pertinence et la possibilité d'une définition du développement, voir

<sup>3</sup> Pour une analyse de la pertinence ou non de définir le concept de développement, ainsi que diverses propositions de définitions, voir Pradeu T *et al.* (2016), *op. cit.*



abord que la plupart des biologistes s'accordent à penser que le développement peut se définir relativement aisément. L'idée que les mécanismes développementaux exposés dans les manuels de développement suffisent à une définition du terme est relativement admise au sein de la communauté scientifique. Nous verrons toutefois que cet accord est seulement un consensus de surface.

De plus, au-delà d'un inventaire de différents mécanismes impliqués dans le développement, une définition générale du concept est encore plus difficile à trouver. Et de fait, il existe par exemple un biais dans la plupart des manuels de biologie du développement qui consiste en l'analyse plus approfondie du développement animal au détriment du développement végétal. Ce type de biais, couplé à la pratique de la biologie du développement – qui consiste en une analyse de mécanismes précis dans laquelle les chercheurs étudient un mécanisme particulier et non le développement général de l'individu étudié – renvoient le concept de développement à une généralité théorique, qui, si elle peut présenter des avantages, constitue également un obstacle à la saisie du développement et *a fortiori* de l'individu.

Cette généralité du concept pourrait provenir, pour une part, de l'étymologie commune des termes évolution et développement. En effet, les changements qu'a subi le concept de développement sont liés au sens du concept même d'évolution. Au XVIII<sup>e</sup> siècle, le terme évolution fait écho à la théorie de la préexistence<sup>1</sup> en développement. L'étymologie du terme renvoie en outre à l'action de se dérouler, qui coïncide avec l'idée d'un développement de type préformationniste soulignant que les processus se déroulent, se déplient<sup>2</sup>. La fin du XVIII<sup>e</sup> siècle et le début du XIX<sup>e</sup> siècle marquent le déclin de la préexistence et, conjointement, du terme « évolution ». Le sens du terme se modifie alors : le terme évolution devient plutôt synonyme de développement embryonnaire au sens général et non plus de préexistence. Se dessine alors l'image de quelque chose qui se déroule de manière déterminée. À ce titre, le latin *evolutio* signifie « action de dérouler » signification qui se retrouve d'ailleurs dans de nombreuses langues<sup>3</sup>, comme en allemand où le terme *Entwicklung* peut se traduire à la fois par évolution et par développement.

À partir de là, l'idée de développement, relativement large, englobe de multiples mécanismes qui expliqueraient le déroulement de certains processus. Or, on peut légitimement

---

<sup>1</sup> Nous revenons sur le concept de préexistence ainsi que sur celui de préformation dans le chapitre 2.

<sup>2</sup> Burian RM, Thieffry D (eds.) (2000) From Embryology to Developmental Biology, *History and Philosophy of the Life Sciences*, Special Issue, (3).

<sup>3</sup> Lewontin RC (2000) *The Triple Helix: gene, organism and environment*, Harvard University Press, Cambridge, MA, p.5.

se demander si cette généralité ne peut pas constituer un avantage plutôt qu'une contrainte, pour l'usage du concept, ce qui rendrait la définition du développement peu souhaitable.

## II. A. 2. Les avantages d'un sens général du concept

Le flou relatif autour de la notion de développement pourrait en effet avoir des conséquences bénéfiques sur la recherche et ses possibilités. À l'instar de ce que Susan Leigh Star et James R. Griesemer nomment des objets-limite (*boundary objects*)<sup>1</sup>, il est possible d'affirmer que le développement est un concept-limite, c'est-à-dire un concept utilisé par différentes communautés et dans des contextes hétérogènes. Cette caractéristique du concept pourrait ainsi justifier le nécessaire maintien d'un flou autour de sa définition, la flexibilité devenant alors la condition de possibilité de la communication entre des communautés hétérogènes.

Qui plus est, l'indétermination de la définition du développement pourrait en fait participer de l'idée selon laquelle il y aurait un intérêt heuristique à maintenir une définition vague du terme. Les historiens des sciences montrent à ce titre que la science travaille souvent autour de concepts relativement indéterminés, non définis précisément. C'est notamment le cas de Thomas Kuhn qui, dans *La Structure des révolutions scientifiques*<sup>2</sup>, avance l'idée selon laquelle le flou conceptuel, relativement répandu dans le domaine de la science, ne constitue pas un obstacle à la pratique scientifique courante. En outre, dans le domaine du développement, il est intéressant de constater que la pratique quotidienne consiste dans la détermination et la compréhension de mécanismes précis à l'œuvre dans des stades déterminés et circonscrits du développement. Si l'exercice de définition du concept de développement peut rester intéressant, il semble, dans ce cas, ne pas influencer directement l'expérimentation, qui reste la pratique centrale en biologie du développement.

---

<sup>1</sup> Star SL, Griesemer JR (1989) Institutional Ecology, "Translation" and Boundary Objects: Amateurs and Professionals in Berkeley's Museum of Vertebrate Zoology, 1907-39, *Social Studies of Science*, vol. 19, Issue 3, p. 393: "Boundary objects are objects that are both plastic enough to adapt to local needs and the constraints of the several practices employing them, yet robust enough to maintain a common identity across sites. They are weakly structured in common use, and become strongly structured in individual-site use. These objects may be abstract or concrete. They have different meanings in different social worlds but their structure is common enough to more than one world to make them recognizable, a means of translation".

<sup>2</sup> Kuhn TS (1983) *La Structure des révolutions scientifiques*, Flammarion, coll. « Champs », 1983 (1re éd. 1962, révision 1970).

De plus, loin de constituer un obstacle à la pratique scientifique, l'indétermination des concepts, ou tout au moins de certains d'entre eux, pourrait même s'avérer fructueuse, dans la mesure où elle rendrait possible l'ouverture de la science à de nouvelles données. Aussi la généralité d'un concept rendrait-elle possible la malléabilité des frontières entre différents domaines de la science, permettant notamment une meilleure communication entre ces domaines ainsi qu'entre les scientifiques<sup>1</sup>. Une précision accrue dans la détermination des concepts entraînerait, selon cette idée, une difficulté à réunir des applications diverses du concept, et contribuerait au repli sur soi des disciplines et domaines d'application. À cette idée s'ajoute celle selon laquelle la plasticité des concepts permet l'adaptation de la science à de nouveaux besoins et de nouvelles applications.

À titre d'exemple en biologie du développement, le concept d'information de position semble avoir tiré son utilité de son indétermination. C'est en outre ce que souligne Evelyn Fox Keller, qui défend l'idée selon laquelle l'absence de définition précise est justement ce qui rend possible la progression du domaine étudié<sup>2</sup>. Le concept d'information de position, développé par Lewis Wolpert, renvoie à l'idée selon laquelle chaque cellule, au cours du développement, détermine son identité à travers une information de position, qui peut provenir de différents signaux génétiques, hormonaux, physiques. Ces signaux orientent ainsi le devenir cellulaire et rendent par là possible l'émergence de propriétés particulières<sup>3</sup>. Dans son analyse de ce concept, Fox Keller souligne le fait que c'est précisément la plasticité du concept d'information de position qui a rendu possible l'application du concept à différents cas d'études dans différents contextes. Le succès de ce concept, qui n'est pas seulement utilisé par Wolpert, tiendrait donc au fait qu'il puisse être utilisé pour analyser de nombreux processus développementaux<sup>4</sup>.

Toutefois, si le flou de certains concepts, comme celui de développement, peut s'avérer productif, il n'en reste pas moins qu'il masque certaines difficultés telles que celle des mécanismes qu'il faut inclure dans le développement. Le manque de précision apparaît ainsi plus comme un obstacle à l'inclusion des divers mécanismes et disciplines dans le développement que comme une ouverture fructueuse. En effet, si le maintien d'un flou autour de certains concepts peut permettre, selon Fox Keller, à une discipline de ne pas se renfermer

---

<sup>1</sup> Star LS, Griesemer JR (1989), *op. cit.*

<sup>2</sup> Keller EF (2002) *Making Sense of Life. Explaining Biological Development with Models, Metaphors, and Machines*, Cambridge, Harvard University Press, p. 117-119.

<sup>3</sup> Wolpert L (1968) The French flag problem: a contribution to the discussion on pattern development and regulation, In Waddington, CH (Ed.), *Towards a Theoretical Biology*, Vol.1. Edinburgh University Press, Edinburgh, pp. 125-133.

<sup>4</sup> Le but de Wolpert est en effet de montrer qu'il existe des principes universels du développement qui pourraient *in fine* expliquer le développement dans son ensemble. Voir chapitres 2 et 3 à ce sujet.

sur elle-même, il n'en reste pas moins que toute analyse disciplinaire ne peut se construire qu'à partir d'un certain nombre de mécanismes qu'elle a pour tâche de prendre en charge. Or, si le développement est une discipline au centre d'un réseau disciplinaire plus large, alors se pose la question de savoir ce qui peut être analysé comme étant du développement. La précision empêche également à des définitions implicites de s'installer dans la conception des notions, et dont le terme de développement n'est pas exempt.

### II. A. 3. Des processus contre-intuitifs

Nombre de problèmes soulevés par la définition que l'on donne du développement tiennent au caractère contre intuitif de certains processus, qui sont de fait rejetés en dehors du domaine du développement. À titre d'exemple, la conception implicite du développement comme augmentation de complexité semble largement partagée. Or, cette « définition implicite » est intuitive, au sens où elle correspond à ce que l'on observe du développement d'un organisme. Outre le fait que cette conception renvoie *in fine* à la définition du terme de complexité, qui ne semble pas poser moins de problème que celui de développement par ailleurs, elle laisse de côté certains mécanismes ou processus qui sont pourtant indispensables au développement des organismes.

En effet, si l'on s'en tient à cette définition, que faire par exemple des phénomènes d'apoptose ? La mort cellulaire peut être considérée comme faisant partie du développement des organismes. À ce titre, elle permet de voir que l'intuition d'une augmentation de la complexité dans le développement ne tient pas. Mais elle renvoie aussi au fait que notre définition du développement est largement dépendante des modèles qui sont utilisés pour penser le développement. Eric H Baehrecke<sup>1</sup> montre que l'idée que la mort de certaines cellules puisse contribuer au processus de développement est contre-intuitive. En outre, la découverte de la mort cellulaire s'est faite relativement tôt dans la recherche, mais son articulation avec le développement date seulement de 1951 avec les travaux d'Alfred Glücksmann<sup>2</sup>. Dans son article de 1951, Glücksmann montre que la mort est une composante normale du développement. La mort cellulaire programmée joue ainsi un rôle dans différents processus

---

<sup>1</sup> Baehrecke EH (2002) How Death shapes life during development, *Nature reviews*, 779-787.

<sup>2</sup> Glücksmann A (1951) Cell deaths in normal vertebrate ontogeny, *Biol. Rev.* 29, 59-86.

développementaux, tels que la formation de structures<sup>1</sup>, comme celle des doigts par exemple<sup>2</sup>, mais aussi la délétion de structures qui ne sont plus nécessaires, comme la queue des têtards par exemple au moment du passage à la forme adulte<sup>3</sup>. L'article décrit différents types de morts cellulaires ainsi que les mécanismes moléculaires qui les sous-tendent. Dès lors, l'intuition semble constituer un frein à une analyse épistémologique du concept de développement.

Des problèmes de la généralité et des définitions implicites naissent donc des difficultés qu'il est nécessaire de prendre en compte. Le développement est un concept important pour divers champs de recherches de la biologie, comme l'évolution ou encore la biomédecine par exemple, mais également pour les discours publics<sup>4</sup> et en droit<sup>5</sup>. Chacun de ces champs s'efforce de donner une définition du développement, de telle sorte que la question de la précision de la définition se pose<sup>6</sup>. Nous interrogerons donc ici les difficultés liées à une délimitation précise du concept, du domaine et du processus du développement. Dans le cas du développement, cette absence de précision induit, selon nous, trois biais importants : un biais concernant les mécanismes, un biais adultocentriste et un biais macrobiocentriste.

## II. B. Le problème de l'extension des mécanismes du développement

Les manuels de développement soulignent des mécanismes communs et tendent à généraliser ces mécanismes comme étant intrinsèquement constitutifs du développement. À ce titre, l'accent est mis sur l'idée selon laquelle la biologie du développement vise à analyser la manière dont les individus se développent et, plus spécifiquement, à mettre en lumière les principes communs à tous les organismes qui se développent. C'est en tout cas ce qui ressort d'une analyse des différents manuels d'embryologie et de développement. Il existe en effet une

---

<sup>1</sup> *Ibid*; Jacobson MD, Weil M, Raff MC (1997) Programmed cell death in animal development, *Cell*, 88, 347-354; Vaux DL, Korsmeyer SJ (1999) Cell death in development, *Cell*, 96, 245-254.

<sup>2</sup> Saunders JW (1966) Death in embryonic systems, *Science*, 154, 604-612.

<sup>3</sup> Shi Y-B, Ishizuya-Oka A (1996) Biphasic intestinal development in amphibians: embryogenesis and remodeling during metamorphosis, *Curr. Top. Dev. Biol*, 32, 205-235.

<sup>4</sup> Love AC (2006) Evolutionary morphology and evo-devo: hierarchy and novelty, *Theory in Biosciences* 124:317-333.

<sup>5</sup> Hauskeller C (2005) The Language of Stem Cell Science, in Hauskeller C, Bender W, Manzei A (eds) *Crossing Borders: Grenzüberschreitungen*, Agenda Verlag, 39-60; Maienschein J (2014) *Embryos under the Microscope*, Cambridge, Harvard University Press.

<sup>6</sup> Robert JS (2004), *Embryology, Epigenesis, and Evolution: Taking Development Seriously*, Monograph Collection.

similarité dans la construction des manuels de développement, qui souligne les mécanismes communs à tous les organismes, et *a fortiori* à toutes les espèces qui se développent<sup>1</sup>.

## II. B. 1. Des processus développementaux standards ?

À ce titre, la discipline opère à travers un double consensus : le développement serait la construction de l'organisme et il y aurait des mécanismes communs, voire universels, derrière cette construction, quel que soit l'organisme étudié. Il existerait donc une unité conceptuelle derrière la discipline<sup>2</sup>. L'idée d'une unité conceptuelle au sein de la biologie du développement est confirmée, ou tout au moins facilitée, par l'idée selon laquelle le développement serait composé de processus étudiables séparément et donc étudiables de la même manière quel que soit l'organisme choisi. Les mécanismes impliqués dans la génération par exemple ne sont pas les mêmes que ceux impliqués dans le développement précoce. Les principes universels du développement ne sont jamais clairement définis et énoncés mais on trouve l'idée selon laquelle les développements spécifiques et individuels sont des variations autour d'un thème commun. La plupart des manuels de développement se rejoignent autour d'une même organisation qui prend la forme d'une description des processus développementaux. L'analyse de ces différentes étapes mêle le plus souvent des éléments d'embryologie descriptive et de biologie moléculaire. On trouve ainsi dans nombre de manuels du développement la liste et l'étude des processus suivants :

- La fécondation
- La segmentation
- Les patrons de formation
- La gastrulation
- L'induction
- Les mouvements morphogénétiques
- La différenciation

---

<sup>1</sup> Cette analyse est le résultat d'un travail mené par Lucie Laplane dans le cadre d'un groupe de travail sur le développement, dans lequel elle recense, entre autres, les étapes de l'organisation des manuels.

<sup>2</sup> Slack JMW (1991) *From Egg to Embryo. Regional Specification in Early Development*, Cambridge, Cambridge University Press.

Ou bien, lorsqu'ils sont moins détaillés, on trouve une liste de processus fondamentaux tels que la spécification régionale, la différenciation cellulaire et la morphogénèse.

Ainsi, Scott Gilbert, dans la huitième édition de son manuel de biologie du développement, fait état de ce qu'il nomme des principes du développement. Selon cette analyse, le terme développement désigne traditionnellement le processus relativement lent de changement progressif qui donne naissance aux organismes multicellulaires. Dans presque tous les cas, le développement d'un tel organisme commence avec une seule cellule, l'œuf fécondé, qui va ensuite se diviser par mitose afin de produire toutes les cellules du corps. L'étude du développement animal depuis la fécondation jusqu'à la naissance été nommée traditionnellement embryologie. Toutefois, pour l'auteur, le développement ne s'arrête pas à la naissance, ni même à l'âge adulte<sup>1</sup>. Selon Gilbert, la prise en compte même du développement comme processus qui n'aurait pas de fin, ou, tout au moins, qui ne s'arrêterait pas à la capacité de se reproduire, n'exempte pas de la question des mécanismes qui sous-tendent le développement. La seule différence serait alors qu'il est nécessaire de prendre en compte un sens plus inclusif du terme développement et d'inclure, dans la liste des mécanismes, des processus embryonnaires et des processus plus larges, dits développementaux. Gilbert découpe ainsi les questionnements des biologistes du développement en six catégories :

- La différenciation
- La morphogénèse
- La croissance
- La reproduction
- L'évolution
- L'intégration de l'environnement<sup>2</sup>

On le voit, la liste reprend en grande partie celle des processus embryonnaires classiques de la biologie du développement, mais intègre des processus plus larges, comme le rôle de l'environnement par exemple. Le but est bien ici de trouver une communauté voire une

---

<sup>1</sup> Sur l'idée selon laquelle le développement s'étendrait jusqu'à la mort – et donc qu'il ne s'arrêterait pas à la capacité à se reproduire, voir Laubichler MD, Maienschein J (2005) « Development in biology refers to the process of growth and differentiation that is characteristic of living organisms. It describes the continuous changes during the life cycle of individual organisms from the early stage of a single cell until death », *Development, New Dictionary of History of Ideas*, p.570.

<sup>2</sup> Gilbert SF (2006) *op. cit.*, 8<sup>e</sup> édition, p.4-5.

universalité des mécanismes du développement. Toutefois, les questionnements sont larges et ne sauraient constituer de véritables mécanismes du développement. Gilbert fait ainsi appel à une continuité historique de l'analyse du développement, l'évolution de la discipline tendant vers une communauté des pratiques<sup>1</sup>.

En effet, l'embryologie a été étudiée à travers différents prismes, qui se croisent parfois, mais qui restent tous des traditions encore valables aujourd'hui : l'approche anatomique, l'approche expérimentale et l'approche génétique. On pourrait dire qu'historiquement l'une a donné naissance à l'autre et que les trois forment l'évolution de la discipline, mais chacune de ces trois traditions est nécessaire aujourd'hui à l'étude du développement. Toutefois, ces processus standards tendent à s'ouvrir sur des mécanismes plus larges, qu'il est nécessaire de prendre en compte pour appréhender le développement de manière plus précise.

## II. B. 2. L'ouverture à des processus plus larges

L'une des questions historiques qui se posent au sujet de la biologie du développement est le passage du terme embryologie à celui de biologie du développement. Le passage de l'un à l'autre date de la fin des années 1970 avec l'arrivée de la biologie moléculaire<sup>2</sup>. L'embryologie, traditionnellement conçue comme embryologie comparative ou embryologie physiologique, se limitait aux étapes ontogénétiques des organismes individuels. L'expression biologie du développement a été « inventée » deux fois, la première dans les années 1950 par Paul Weiss (1956, 1959), pour étendre les limites temporelles du développement jusqu'à l'âge adulte. Ainsi, la régénération et l'hématopoïèse étaient considérées comme des processus développementaux. Au milieu des années 60, le terme de biologie du développement a été réutilisé lorsqu'ont été inclus les niveaux cellulaires et moléculaires dans son traitement<sup>3</sup>. À partir de là, des systèmes microbiens ont pu être utilisés comme modèles pour la régulation génique et le développement s'appliquait à des entités comme les cellules, les cancers ou encore la régénération des tissus<sup>4</sup>.

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Le chapitre 2 de notre travail revient plus amplement sur la biologie moléculaire et la génétique du développement, dans une analyse de la causalité du développement.

<sup>3</sup> Lederberg J (1966) Experimental genetics and human evolution, *The American Naturalist* 100:519-531.

<sup>4</sup> Gilbert SF (2011) Expanding the Temporal Dimensions of Developmental Biology: The Role of Environmental Agents in Establishing Adult-Onset Phenotypes, *Biol Theory*, 6:65-72.



Une raison intellectuelle possible au changement de nom, qui intéresse la question de la définition du développement, consisterait donc à dire que l'étude de l'embryon seul est trop limitée au sens où elle laisse de côté des mécanismes qui sont pourtant essentiels à la compréhension du développement, tels que la différenciation, l'organogenèse, le vieillissement ou encore la régénération. La biologie du développement étudierait ainsi plus que l'embryon<sup>1</sup>. Qui plus est, le passage au terme « développement » coïncide avec l'introduction massive de la génétique et de la biologie moléculaire dans l'étude du développement.

Le développement se jouerait ainsi au-delà de l'embryon. C'est d'ailleurs en ces termes que le définit Jonathan Slack dans son ouvrage de biologie du développement, présentant une différence de sens entre embryologie et développement et définissant le second de manière plus large que le premier :

La structure, aussi appelée morphologie ou anatomie, englobe la disposition des parties, le nombre de parties, et les différents types de parties. Les parties peuvent être grosses, comme les organes entiers, ou petites, au niveau inférieur de l'organisation des cellules individuelles.

La manifestation la plus évidente du développement est le développement embryonnaire, de l'œuf fécondé à l'organisme complet. Ce livre traite principalement du développement embryonnaire mais il ne faut pas oublier que le développement peut aussi se produire au cours de la vie post-embryonnaire<sup>2</sup>.

Le développement, inclusif, serait donc celui du cycle de vie, de sorte qu'il faudrait étudier aussi les processus à l'origine du développement post embryonnaire au sein de la biologie du développement. Or, c'est notamment sur les processus post-embryonnaires que le consensus semble difficile à obtenir.

De fait, au-delà des processus récurrents, l'ouverture de l'embryologie à la biologie du développement rend possible l'ouverture à de nouveaux domaines de recherche complémentaires<sup>3</sup>.

---

<sup>1</sup> Slack JMW (2005) *Essential Developmental Biology* (2nd ed.), Blackwell.

<sup>2</sup> Slack JMW (2004) *Biologie du développement*, De Boeck supérieur, p.17.

<sup>3</sup> Raff RA (1996) *The Shape of life*, The University of Chicago Press: "The study of development has been transformed in large part into a study of how gene action underlies and governs developmental processes. A synthesis of genetics with developmental biology required a theory of gene action. The theoretical basis for understanding how genes function to direct development became available from the operon theory of Jacob and Monod. Their hypothesis was constructed to account for control of

En 1997, dans leur ouvrage *Embryology. Constructing the organism*, Gilbert et Raunio décident d'écrire un manuel sur l'embryologie, qui se différencie des manuels de développement. Ils partent de l'idée selon laquelle définir la biologie du développement comme ce qui s'occupe du thème commun pose le problème de savoir quelle science va prendre en charge la question de ce qui est spécifique au développement d'une espèce. Dans la préface de l'ouvrage, les auteurs avancent que la biologie du développement s'occupe du thème commun là où l'embryologie s'occupe des différences spécifiques.

Gilbert et Raunio justifient ainsi en partie la différence de vocabulaire par le fait que les organismes modèles sur lesquels s'est focalisée la biologie du développement sont trop restreints. Ils déplorent en outre que le passage à l'étude moléculaire du développement se soit centrée autour de quelques organismes modèles (*Drosophila melanogaster*, *Caenorhabditis elegans*, *Xenopus laevis*, *Mus musculus*, *Danio rerio*, *Gallus domesticus*, *Homo sapiens*)<sup>1</sup> qui sont loin de représenter le développement de tous les insectes et amphibiens par exemple. À cette nécessité de prendre en compte la diversité des modèles et des processus, s'ajoute la diversité des domaines que recoupe voire intègre la biologie du développement. Ainsi, dans la septième édition de son manuel de développement, Gilbert parle de la biologie du développement en termes de discipline agrégative :

Elle intègre les études de biologie moléculaire, de physiologie, de biologie cellulaire, de génétique, d'anatomie, de cancérologie, de neurobiologie, d'immunologie, et même d'évolution et d'écologie. L'étude du développement est devenue essentielle pour la compréhension de tout autre domaine de la biologie<sup>2</sup>.

Si la biologie du développement est inclusive et agrégative, elle devient donc plus complexe à définir tant elle implique de processus. Qui plus est, en s'ouvrant à des processus plus larges, elle soulève la question de savoir à qui elle s'applique véritablement.

De fait, faire de la biologie du développement une discipline agrégative pose la question de l'intégration de certains mécanismes, qui ne font pas consensus. C'est cette question que

---

expression of bacterial genes, but it was to have a powerful effect on the integration of developmental biology with molecular genetics in the 1960s and the 1970s.

The effective conjoining of genetics with developmental biology required two fundamental revolutions as well as an acceptance by developmental biologists that gene action was fundamental to the execution of development. The operon theory of Jacob and Monod provided a model for the role of gene expression in development" p.17.

<sup>1</sup> Pour une étude plus précise des modèles en biologie du développement, voir notre chapitre 7.

<sup>2</sup> Gilbert SF (1985) *op. cit.* (7<sup>e</sup> édition, 2003).

nous souhaiterions poser dans les deux sous-sections suivantes, à travers la question des frontières du développement. La première section soulignera la nécessité d’appréhender les frontières spatiales du développement en y incluant des mécanismes ou entités qui ne sont pas considérés par les définitions traditionnelles du développement. La seconde insistera sur les difficultés liées aux frontières temporelles du développement.

### **II. B. 3. Un exemple : les facteurs environnementaux**

Le passage du terme embryologie à celui de biologie du développement rend possible la prise en compte de certains facteurs qui jusqu’ici n’étaient pas traités comme des facteurs développementaux. À ce titre, les questions relatives aux frontières du développement sont les suivantes : du point de vue du temps, quand le développement commence-t-il et cesse-t-il ? Du point de vue de l’espace, qu’est-ce qui se développe ? Est-il possible de délimiter clairement les frontières spatiales de l’entité en développement ?<sup>1</sup> Dans cette perspective, nous l’avons vu, le développement tend à être conçu comme le déploiement de potentialités internes<sup>2</sup>. À cet égard, les liens entre le développement et l’environnement sont parfois peu interrogés, ou à la marge de processus considérés comme plus fondamentaux.

Un exemple qui montre la nécessaire prise en compte de facteurs développementaux plus larges est celui des processus environnementaux. L’environnement peut être considéré comme un facteur développemental, dans la mesure où il agit directement sur les processus à l’œuvre dans le développement<sup>3</sup>. Que ce soit au niveau prénatal ou périnatal, différents agents, comme la température, la présence de prédateurs, ou encore l’alimentation par exemple, peuvent influencer le cours du développement.

À titre d’exemple, les modulateurs développementaux représentent un cas intéressant. Parmi ces modulateurs, le bisphénol-A (BPA) a des effets temporels sur le développement<sup>4</sup>. Une exposition au moment de la naissance cause des altérations anatomiques et physiologiques des glandes mammaires chez les rats. Les glandes des rats exposés à la naissance vont

---

<sup>1</sup> Pradeu T, Laplane L, Morange M, Nicoglou A, Vervoort M (2011) The Boundaries of Development, *Biol. Theory* 6:1-3.

<sup>2</sup> Nous insistons davantage sur ce point dans le chapitre 2 de notre travail.

<sup>3</sup> Sur ce point, voir nos chapitres 2 et 3.

<sup>4</sup> Vom Saal *et al.* (2007) Chapel Hill bisphenol-A expert panel consensus statement: integration of mechanisms, effects in animals, and potential to impact human public health at current levels of exposure, *Reprod Toxicol* 24:131–13.

développer plus de récepteurs aux œstrogènes que celles des rats non traités<sup>1</sup>. De plus la division cellulaire au sein des glandes semble plus évidente chez les sujets exposés, ce qui entraîne, si l'on ajoute de petites quantités d'œstrogène par exemple, le développement de cancers dans les glandes mammaires<sup>2</sup>. En outre, une exposition prénatale ou périnatale au BPA est liée à différents problèmes plus tard dans la vie comme une puberté précoce chez les femmes, une obésité infantile ou adulte, une augmentation des cancers liés aux hormones (prostate et sein), ou encore des dysfonctionnements immunitaires<sup>3</sup>.

De fait, une exposition embryonnaire à un agent environnemental peut avoir des effets importants sur le phénotype, et ce, des années après l'exposition. Qui plus est, une transmission transgénérationnelle des traits développés est possible<sup>4</sup>.

La question des frontières spatiales du développement, posée ici, est donc symptomatique de l'absence d'une définition claire du développement d'une part, et de la complexité des phénomènes qu'il comprend d'autre part. En laissant de côté les interactions avec certains agents, la biologie du développement se prive d'une conception plus précise des frontières mêmes de l'individu qui se développe. Il en est de même pour les frontières temporelles, que nous analyserons dans les sous-sections suivantes.

## II. C. Le problème de l'adultocentrisme

Du point de vue temporel, on pense que le développement commence lors de la fécondation et se termine lors du passage à l'âge adulte (acquisition de la capacité à se reproduire), et que ce qui se développe est un organisme, considéré comme le produit d'un dépliement de capacités internes existant dans l'œuf. Alessandro Minelli évoque à ce titre un biais adultocentriste qui considère toutes les phases, embryonnaire, larvaire et juvénile, ainsi

---

<sup>1</sup> Durando *et al.* (2007) Prenatal bisphenol A exposure induces preneoplastic lesions in the mammary gland in Wistar rats, *Environ Health Perspect* 115:80–86; Wadia *et al.* (2007) Perinatal bisphenol A exposure increases estrogen sensitivity of the mammary gland in diverse mouse strains, *Environ Health Perspect* 115:592–598.

<sup>2</sup> Vanderberg *et al.* (2008) Perinatal exposure to the xenoestrogen bisphenol-A induces mammary intraductal hyperplasias in adult CD-1 mice, *Reprod Toxicol* 26:210–219.

<sup>3</sup> Kundakovic M, Champagne FA (2011) Epigenetic perspective on the developmental effects of bisphenol-A, *Brain Behav Immun* 25:1084–1093.

<sup>4</sup> Nous insisterons davantage sur ces points dans les chapitres suivants, notamment, les chapitres 2 et 3, de notre travail.

que les processus développementaux dans lesquels elles sont impliquées, seulement comme des étapes en vue de la production d'un adulte<sup>1</sup>.

Cette perspective, liée à la conception préformiste du 17<sup>e</sup> siècle notamment, est encore présente dans la conception moderne du développement comme déploiement ou dépliement d'un programme génétique dont le but est la constitution d'un adulte. Il existe dans cette conception un relent finaliste non avoué mais bien réel et un glissement vers un déterminisme génétique stricte, qui posent tous deux problème<sup>2</sup>. Qui plus est d'un point de vue biologique stricte, les stades embryonnaire, larvaire et juvénile contribuent à la reproduction dans bien des espèces, ce qui empêche une équation entre adulte et mature sexuellement. De ce biais découle alors une conception de la temporalité développementale peu encline à s'ouvrir à certains processus pourtant proches et pertinents pour analyser le développement, tels que les mécanismes de vieillissement.

## II. D. Les mécanismes de vieillissement

Les mécanismes du vieillissement ont beau être différents de ceux du développement, ils restent conditionnés par ce qui se passe durant le développement. Que l'on considère que le développement dure toute la vie ou qu'il est délimité par la maturité sexuelle, il est possible de souligner qu'il existe des relations évidentes entre les deux mécanismes, le vieillissement étant préparé durant le développement y compris dans ses phases les plus précoces.

Or, si aujourd'hui, il n'est pas possible de donner une description exhaustive des résultats des recherches moléculaires sur le vieillissement, il existe de nombreuses observations dont on peut définir les mécanismes sous-jacents. Qui plus est, ces mécanismes semblent d'autant mieux cernés qu'on les considère comme dépendants d'événements qui ont lieu durant le développement. À titre d'exemple, le nombre de cellules souches somatiques présentes dans les différents tissus est une conséquence directe des mécanismes du développement<sup>3</sup>.

Le développement et le vieillissement sont également tous deux liés à la reproduction, quoique différemment. Il semble en effet que les mécanismes permettant une reproduction efficace soient les mêmes que ceux impliqués dans la prévention du commencement du

---

<sup>1</sup> Minelli A (2003) *The Development of Animal Form*, Cambridge, Cambridge University Press.

<sup>2</sup> Nous insisterons davantage sur ce point dans le chapitre 2.

<sup>3</sup> Morange M (2011) Development and Aging, *Biol. Theory*, 6 :59-64.

vieillessement. Il existe donc un lien fort entre reproduction et vieillissement et l'étude du vieillissement semble pouvoir apporter des explications à celle du développement.<sup>1</sup>

Il est donc intéressant de constater que malgré une impossibilité de superposer parfaitement les processus temporels que sont le développement et le vieillissement, le rapprochement possible entre certains mécanismes qui sous-tendent les deux phénomènes ouvre la voie vers la remise en question de frontières trop limitées du développement. Si l'étude du vieillissement peut s'expliquer par des processus dits développementaux ou inversement, alors la temporalité du développement doit s'ouvrir à l'étude de processus qui dureraient tout au long de la vie d'un organisme, et pas seulement jusqu'au moment de la maturité sexuelle.

L'avènement de la biologie moléculaire et avec elle du développement au sens large rend donc nécessaire l'ouverture de la discipline à de nouveaux processus, ou tout au moins à des processus plus larges, et plus largement applicables. Ce faisant est soulevée également la question de savoir quels sont les types d'entités auxquels il est possible d'appliquer l'idée d'un développement. Faut-il que ce soit un organisme ? Cet organisme est-il nécessairement pluricellulaire<sup>2</sup> ?

## II. E. Le macrobiocentrisme.

Dans son ouvrage de microbiologie, Peberdy souligne notamment l'existence d'un développement chez la bactérie, la levure, le champignon (*filamentous fungi*), les virus et les myxomycètes ou encore les organismes coloniaux comme *dictyostelium*. Selon lui, les microorganismes manifestent des patrons de différenciation ou de changement au cours de leur cycle de vie, et parfois de manière plus complexe qu'une « simple » croissance<sup>3</sup>. Il y aurait du développement chez les unicellulaires, les organismes coloniaux, voire des non-vivants et l'étude de ces entités permettrait de mettre l'accent sur les interactions entre organismes ou avec le milieu.

Or, nombre de manuels de biologie du développement centrent leurs analyses sur les organismes pluricellulaires, accordant une place déjà restreinte aux plantes, et n'accordant

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Sur la question du développement en microbiologie, voir notre chapitre 5, dans lequel nous soulevons la question de la pertinence du niveau de la microbiologie et de ses modèles pour penser à nouveaux frais le développement.

<sup>3</sup> Peberdy JF (1980) *Developmental Microbiology*, Glasgow and London, Blackie.

généralement aucune place aux unicellulaires. Ces questionnements et partis pris sont symptomatiques, selon nous, de l'absence d'une définition claire du développement et de l'extension de la discipline.

Ainsi, de nombreux phénomènes, qui ne sont pas d'emblée partie prenante de la conception de base impliquent des changements de forme, et/ou des changements dans l'expression des gènes, et méritent, à ce titre, d'être qualifiés de développementaux. De plus, certains processus, plus ambigus, sont décrits de différentes manières, faute d'un accord sémantique sur les mécanismes en question. C'est le cas pour les cnidaires par exemple, pour lesquels la question des frontières entre les générations est déjà problématique. La description de leur cycle de vie se fait alors soit en termes de métagenèse (alternance de génération de polype ou de méduse) soit en termes de métamorphose, et la différence sémantique entre les deux approches montre à quel point la question des frontières du développement n'est pas claire.

De même, les passages sur le développement des champignons ou des plantes dans les manuels de développement sont souvent condensés dans des chapitres très courts et moins fournis que ceux qui concernent le développement des organismes multicellulaires<sup>1</sup>. À cet égard, les phénomènes et processus qui expliquent le développement de ces organismes ne sont pas mis en évidence au même titre que ceux qui concernent les organismes multicellulaires, ce qui implique une vue quelque peu déformée sur les phénomènes reconnus comme standards dans le développement.

Par ailleurs, on sait aussi que dans un certain nombre de cas, certes minoritaires mais notables, le développement de l'individu ne passe pas, voire ne commence pas, par un stade incluant un œuf. Cela se produit dans le cas d'une reproduction végétative, à partir de cellules somatiques plutôt que de gamètes. C'est le cas pour la production d'un bourgeon chez l'Hydre par exemple.

Il existe donc un biais évident dans la manière dont est traité le développement, en faveur des organismes multicellulaires. Mais la question des frontières du développement est aussi celle des interactions de l'individu en développement avec son milieu. Les facteurs environnementaux, s'ils ne sont pas pleinement négligés dans l'étude du développement, ne sont pas considérés comme des facteurs développementaux à part entière. Nous soutenons la position contraire et analyserons plus loin ce que cette idée implique en matière de causalité développementale.

---

<sup>1</sup> Minelli A (2011) Animal Development, an Open-Ended Segment of Life, *Biol Theory* 6:4–15.

## II. F. Conclusion : Le nécessaire recentrement sur les interactions

Nous avons souligné les difficultés inhérentes à la définition des concepts d'individu et de développement, et montré qu'une clarification du concept d'individu devait passer par son analyse au prisme du développement. Or, outre les difficultés inhérentes au flou qui entoure ce dernier concept, nous avons montré, en accord avec les travaux menés autour de la question des frontières du développement<sup>1</sup>, qu'il est nécessaire d'ouvrir le développement à des facteurs, processus, entités, qui dépassent les frontières habituelles – centrées sur les organismes pluricellulaires et sur les mécanismes embryonnaires et internes – que l'on prête au développement.

Toutefois, nous pensons que la question des frontières du développement ne suffit pas pour penser le développement et en donner une définition au plus près de la pratique. En effet, la question des frontières est une conséquence de celle des interactions – avec le milieu, d'autres organismes ou entités, qui devrait à ce titre être posée d'abord. En posant le problème à partir de la question des interactions de l'individu en développement avec son milieu, il devient possible d'expliquer à la fois pourquoi, spatialement, l'individu ne peut être considéré comme un tout autonome et clos sur lui-même et de souligner que, les interactions ayant des conséquences sur le long terme, il faut étendre la temporalité par laquelle on pense le développement.

À cet égard, une réflexion sur la définition des concepts d'individu et de développement ne saurait découpler les deux concepts d'une part, ni se faire autrement que par l'analyse précise des facteurs causaux qui participent des processus développementaux d'autre part. Il s'agit donc, pour nous, de déterminer les interactions causales essentielles pour le développement, en insistant sur la nécessité de partir des interactions et du milieu, afin de déterminer les critères de définition de l'individu en développement.

Pour ce faire, il est nécessaire, dans un premier temps, d'analyser la question des causes du développement. En effet, des difficultés concernant la définition du développement émerge en outre l'idée selon laquelle le développement serait avant tout une science descriptive. Il n'existe d'ailleurs pas de théorie générale en biologie du développement, ni de théorie du

---

<sup>1</sup> Pradeu T *et al.* (2011) *op. cit.*



développement<sup>1</sup>. La complexité du développement semble conduire à rendre compte, au mieux, d'une stricte description fonctionnelle de phénomènes individuels<sup>2</sup>. Nombre d'explications en biologie du développement tiendraient donc davantage de la description – au sens d'expression d'une fonction – que de théories explicatives qui impliqueraient d'autres processus ou formes explicatives.

Or, c'est en déterminant les facteurs causaux qui jouent un rôle important dans le développement qu'il devient possible de préciser l'extension de ses frontières et de son domaine d'étude. Afin de dépasser les difficultés définitionnelles mentionnées et de fonder de manière solide le concept d'individu en développement, il est donc nécessaire d'analyser la manière dont est pensée la causalité dans ce domaine, c'est-à-dire de mettre au jour les problèmes liés à la conception des causes du développement. Cette question sera l'objet du chapitre suivant.

---

<sup>1</sup> Voir Love AC (2014) The erotetic organization of developmental biology, In Minelli A and Pradeu T (eds), *Towards a Theory of Development*, Oxford: Oxford University Press, p. 33–55.

<sup>2</sup> Goodfield J (1969) Theories and hypotheses in Biology. Theoretical Entities and Functional Explanation, *Boston Studies in the Philosophy of Science*, vol. 5, p. 421-449: Goodfield compare à ce titre la biologie du développement à la physique. La question porte sur l'aspect fonctionnel c'est-à-dire sur le fait de savoir s'il existe des entités théoriques en biologie. Elle pose la question de savoir à quel problème doit répondre une théorie du développement ? Il est possible de dégager certains phénomènes à expliquer : la question de la morphogenèse qui demande comment une structure codée se trouve réalisée, et donne lieu à une forme complexe ; l'explication de la séquence ordonnée du développement ; l'explication de la conservation des éléments d'hérédité. Toutefois, il existe des différences entre la biologie fonctionnelle et la physique qui tiennent notamment à la variabilité du monde biologie ainsi qu'au caractère visible des entités.



## Chapitre 2. Le problème des causes : l'obstacle préformationniste

L'étude du traitement de la causalité en biologie du développement incarne les difficultés inhérentes aux concepts d'individu et de développement. En effet, parce qu'elle adopte une conception mécaniste ou molécularo-mécaniste, la biologie du développement met en avant une approche réductionniste de l'explication et de la causalité, laquelle est souvent considérée également comme ce qui est manipulable.

Dans ce contexte, l'étude de la causalité dans le domaine permet de souligner la prépondérance d'une forme d'internalisme, qui considère que l'individu en développement peut être saisi par la seule étude du dépliement de facteurs internes, présents dès la fécondation. Cet internalisme prend racine dans ce que la littérature nomme préformationnisme.

Après une définition des origines du préformationnisme et de sa distinction avec l'épigenèse notamment, nous montrons que si l'épigenèse est la théorie qui s'est développée de manière nécessaire à partir de la découverte des feuillets embryonnaires notamment, le préformationnisme trouve néanmoins une forme renouvelée avec l'émergence de la génétique du développement, qui voit dans les gènes les facteurs essentiels au développement. Aussi soutenons nous que le préformationnisme persiste, actuellement, sous la forme d'un réductionnisme génétique, trouvant son point d'incidence dans l'idée selon laquelle il existerait des principes universels du développement, qui permettraient, une fois connus, de « calculer » parfaitement l'embryon.

En soulignant la récurrence du préformationnisme, nous insistons également sur la manière dont l'étude du développement s'est progressivement coupée de la question du milieu et de l'environnement. De ce fait, la conception de l'individu en développement s'est trouvée renvoyée vers une forme d'organicisme, héritée de la conception kantienne, et qui considère que l'individu en développement est un tout auto-organisé et clos sur lui-même, l'explication de son ontogénie nécessitant seulement la détermination des principes internes qui le constituent.

## I. Qu'est-ce qu'une cause en biologie du développement ?

Le statut de l'explication et de la causalité est différent selon le type de sciences que l'on étudie. Dans les sciences du vivant, ce problème est spécifique et nombre de scientifiques et philosophes des sciences<sup>1</sup> ont souligné la nécessité d'un traitement particulier de la causalité lorsqu'il s'agit d'étudier le vivant. La causalité suppose trois éléments, qui sont 1) une explication des éléments passés, 2) une prédiction des éléments futurs et 3) une interprétation de la direction des phénomènes<sup>2</sup>. Pourtant en biologie, la recherche des causes d'un phénomène conduit à une conception pluraliste de la causalité et de l'explication. Dans son article de 1961 paru dans *Science*<sup>3</sup>, Ernst Mayr distingue deux champs de la biologie aux méthodes et concepts différents, quoiqu'intriqués : la biologie fonctionnelle, qui s'intéresse aux éléments structurels et à leurs interactions, et ce aux niveaux moléculaire, organique ou individuel, et la biologie évolutionnaire, qui ne se pose plus la question « comment » mais la question « pourquoi » et qui étudie les phénomènes en tant qu'ils s'inscrivent dans le temps et l'espace<sup>4</sup>.

La question de la causalité d'un événement ou phénomène voit les deux méthodes s'entrelacer nécessairement. Mayr prend l'exemple de la migration de la fauvette et liste quatre causes également légitimes du phénomène : une cause écologique (la famine en hiver), une cause génétique (une évolution génétique en réponse à l'environnement), une cause physiologique intrinsèque (le lien entre la migration et la photopériodicité – une réponse au décroissement de la longueur des journées) et une cause physiologique extrinsèque (la masse d'air froid et le vent du nord permettent la migration un jour précis). De ces quatre causes, Mayr tire une distinction entre les causes prochaines et les causes ultimes (causes qui ont été apportées par la sélection naturelle). Or, cette complexité de la causalité est de fait mal définie par une conception de la cause comme condition non suffisante par laquelle un événement s'est produit<sup>5</sup>. Une telle conception de l'explication s'applique de fait mal à des phénomènes complexes et s'avère peu pertinente.

À ce titre, Michel Morange, qui reprend en partie les développements de Mayr, souligne le fait que dans les sciences du vivant, un seul type d'explications n'est pas suffisant pour rendre

---

<sup>1</sup> Aristote, *Physique*, Paris, GF, 2000 (2e édition revue 2002) ; Mayr E (1961) Cause and Effect in biology, *Science*, vol.134, p.1501-1506.

<sup>2</sup> Mayr E (1961), *op. cit.*

<sup>3</sup> *Ibid.*

<sup>4</sup> *Ibid.*

<sup>5</sup> *Ibid.*

compte des phénomènes observés<sup>1</sup>. Aussi est-il nécessaire selon lui de faire coexister différents principes explicatifs, et de les articuler. Si expliquer, comme le rappelle Morange, signifie au premier chef déplier, et si cette opération consiste à faire apparaître des raisons là où il n'y a que des faits, alors l'explication est souvent plurielle en tant qu'elle consiste dans « le dépliement d'une longue chaîne de rationalité »<sup>2</sup>. Aussi propose-t-il trois types de schèmes explicatifs : les explications mécanistes, ou molécularo-mécanistes, dont nous verrons qu'elles sont importantes en biologie du développement, les explications de type darwinien, fondées sur le différentiel de pouvoir reproducteur, et enfin les explications de type physique non causal portant sur des relations et contraintes atemporelles, mais qui constituent plus des tendances que des lois, étant donné les exceptions<sup>3</sup>.

La biologie du développement a vu se développer de manière importante l'approche molécularo-mécaniste, qui, si elle n'est pas aussi aboutie que dans d'autres disciplines – tous les composants macromoléculaires ainsi que leurs actions respectives ne sont pas encore listés dans cette discipline – apparaît comme dominante d'une part, et favorise une conception réductionniste de l'explication et de la causalité. Les explications en biologie du développement sont en effet généralement causales<sup>4</sup>. À cette idée s'ajoute une conception de la cause comme ce qui est manipulable<sup>5</sup>. Aussi la plupart des explications du développement sont-elles aujourd'hui génétiques, et consistent dans l'identification des changements dans l'expression des gènes ainsi que des interactions dans leurs produits, les autres paramètres étant fixes par ailleurs. Ces explications génétiques, si elles sont au fondement des avancées empiriques effectuées dans la discipline<sup>6</sup>, renvoient toutefois à une forme de réductionnisme, et ont été amplifiées par l'idée d'un « programme génétique du développement ».

Toutefois, l'explication molécularo-mécaniste ne doit pas être confondue, selon Morange, avec le déterminisme génétique dans lequel les gènes sont la cause, et par là l'explication, des phénomènes biologiques. Dans ces schèmes explicatifs, ce sont les produits des gènes plus que les gènes eux-mêmes, qui ont un rôle majeur, et le réductionnisme serait donc avant tout, selon

---

<sup>1</sup> Morange M (2005) *Les Secrets du vivant*, Paris, La découverte (2<sup>e</sup> édition, 2012).

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> *Ibid.*

<sup>4</sup> Sur cette question des causes, voir le principe de vera causa qui vise à discriminer les causes vraies des causes fictives, de manière à garantir la valeur scientifique des explications. Sur ce sujet voir la thèse de doctorat de Vincent Kavaloski : Kavaloski V (1974) *The Vera Causa Principle: A Historico-philosophical Study of a Metatheoretical Concept from Newton through Darwin*. PhD dissertation, University of Chicago.

<sup>5</sup> Woodward J (2003) *Making Things Happen: A Theory of Causal Explanation*, Oxford University Press.

<sup>6</sup> Wolpert L *et al.* (1998) *Principles of development*, Oxford University Press.

lui, méthodologique. De fait, se focaliser sur les discours informationnels de la biologie est pour Morange une erreur qui empêche de s'interroger sur les vraies explications en biologie<sup>1</sup>.

Pourtant, si une lecture seulement informationnelle de la biologie du développement est restrictive, et doit être dépassée, elle souligne que la conception du développement et, avec elle, de la causalité du développement, telles qu'elles ont été forgées à mesure de l'histoire et de l'évolution des recherches à leur sujet, ont donné lieu à une conception de l'individu en développement qui met l'accent sur l'autonomie de l'organisme ainsi que sur la présence nécessaire et suffisante de facteurs causaux internes pour rendre possible le processus de développement. Cette conception de la causalité dans le développement a conduit à une vision quasi auto-organisée de l'individu, portée notamment par la conception d'un programme génétique du développement, et qui laisse de côté, entre autres, la question des interactions complexes entre l'organisme et son environnement.

En effet, si la biologie du développement prend bien en compte les paramètres environnementaux basiques nécessaires au développement dit normal, les avancées scientifiques de la discipline – notamment les progrès en termes de génétique du développement – ainsi que la production d'une biologie du développement autour d'organismes modèles ciblés, ont vu secondariser le rôle l'environnement avec lequel l'organisme en développement est en interaction, au profit du rôle de l'intérieur<sup>2</sup>. Ce chapitre souligne que cette conception de la causalité a engendré un préformationnisme récurrent dans l'histoire du développement, dont nous analyserons les différentes formes ainsi que les conséquences sur le concept d'individu.

## **II. Le développement comme actualisation : les formes de l'internalisme aux XVIIIe et XIXe siècles**

Afin d'analyser le développement ainsi que l'épistémologie qui le sous-tend, il est nécessaire de se demander quels principes sont apparus comme essentiels pour la recherche en embryologie, autrement dit, quels sont les éléments qui ont guidé la recherche sur le développement. Il s'agit ici de montrer la manière dont les questionnements sur l'embryologie ont influencé la biologie du développement actuelle, en quoi ils constituent des pré-requis

---

<sup>1</sup> Morange M (2005) *op. cit.*

<sup>2</sup> Gilbert SF (1985) *op. cit.*; Gilbert SF, Epel D (2015), *Ecological Developmental Biology: The Environmental Regulation of Development, Health, and Evolution*, Sinauer Associates, Sunderland, MA.

conscients ou implicites de la recherche actuelle ainsi que de la définition qui est donnée du développement.

À la base de ces pré-requis se trouve l'idée selon laquelle il faut expliquer le développement du même, la ressemblance et l'identité du développement de l'individu, mais également celle selon laquelle tout ce dont a besoin l'individu pour se construire est déjà présent au moment de la fécondation. Dans cette section, nous reviendrons sur les formes de la position internaliste dans l'histoire du développement, afin d'analyser la manière dont a été défini le concept de développement aux XVIII<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècles.

## **II. A. Du virtuel à l'actuel : préformation, préexistence, épigenèse de l'individu**

L'embryologie, devenue ensuite biologie du développement (qui étudie non seulement des embryons, mais aussi des phénomènes développementaux plus variés tels que la régénération, la métamorphose, ou encore la formation des globules ou des lymphocytes chez l'adulte par exemple)<sup>1</sup> s'est formée historiquement à partir d'une conception qui a mis l'accent sur l'autonomie du développement ainsi que de l'organisme en développement, et qui tend à montrer que le développement de l'individu est rendu possible par une combinaison de facteurs internes, déjà présents dans l'organisme. Selon cette conception initiée par Aristote<sup>2</sup>, l'organisme est le produit d'une auto-construction à partir de potentialités qui existent au stade précoce de la cellule œuf. L'embryon se forme alors progressivement à partir d'une matrice

---

<sup>1</sup> Voir chapitre 1.

<sup>2</sup> Aristote, *De la Génération des animaux*, Paris, Hachette, 1887 : 734b31-735a15 : le développement est défini comme une actualisation de fonctionnalités potentielles. Pour Aristote, les parties ne sont pas toutes présentes dans l'embryon. L'origine du développement est à rechercher dans le parent mâle, qui met en mouvement le sperme, qui, à son tour, communique ce mouvement à une partie de la matière fournie par la femelle, laquelle va la communiquer à une autre et ainsi de suite. Ainsi la chaleur et le froid, pour Aristote, ne sont que l'instrument du développement. La chaleur et le froid peuvent produire la dureté, la mollesse, l'élasticité... mais la formation d'un organe ou d'un tissu particulier est due seulement au mouvement du générateur, qui est, en acte, ce qu'est en puissance ce à partir de quoi le produit se forme.

Aristote reconnaît que la succession des parties dans le développement est plus temporelle que causale, et que le développement suit un mouvement qui va du plus général au plus spécifique, l'âme sensitive, que nous partageons avec les autres animaux et les plantes, précédant l'âme nutritive qui elle-même précède l'âme raisonnable. À partir de là, la croissance étant la fonction vitale la plus élémentaires, la partie du corps qui apparaît la première doit posséder un « principe de croissance » dont dérive ensuite l'organisation du corps (735a15).

inorganisée. Cette idée a pris plus tard la forme de la théorie de l'épigénèse, qui a été reformulée au XVII<sup>e</sup> puis XVIII<sup>e</sup> siècles.

En effet, historiquement, la priorité donnée aux facteurs internes prend en réalité deux formes radicalement différentes, incarnées dans l'opposition entre le préformationnisme et l'épigénèse. C'est William Harvey (1578-1657), qui, en reformulant l'idée d'un développement progressif telle qu'elle avait été analysée par Aristote, a donné son nom à l'épigénèse. Elle est restée populaire jusqu'à la fin du XVII<sup>e</sup> siècle, avant d'être détrônée – au moins pour un temps – par la théorie rivale, le préformationnisme, qui considère que les êtres vivants sont formés complètement dans l'embryon. La théorie de l'épigénèse a en effet été affaiblie d'une part par le déclin de la physique aristotélicienne, et d'autre part par l'échec du cartésianisme à expliquer l'épigénèse à partir d'un socle mécaniste<sup>1</sup>. Le XVIII<sup>e</sup> siècle voit ainsi s'opposer épigénèse et préformation, qui cristallisent les recherches et questionnements autour de l'embryologie<sup>2</sup>.

Si l'épigénèse est d'inspiration aristotélicienne et consiste en une conception dynamique et physiologique, la préformation est quant à elle une théorie d'inspiration platonicienne, et consiste en une conception statique et morphologique. La première met en lumière la fonction, la seconde, la forme. La préformation souligne ainsi la récurrence des mêmes formes, l'identité. À cette opposition entre préformation et épigénèse s'ajoute, pour la compléter, l'idée de préexistence des germes, selon laquelle l'être vivant existe déjà entièrement formé dans la graine ou semence, son développement n'étant qu'un grossissement de ses parties<sup>3</sup>. Si elle complète ainsi la thèse de la préformation, la préexistence lui ajoute l'idée selon laquelle le germe contenu dans la semence ou graine n'est pas produit par le géniteur, mais a été créé par Dieu au commencement même du monde<sup>4</sup>. C'est donc une théorie de la fixité, qui, couplée au christianisme qui l'a ensuite alimentée, conduit à l'idée d'une création spéciale de types de formes fixes. Dans cette théorie, le développement est perçu comme un emboîtement. En effet, pour les « préformationnistes », un individu déjà entièrement constitué doit se trouver soit dans

---

<sup>1</sup> Dupont JC et Schmitt S (2004) *Du feuillet au gène. Une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII<sup>e</sup> XX<sup>e</sup>*, Editions Rue d'Ulm, Presses de L'Ecole normale supérieure.

<sup>2</sup> Maienschein J (2000) *Competing Epistemologies and Developmental Biology*, in Richard Creath and Jane Maienschein (eds) *Biology and Epistemology*, Cambridge, Cambridge University Press; et (2005) *Epigenesis and Preformation*, Stanford Encyclopedia of Philosophy.

<sup>3</sup> La question de la préexistence en tant qu'elle se différencie du préformationnisme est notamment traitée par Jacques Roger (1963) *Les sciences de la vie dans la pensée française du XVIII<sup>e</sup> siècle. La génération des animaux de Descartes à l'Encyclopédie*, Paris, Armand Colin.

<sup>4</sup> La thèse de la préexistence a été clairement formulée pour la première fois en 1669 par Swammerdam, dans *Histoire générale des insectes*, et renforcée par Malpighi et ses observations sur l'embryogénie du poulet. Elle finit par se confondre avec l'ovisme et soutient l'idée d'un emboîtement des germes jusqu'à l'idée selon laquelle la première femme, Eve, possédait dans ses œufs, emboîtés, les germes de toutes les générations à venir.



l'ovule (conception des « ovistes ») soit dans le spermatozoïde (conception des « animalculistes »), et n'a plus ensuite qu'à croître pour former un embryon puis un adulte<sup>1</sup>. À cette idée s'est ajoutée celle selon laquelle l'embryon possède lui-même dans ses glandes génitales des ovules ou spermatozoïdes contenant eux aussi des êtres préformés. Cette analyse a ainsi permis de considérer que la formation des êtres avait eu lieu une fois pour toutes au moment de la Création. Dès lors, la question même de l'ontogenèse semble ici écartée dans la mesure où elle est repoussée à l'origine, la Création.

Toutefois la théorie de la préformation a rencontré de nombreuses difficultés. Parmi les problèmes les plus délicats qu'elle ne parvient pas à résoudre se trouvent ceux de l'hérédité et de l'explication de la ressemblance générationnelle entre enfants et parents. Il est en effet difficile d'expliquer cette ressemblance si l'on maintient l'idée de germes préexistants depuis la Création. Qui plus est, la théorie préformationniste telle qu'elle est énoncée alors peine à expliquer des phénomènes tels que la régénération, qui commencent à être observés, notamment grâce aux travaux d'Abraham Trembley (1700-1784) sur l'hydre, animal qui se reforme entièrement lorsqu'on le coupe, y compris en de nombreuses parties<sup>2</sup>.

Pourtant, c'est bien dans le contexte de cette opposition toujours vive que les embryologistes du XVIII<sup>e</sup> siècle placent leurs recherches. Il s'agit alors d'expliquer l'ontogenèse sur la base de cette opposition ou de son dépassement. À ce titre, il est difficile de « classer » certains embryologistes de l'époque, tels que Buffon par exemple, dans un camp plutôt que dans l'autre, tant les efforts pour penser le développement mêlent en partie les deux conceptions.

## **II. B. Penser la ressemblance : la théorie du moule intérieur de Buffon et sa critique**

L'un des problèmes centraux que pose l'embryologie du XVIII<sup>e</sup> siècle est celui de la ressemblance entre parents et enfants. C'est en tout cas cette question qui anime les travaux de Buffon notamment, qui pensent une transcendance de la forme procédant de la proportion entre variation et constance ainsi que l'insuffisance des forces naturelles pour réaliser une telle proportion. Pour Buffon, la reproduction des formes se fait toujours selon un plan défini, un

---

<sup>1</sup> C'est en 1694 Nicolas Hartsoeker présente l'« Homonculus » dans la tête d'un spermatozoïde ; Gilbert SF (1985) *op. cit.*

<sup>2</sup> Dupont JC et Schmidt S (2004) *op. cit.*

plan général qui détermine les différentes parties et y désigne le variable et le constant. Il désigne ainsi la ressemblance entre parents et enfants non pas comme une ressemblance mécanique mais analogique. L'hypothèse de Buffon s'appuie en réalité sur trois concepts principaux : les moules intérieurs, les molécules organiques et les forces pénétrantes<sup>1</sup>.

## **II. B. 1. La conception de la génération dans la théorie de Buffon : de « l'accroissement » de l'individu**

Le moule intérieur est l'idée d'un moule dont la nature se servirait pour former l'intérieur des êtres. Comme il est intérieur, il se présente d'emblée comme un inconnaissable, et comme une notion impossible à représenter par les sens. C'est une cause connue uniquement par ses effets généraux. Buffon définit le fonctionnement de ce moule sur le modèle de la pesanteur : il pénétrerait les corps à l'intérieur<sup>2</sup>. La génération permise par le moule intérieur est ainsi pensée à partir de l'idée de bouturage, qui fait de l'individu organique un tout composé de parties organiques semblables. Ainsi, de même qu'un cube peut être pensé comme composé d'autres cubes par exemple, tout individu est composé de parties organiques similaires<sup>3</sup>. Aussi l'individu semble-t-il déterminé de la même manière que la monade leibnizienne, comme individu d'individus à l'infini.

Par cette idée, Buffon semble mettre l'accent sur la nécessité de la préexistence d'une forme dont le postulat serait nécessaire à toute pensée de la génération. Toutefois, si le pré-requis de toute ontogenèse est bien formel, Buffon raffine l'idée d'un préformationnisme pur, dans la mesure où il ajoute à l'idée du moule celles d'une matière vivante et d'une puissance active, indispensables au développement de l'organisme.

En effet, le moule peut désigner tant le tout que la partie, c'est-à-dire aussi bien l'organisme qu'une partie de cet organisme. Ce concept permet à Buffon de penser le développement sous la catégorie de l'accroissement. Cet accroissement se réalise comme assimilation d'une matière extérieure. Il s'agit donc pour Buffon de penser à la fois une force organisatrice et une force d'accroissement, puis de penser la matière qu'il s'agit d'assimiler. C'est pourquoi la question des moules intérieurs conduit nécessairement à celle des molécules organiques : une fois établie la forme – les moules – il faut une matière que l'animal ou le

---

<sup>1</sup> Hoquet T (2005) *Buffon, Histoire naturelle et philosophie*, Paris Honoré champion éditeur, ch. 11, p. 395 ss

<sup>2</sup> Buffon (1749) *Histoire générale des animaux*, II, de la reproduction en général, IR, II, 37.

<sup>3</sup> *Ibid*, IR, II, 19

végétal assimile à sa substance. Par les molécules organiques, Buffon établit alors l'idée d'une matière vivante : le corps organisé se nourrit par les parties des aliments qui lui sont analogues. Cette théorie de la génération est donc un système hylémorphique qui conjoint une forme et une matière.

Aussi ce système pense-t-il dans un dernier temps la pénétration des secondes dans les premiers, c'est-à-dire l'intégration des éléments selon une organisation volumique qui compose véritablement l'intérieur. Buffon met donc en place l'idée d'une unique puissance active qui, à l'œuvre dans la nutrition, permet d'assimiler la nourriture et rend possible l'organisation des molécules organiques en profondeur<sup>1</sup>. Le corps d'un animal étant pensé comme un moule intérieur, son développement ne se fait pas par addition de surface mais par une susception intime et qui pénètre la masse. La puissance qui fait pénétrer la matière organique dans le moule intérieur est alors décrite sous le nom de forces pénétrantes. Celles-ci sont pensées sur le modèle de la pesanteur<sup>2</sup>.

Selon Buffon, c'est la constance de l'espèce qui permet d'établir la généralité du moule intérieur. La théorie du moule intérieur s'oppose de fait fermement à celle des germes préexistants et accorde une place, même restreinte, à la génération spontanée. Par le concept d'intussusception, Buffon prend toutefois en compte l'originalité du vivant par rapport aux mécanismes de l'inerte. Ce n'est pas une épigénèse, ni le simple développement d'une forme déjà constituée. Le système de Buffon suppose une matière active, disposant d'une puissance d'information des molécules et d'auto-organisation. Il existe ainsi chez Buffon l'exigence de rendre compte de l'individualité morphologique de l'organisme. C'est donc bien la question de la morphogénèse couplée à celle de la ressemblance qui conduit Buffon à s'interroger la croissance de l'individu en lien avec la répétition de certains patrons, tout en soulignant la singularité de chaque organisme.

Penser la ressemblance semble ainsi impliquer une réflexion sur l'information, concept qui pose déjà problème au XVIII<sup>e</sup> siècle. À ce titre la critique du concept de moule s'est articulée notamment sur sa supposée incapacité à rendre compte de la ressemblance.

## **II. B. 2. La critique de l'hypothèse du moule intérieur par Haller et le postulat de l'invisibilité**

---

<sup>1</sup> Hoquet T (2005) *op. cit.*

<sup>2</sup> Buffon (1749) *op. cit.*

Dans la controverse qui l'oppose à Buffon, Albrecht von Haller souligne le caractère absurde du concept de moule intérieur. Il lui semble incapable de rendre compte de la similitude que Buffon postule entre le macroscopique et le microscopique. De plus, l'idée de moule suppose selon lui une superposition exacte des surfaces, qui s'oppose à la disproportion entre l'organisme et ses parties. Haller conteste ainsi le moule intérieur au nom de la diversité et de la disproportion, et nie par ailleurs la ressemblance, postulée par Buffon au fondement de son hypothèse, entre parents et enfants : « Il n'y a point d'homme, qui par la structure interne de son corps ressemble à un autre »<sup>1</sup>. Selon lui, l'idée de moule implique une similitude qui n'est même pas assurée au niveau des espèces. Le concept de moule relève ainsi pour Haller de pré-supposés préformationnistes qui postulent le stable et l'uniforme, là où la nature a fait le divers et le changeant. À ces objections, Haller joint celle de l'inadéquation des structures du fœtus et de l'adulte.

L'embryologie de Haller repose quant à elle toute entière sur le postulat de la transparence. La transparence constitue une propriété essentielle de l'embryon précoce, qui rend la matière organique insondable. Cette idée pousse notamment Haller à admettre par exemple l'existence préalable d'une organisation propre du poussin, invisible, tout en restant imprécis sur la nature de cette organisation<sup>2</sup>. Elle est en fait une théorie de la *mimesis* qui repose sur l'idée selon laquelle la vie est une imitation. Pour Haller, le vivant advient uniquement par l'évolution de ses parties déjà existantes. L'embryologie est donc une sorte de routine dans laquelle les formes que l'on perçoit ne sont qu'une réplique de celles qui sont invisibles.

Le postulat de la transparence conduit donc Haller à développer une théorie préformationniste de la génération, théorie qu'il semble rendre irréfutable, dans la mesure où elle reposerait sur des formes invisibles – qu'il est donc difficile de remettre en question. Toutefois, si la théorie de Haller est d'abord empreinte de préformationnisme, la nature de l'organisation de l'organisme, imprécise dans son œuvre, le pousse à des considérations proches de l'épigénèse. C'est d'ailleurs la réflexion sur cette organisation qui va raviver, par le biais de l'épigénèse, les questionnements sur la formation d'étapes d'organisation de la forme.

---

<sup>1</sup> Haller A (1751) *Réflexions sur le système de la génération de Mr de Buffon*, Genève, p.32.

<sup>2</sup> Cherni A (1998) *Epistémologie de la transparence : sur l'embryologie de A. von Haller*, Paris, Vrin, p.96.

## II. C. L'idée d'un développement progressif : penser l'organisation dans le développement et l'autonomie de l'organisme

La publication de nouvelles observations et de nouveaux résultats sur le développement embryonnaire a permis de porter de nouveau au premier plan la théorie de l'épigenèse, et ce, notamment grâce à une théorie corollaire : celle des feuilletts embryonnaires. Les feuilletts embryonnaires sont le nom donné aux structures transitoires qui se forment dans les premiers moments du développement chez tous les animaux. Ils sont donc une étape dont le degré d'organisation est supérieur au matériel initial mais inférieur à celui de l'embryon une fois formé. Ils montrent ainsi que l'individu n'est pas préformé dans l'œuf et qu'il existe bien un développement par étapes durant lesquelles l'embryon développe des structures plus complexes<sup>1</sup>.

Kaspar Friedrich Wolff est à l'origine de la théorie des feuilletts embryonnaires et d'une critique de l'idée de préformation<sup>2</sup>. Il ravive ainsi l'hypothèse de l'épigenèse. En observant le développement des embryons de poulet, il montre qu'on y trouve des structures embryonnaires qui n'ont pas leur homologue dans l'organisme adulte. Par exemple, on peut observer la formation du tube intestinal par plissement d'un tissu qui formait à l'origine l'un des feuilletts du blastoderme<sup>3</sup>. Toutefois, pour expliquer qu'un nouvel organisme se forme à chaque génération, Wolff doit postuler l'existence d'une force inconnue, la *vis essentialis*, qui, obéissant aux lois de la nature comme le fait la pesanteur ou le magnétisme, organiserait le développement embryonnaire.

Pour voir totalement la fin du préformationnisme, il faut ainsi attendre les années 1820 et les chercheurs Christian Pander et Carl Ernst von Baer. Pander découvre les feuilletts germinatifs, c'est-à-dire les trois régions spécifiques qui donnent naissance aux diverses parties de l'embryon<sup>4</sup>. Pander fait également des observations en faveur de l'épigenèse. Il note que les feuilletts germinatifs ne forment pas leurs organes respectifs indépendamment les uns des autres

---

<sup>1</sup> Dupont JC, Schmidt S, (2004) *op. cit.*

<sup>2</sup> Wolff KF (1769) *Theoria Generationis*, Halle, Hendel.

<sup>3</sup> Wolff KF (1770) De formatione intestinorum praecipue, tum et de animo spurio, aliisque partibus embryonis gallinacei, nondum visis, *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*, 14, p.359-372.

<sup>4</sup> Feuillet externe ou ectoderme, qui donne naissance aux cellules de la peau et au système nerveux / Feuillet interne ou endoderme, qui forme la paroi du tube digestif et les organes annexes / Feuillet intermédiaire ou mésoderme, qui donne naissance aux cellules du sang, au cœur, aux reins, aux gonades et aux tissus conjonctifs.

: aucun tissu n'est capable de construire les organes par lui-même, il doit interagir avec d'autres tissus<sup>1</sup>.

À la suite des travaux de Pander, von Baer, fondateur de l'embryologie moderne, met en avant, par une description précise du développement des vertébrés, l'idée selon laquelle les structures embryonnaires sont relativement grossières et ne renferment aucunement un organisme miniature. Selon cette perspective, les différents tissus semblent toujours plus organisés à mesure que le temps avance, soulignant l'idée d'un développement progressif<sup>2</sup>. Il poursuit les travaux de Pander sur l'embryon de poulet et découvre la notochorde, ou chorde, axe dorsal mésodermique qui divise l'embryon en une partie gauche et une partie droite et qui joue un rôle important dans la différenciation ectodermique du système nerveux. De ses découvertes, Von Baer établit ainsi quatre principes généraux :

1. Les caractères communs à beaucoup d'espèces animales apparaissent plus tôt dans l'embryon que les caractères spécialisés.
2. Des caractères moins généraux se développent à partir des plus généraux jusqu'à ce que des caractéristiques plus spécialisées apparaissent.
3. Chaque embryon d'une espèce donnée, au lieu de passer par les stades adultes d'autres animaux, s'en éloigne de plus en plus.
4. Le jeune embryon d'un animal supérieur ne ressemble jamais à un animal inférieur adulte, mais uniquement au jeune embryon de celui-ci<sup>3</sup>.

Pour autant, l'anéantissement de la théorie de la préformation telle tel qu'il s'est développé progressivement, n'a pas nécessairement entraîné un changement de paradigme quant à la perception internaliste du développement, et à l'idée que l'organisme se développe contre son environnement, ou de manière à en être indépendant. C'est donc un organisme autonome, auto-organisé, qu'il s'agit de penser ici.

En effet, pour von Baer les principales caractéristiques du développement, sont au premier chef l'autonomie et l'indépendance croissantes de l'organisme en développement, puis le fait que le développement soit essentiellement un processus de différenciation allant du général au spécialisé. Ce mouvement du général au particulier se retrouve en outre, dans la théorie de von Baer, à toutes les échelles, et constitue pour lui un moyen pour réfuter la théorie

---

<sup>1</sup> Pander C (1817) *Dissertatio inauguralis sistens historiam metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit*, Wurzburg.

<sup>2</sup> Von Baer CE (1828) *Über Entwicklungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion*, Königsberg, Bornträger.

<sup>3</sup> *Ibid.*

de la récapitulation<sup>1</sup>, très en vogue à l'époque et qui stipule que l'ontogenèse récapitule la phylogenèse<sup>2</sup>. Pour von Baer, l'histoire du développement de l'individu est l'histoire de la croissance de l'individu au sein d'un réseau de relations<sup>3</sup>. Aussi la reproduction consiste-t-elle pour lui essentiellement en la production d'un nouvel individu, d'un nouveau tout. Le développement est ainsi, dans cette perspective, avant tout un processus de différenciation accompagné d'un accroissement de l'indépendance et de l'autonomie de l'organisme en développement eu égard à son environnement.

La biologie du développement est donc liée traditionnellement à une forme d'organicisme qui a tenté de réconcilier le matérialisme ontologique avec l'observation de caractéristiques épistémologiquement émergentes. De manière générale, l'organicisme a tenté de constituer un juste milieu entre le vitalisme et le réductionnisme<sup>4</sup>. Les embryologistes modernes, tels Pander ou von Baer ont ainsi adhéré à l'organicisme<sup>5</sup> tel qu'il avait été théorisé par Emmanuel Kant dans la *Critique de la faculté de juger*, insistant sur l'idée d'une intégration de l'organisme<sup>6</sup>. En effet, Kant définit dans son ouvrage le vivant comme une fin. Ainsi, tout organisme est en lui-même une fin, dont les parties n'existent qu'en fonction du tout, et est une fin par lui-même, c'est-à-dire qu'il se forme lui-même. Plus spécifiquement, l'individu vivant est conçu comme un tout dont chacune des parties est en quelque sorte le tout lui-même : chaque partie reproduit le tout en soi-même de manière autonome. Ce faisant, chaque partie, en se

---

<sup>1</sup> Russell ES (1916) *Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology*, London, J. Murray.

<sup>2</sup> La loi de la récapitulation, est avant tout une loi sur le parallélisme entre les formes successives que revêtent les embryons des animaux supérieurs et celles des animaux inférieurs à l'état achevé. Elle prend sens notamment dans l'établissement des théories transformistes puis de la théorie de l'évolution. Haeckel s'est emparé de cette théorie et en a fait une loi essentielle de la biologie qu'il appelle la loi biogénétique fondamentale. Cette loi prend place, chez lui, au sein d'une conception selon laquelle l'évolution part d'une cellule primitive dont dérivent les êtres les plus compliqués et lie tous les animaux dans un arbre généalogique unique, en supposant connus les mécanismes et les causes de ces transformations. Dans son texte de 1877 (2e édition de *l'Histoire de la création des êtres organisés par des lois naturelles*), Haeckel part de deux lois ou faits caractéristiques de l'histoire des peuples : 1. La variété toujours croissante de l'activité humaine. C'est la question de la différenciation ; 2. La grande loi de progrès ou de perfectionnement. L'histoire de l'humanité est en général l'histoire de son développement progressif. De l'étude de ces deux phénomènes de progrès et de divergence, il fait ressortir un parallélisme : le développement individuel progressif, ou ontogenèse de chaque organisme individuel, consiste en un mouvement de croissance, de différenciation et de progrès. Cela est vrai aussi bien des animaux, que des plantes, que des protistes.

<sup>3</sup> Von Baer (1828) *op. cit.*

<sup>4</sup> Needham J (1930) *The sceptical biologist*, New York, Norton ; Gilbert SF, Sarkar S (2000) Embracing Complexity: Organicism for the 21<sup>st</sup> Century, *Developmental Dynamics*, 219:1-9.

<sup>5</sup> Von Baer (1828) *op. cit.*

<sup>6</sup> Lenoir T (1982) *The Strategy of Life*, D. Reidel, Dordrecht.

conservant soi-même, conserve les autres. Autrement dit, l'individualité organique est un tout qui produit elle-même ses parties<sup>1</sup> et ses parties la produisent à leur tour, faisant du vivant la cause et l'effet de soi-même<sup>2</sup>. La genèse de tout individu au sein de l'espèce obéit pour Kant à une téléologie du développement des germes et dispositions, quoique ce développement reste toujours incomplet au niveau de l'individu. Les potentialités de l'individu sont en un sens préformées. Dans le paragraphe 80 de la *Critique de la faculté de juger*, Kant réfute la *generatio aequivoca*, qui prétend expliquer la production d'un être organisé par la simple mécanique de la matière brute inorganisée. Au contraire, toute production d'individu organique dans la nature est une *generatio univoca* : un individu organique produit, de façon homogène à lui-même, un autre individu organique de même espèce.

L'individu vivant est original dans la nature et n'est pas réductible au mécanisme général, qui ne produit que de l'inorganique. Pour le penser, il faut postuler une finalité naturelle qui est une finalité interne<sup>3</sup>. Tout se passe comme si le vivant était une fin pour lui-même. Une chose naturelle qui est une fin relève d'une finalité interne, et elle est paradoxalement cause et effet d'elle-même. Le vivant est un agir auto-finalisé qui se reproduit en engendrant des semblables et se produit soi-même continûment en sa vie propre. Il n'est pas un produit ou un effet d'un autre, mais est capable de produire soi-même ce qui est nécessaire à sa vitalité. L'individu vivant est un tout qui est tel que chacune de ses parties est d'une certaine façon le tout lui-même, c'est-à-dire une *pars totalis* qui le reproduit en soi-même d'une manière autonome.

Kant en déduit une autre propriété de l'individualité organique, la vicariance, qui consiste dans le fait que le manque d'une partie nécessaire à ses voisines est compensé par d'autres. En cas de lésion par exemple, une autre partie ou un autre organe intervient et accomplit la fonction nécessaire à la place de la partie manquante. L'existence des monstres témoigne à sa manière de la vitalité inventive du vivant : un organisme peut croître de manière monstrueuse, avec quelque difformité, pour sauver sa vie, devant l'obstacle ou la déficience. Il se déforme pour répondre à l'obstacle et se conserver malgré tout. Il est donc non seulement capable de se former pour accomplir son concept mais aussi de se déformer pour le sauver.

L'organicisme est donc étroitement lié à la manière de penser la causalité dans l'embryologie moderne. Il prend racine dans l'idée selon laquelle les causes du développement de l'organisme sont à chercher à l'intérieur de ce dernier et dès le moment de la fécondation.

---

<sup>1</sup> Kant E (1790) *Critique de la faculté de juger*, §64 ss, Ak V, 1922.

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> *Ibid.*



Or, cet « internalisme » s'est renforcé dans la suite de l'histoire de l'embryologie. En effet, aux caractéristiques du développement décrites par l'embryologie moderne s'est ajoutée ensuite, avec l'avènement de la théorie cellulaire notamment, la nécessité de penser la transmission à partir d'unités de base du vivant. Avec la théorie cellulaire est renforcée l'idée d'un développement comme dépliement de facteurs internes, ainsi que celle de l'autonomie de l'individu en développement.

## II. D. La détermination cellulaire du développement

La « théorie cellulaire » s'est développée entre 1820 et 1880, avec comme figures importantes, entre autres, le botaniste allemand Matthias Schleiden, et le physiologiste Theodor Schwann, mais aussi avec Rudolf Carl Virchow et Robert Remak<sup>1</sup>. Cette théorie reconnaît que tous les organismes vivants sont constitués de cellules, unités de base du vivant, et que chaque nouvelle cellule ne peut être formée que par la division de cellules préexistantes. Avec cette théorie, les organismes multicellulaires, tels que les animaux ou les plantes, sont désormais perçus comme des communautés de cellules, et le développement ne peut plus être qu'épigénétique, puisque, durant le développement, de nombreuses nouvelles cellules sont générées par division et de nouveaux types cellulaires sont formés.

Les embryologistes savaient déjà que l'ovule et les spermatozoïdes étaient des cellules, et que tout développement se déroulait par division et croissance des cellules. La voie était donc ouverte pour une explication de l'hérédité en termes de transmission de potentialités essentielles pour le développement de cellule germinale à cellule germinale. August Weismann montre ainsi en 1893<sup>2</sup> que les cellules germinales deviennent différenciées à des moments variés dans l'histoire des groupes puis explique que, ainsi que le montre leur développement, il existe une opposition entre la substance des cellules reproductives qui ne meurent pas et celle des cellules du corps qui sont périssables. Chaque cellule reproductrice contient donc potentiellement deux substances, qui, à des moments variables du développement, se séparent pour donner deux groupes de cellules. Avec la théorie de Weismann se forge l'idée d'une substance qui exerce une influence directe et déterminante sur le développement. Le fait qu'à différentes générations le développement suive toujours le même cours est expliqué en supposant que son point de départ est toujours le même. Dans cette théorie cellulaire du développement, l'environnement

---

<sup>1</sup> Duchesneau F (1987) *Genèse de la Théorie cellulaire*, Paris, Vrin.

<sup>2</sup> Weismann A (1892) *Das Keimplasma: eine Theorie der Vererbung*, Jena, Fisher.

de l'organisme en développement est considéré comme étant constant, ce qui explique qu'il soit laissé de côté dans la théorie.

Dans son texte de 1885, Weismann précise que les tendances héréditaires doivent être portées par le noyau des cellules et plus particulièrement par les chromosomes<sup>1</sup>. Un travail sur des oursins vient compléter la définition de l'hérédité, par la découverte du fait qu'après la fécondation, l'œuf contient deux noyaux, l'un provenant de l'œuf, l'autre du spermatozoïde, qui ensuite fusionnent. La fécondation résulte ainsi en une seule cellule, le zygote, contenant un noyau qui porte les marques des deux parents, ce qui conduisit à l'époque à conclure que le noyau devait contenir les bases physiques de l'hérédité.

À ces recherches est venue s'ajouter, à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, la démonstration selon laquelle les chromosomes qui se trouvent à l'intérieur du noyau du zygote proviennent équitablement des deux noyaux parentaux. Cette démonstration représente ainsi la base physique de la transmission des caractères génétiques d'après les lois de Gregor Mendel : le nombre de chromosomes reste constant d'une génération à l'autre grâce à la méiose, qui divise le nombre de chromosomes en deux, le complément étant restauré lors de la fécondation. Le zygote et les cellules somatiques qui en dérivent se divisent par le processus de mitose, qui maintient le nombre de chromosomes. À partir de là, deux visions du développement s'opposent, qui posent la question de savoir comment les cellules se différencient les unes des autres durant le développement embryonnaire.

## II. D. 1. Le mosaïcisme

L'accent croissant mis sur le rôle du noyau dans les années 1880 conduit Weismann à travailler sur un modèle de développement dans lequel le noyau du zygote contient un certain nombre de facteurs spéciaux ou déterminants. L'idée développée consiste à montrer que pendant que l'œuf fécondé est pris dans les cycles de la division cellulaire (clivage), ces déterminants sont distribués de manière inéquitable aux cellules filles et ainsi contrôlent le développement des futures cellules<sup>2</sup>. Dans ce modèle, le destin de chaque cellule est prédéterminé dans l'œuf par les facteurs reçus durant le clivage. Ce modèle de développement est dit modèle mosaïque, dans la mesure où l'œuf peut être considéré comme une mosaïque de

---

<sup>1</sup> Weismann A (1885) *Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung*, Fischer, Jena.

<sup>2</sup> Dupont JC et Schmitt S (2004) *op. cit.*

déterminants discrets localisés. Le point central de la théorie weismannienne est alors que les divisions cellulaires précoces doivent rendre les cellules filles totalement différentes les unes des autres, du fait d'une distribution non égale des composants nucléiques.

À la fin des années 1880 ont lieu les premières expérimentations qui viennent apporter un soutien à la théorie de Weismann : les travaux de l'embryologiste allemand Wilhelm Roux sur des embryons de grenouilles montrent qu'après le premier clivage d'un œuf fécondé, la destruction d'une des deux cellules avec une aiguille chaude n'empêche pas la cellule restante de se développer en une demi larve. Il en conclut que le développement de la grenouille est basé sur un mécanisme mosaïque, et que le caractère et le destin des cellules est déterminé à chaque clivage<sup>1</sup>.

## II. D. 2. La régulation

Néanmoins, lorsque Hans Driesch répète l'expérience sur un œuf d'oursin, il obtient un résultat totalement différent puisque qu'une *gastrula* complète se forme, quoique sa taille soit plus petite qu'une *gastrula* « normale », se développant en une larve entière et typique. Ce résultat, complètement opposé à celui de Roux, est la première démonstration de la régulation, c'est-à-dire la capacité d'un embryon à restaurer un développement normal, même si certaines portions sont enlevées ou réarrangées très tôt dans le développement. Le fait que les embryons puissent se réguler implique que les cellules puissent interagir les unes avec les autres<sup>2</sup>.

Cette importance des interactions cellulaires est accentuée avec les premières expériences d'induction. En 1924, Hans Spemann et son assistante Hilde Mangold expérimentent une transplantation dans des embryons d'amphibiens<sup>3</sup>. Ils montrent qu'un second embryon, partiel, peut être induit en greffant une petite partie d'un embryon sur un autre au même stade. Le tissu greffé en question provenait de la lèvre dorsale du blastopore. Cette petite région est nommée l'organisateur puisqu'elle semble être ultimement responsable du contrôle de l'organisation d'un corps embryonnaire complet.

---

<sup>1</sup> Roux W (1890) *Gesammelte Abhandlungen über die Entwicklungsmechanik der Organismen*, Leipzig, Wilhelm Engelmann.

<sup>2</sup> Driesch H (1892) Entwicklungsmechanische Studien I-II, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 53, 160-184.

<sup>3</sup> Spemann H (1924) Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren, *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 100, 599-638.

## II. E. Conclusion : le soutien à la perspective organiciste

L'embryologie descriptive soutient ainsi une perspective organiciste engendrée par le développement. Les expérimentations sur la régulation par exemple viennent confirmer l'idée d'une intégration des parties ainsi que celle de propriétés émergentes. L'organicisme est alors établi de manière descendante à partir de l'observation. La robustesse de l'embryon, sa capacité de régulation et son habilité à former de nouvelles structures par la combinaison de différentes régions sont des arguments en faveur d'une perspective organiciste sur l'individu en développement.

Le problème de l'organicisme est qu'il a paradoxalement été confondu, au cours de l'histoire de l'embryologie, avec le vitalisme<sup>1</sup>. En effet, les expérimentations de Driesch sur l'oursin qui ont mis en lumière des phénomènes de régulation ont montré qu'il n'était pas possible de réduire l'embryologie à un mécanisme matérialiste<sup>2</sup>. En 1899, il souligne ainsi que l'embryon contient une force vitale, une entéléchie, qui modèle l'embryon en fonction des besoins de la situation<sup>3</sup>. Dans les deux cas est supposé un mouvement intérieur qui explique le développement de l'embryon.

L'embryologie se développe donc autour de l'explication de la ressemblance et de l'organisation. Elle jette les bases de l'idée selon laquelle c'est par le dépliement de facteurs internes qu'il est possible d'expliquer la formation d'un nouvel individu. À travers la centralité des questions de la morphologie et de l'hérédité, c'est l'idée d'un internalisme, selon lequel l'individu se développerait à partir de facteurs déjà présents, qui est mise en valeur. Si cet internalisme s'incarne de manière paradigmatique dans le préformationnisme, il est possible d'affirmer que l'histoire contemporaine de la biologie du développement s'apparente à celle de la résurgence d'une forme de préformationnisme.

## III. Les formes de la conception internaliste du développement aux XX<sup>e</sup> et XXI<sup>e</sup> siècles.

---

<sup>1</sup> Maienschein J (1991) T.H. Morgan's Regeneration, Epigenesis, and (W)holism, In Charles Dinsmore (ed) *History of Regeneration Research*, Cambridge, Cambridge University Press, 133-149.

<sup>2</sup> Driesch H (1894) *Analytische theorie der organischen entwicklung*, Leipzig, W. Engelmann.

<sup>3</sup> Driesch H (1899) Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge Ein Beweis vitalistischen Geschehens, in Arch. Entwicklungsmech. Bd. 8.

Nous avons analysé la question du préformationnisme tel qu'il a été pensé aux XVIII<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècles dans la section précédente. Cette section entend souligner les formes qu'il a prises au XX<sup>e</sup> puis au XXI<sup>e</sup> siècle, notamment à partir de l'émergence de la biologie moléculaire.

La conception internaliste du développement prend en effet aujourd'hui la forme d'un réductionnisme génétique, selon lequel les gènes et leurs produits jouent un rôle majeur dans le développement et forment les causes du développement. Cette conception repose en partie sur l'idée selon laquelle est considérée comme cause en biologie ce qu'on peut manipuler. Or, l'environnement ne se laisse pas manipuler – à l'exception de certains paramètres déterminés – aussi aisément que les organes ou gènes de l'organisme étudié. Dès lors, si la génétique est le lieu par excellence d'un internalisme, il n'en reste pas moins que cette idée prend racine dans la mécanique développementale qui fait de l'embryologie une discipline de laboratoire.

### **III. A. L'étude des mécanismes physiologiques du développement de l'œuf jusqu'à l'âge adulte**

Avec le XX<sup>e</sup> siècle émerge la science de la mécanique développementale (*Entwicklungsmechanik*) ou embryologie physiologique. Cette approche, dont le programme a été annoncé par Wilhelm Roux, étudie les mécanismes physiologiques par lesquels l'œuf devient adulte. L'anatomie comparée, qui constituait le contexte d'étude du développement jusque-là, est alors remplacée par l'expérimentation<sup>1</sup>. Mécanique développementale et expérimentation sont ainsi devenues synonymes de modernité dans l'étude du développement. Parmi les idées principales du programme de la mécanique développementale se trouve l'idée selon laquelle les principales causes de la production de la forme sont à trouver à l'intérieur de l'organisme et non à l'extérieur, le mécanisme s'opposant en cela à une forme de vitalisme. Si certaines des théories épigénétiques mécanistes modernes travaillent à une conception dynamique du développement et de l'individualité, la tendance majeure de cette nouvelle voie dans l'étude du développement reste l'abstraction de l'organisme en développement de son contexte naturel et le contrôle des paramètres environnementaux, pour mieux les éliminer.

---

<sup>1</sup> Gilbert SF (2003) The reactive genome, In Müller, G.B. and Newman, S.A. (eds.), *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*, Cambridge, MIT Press, p. 87-101.

Les questions posées ainsi que les méthodes utilisées pour étudier le développement à partir du programme de la mécanique développementale ont donc conduit à manipuler des parties des embryons – et non plus à opérer une observation minutieuse – au sein d’expérimentations contrôlées. Dans certains cas, cette « nouvelle » discipline s’est efforcée de maintenir une racine environnementale au développement, en changeant les paramètres environnementaux, mais la plupart des expérimentations ont été faites dans le but de comprendre les parties de l’embryon et leurs relations. Il s’est donc agi majoritairement d’isoler les cellules ou encore de faire des expériences de transplantation par exemple. La biologie du développement est ainsi devenue une discipline de laboratoire où les chercheurs manipulaient les embryons une variable après l’autre<sup>1</sup>. Parmi les chercheurs dominants dans ce programme se trouve Theodore Boveri, dont le rôle dans la naissance de la génétique, et en particulier dans l’élaboration de la théorie chromosomique de l’hérédité, est important. Cette théorie stipule que ce sont les chromosomes du noyau qui contiennent l’information génétique, quoique Boveri ait reconnu que l’organisation du cytoplasme, et notamment l’existence d’une polarité dans le cytoplasme, puisse représenter un facteur essentiel du développement et par conséquent de l’hérédité.

Des travaux de l’embryologie, la discipline a retenu une présentation du développement à travers divers mécanismes sur lesquels il semble y avoir accord. La mécanique développementale, majoritairement expérimentale, commence à isoler certaines cellules afin de déterminer leur rôle dans le développement. Avec l’avènement de la biologie moléculaire, place a alors été faite à une étude du développement au niveau microscopique des interactions moléculaires et ce, indépendamment de tout facteur extérieur et environnemental – accentuant l’idée que l’organisme en développement s’individue de l’intérieur.

### **III. B. La génétique du développement**

À partir de des années 1930 notamment, la génétique devient un nouveau contexte épistémologique ainsi qu’une nouvelle méthode au sein de laquelle le développement peut être compris et étudié. Ce nouveau contexte est incarné notamment par la figure de Thomas Hunt Morgan, embryologiste devenu ensuite généticien, qui a reposé les questionnements à propos du développement en questionnements génétiques<sup>2</sup>. Selon lui, les gènes portés par les

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Morgan TH (1936) *Embryologie et génétique*, Paris, Gallimard, collection L’avenir de la science.

chromosomes sont à l'origine de presque tous les processus développementaux. Ainsi la contribution du cytoplasme se trouve-t-elle elle-même sous l'égide du matériel nucléaire. En 1932, Alfred Sturtevant, étudiant de Morgan, explique au Congrès International de Génétique<sup>1</sup> que l'intégralité du développement peut être comprise par l'étude de l'action des gènes :

Un des problèmes centraux de la biologie est la différenciation – comment un œuf se développe-t-il en un organisme pluricellulaire complexe ? C'est, bien sûr, le problème traditionnel de l'embryologie. Mais il apparaît aussi en génétique, sous la forme de la question : comment les gènes produisent-ils leurs effets<sup>2</sup>?

Avec le contexte de la génétique comme méthode pour comprendre le développement s'affirme progressivement l'idée selon laquelle le développement est avant tout un problème de différenciation cellulaire, qui elle-même se comprend en tant que sous-catégorie de l'expression des gènes<sup>3</sup>.

La génétique a ainsi modifié l'ontologie de la biologie du développement. Alors que l'approche physiologique du développement était holistique dans sa démarche, décrivant le destin d'une cellule par exemple dans et par ses interactions avec d'autres cellules, l'approche génétique du développement a entraîné une forme de réductionnisme dans laquelle les gènes sont à l'origine du phénotype dans son ensemble, ce qui signifie que tous les processus par lesquels le phénotype est construit sont considérés comme des épiphénomènes de l'expression génétique elle-même. Cette idée a été renforcée par la biologie moléculaire définissant la vie comme une manifestation de l'ADN.

Si les contextes physiologique et génétique peuvent aisément être séparés quant à leur méthodologie et leur ontologie, Richard Lewontin souligne néanmoins une continuité entre les deux contextes d'étude du développement : selon lui, ce qui fait la continuité entre ces deux contextes, c'est la mise à l'écart de l'environnement pour penser le développement<sup>4</sup>. La tradition physiologique met de côté l'habitat dans lequel l'organisme étudié se développe, là où

---

<sup>1</sup> Sturtevant AH (1932) The use of mosaics in the study on the developmental effects of genes. In Proceedings in the Sixth International Congress of Genetics, 304. New York, Macmillan. "One of the central problems of biology is differentiation—how does an egg develop into a complex many-celled organism? That is, of course, the traditional problem of embryology. But it also appears in genetics in the form of the question: How do genes produce their effects."

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> Gilbert SF (2003) *op. cit.*

<sup>4</sup> Lewontin RC (1991) *Biology as Ideology: The Doctrine of DNA*, New York, Harper Collins.

la tradition génétique laisse souvent de côté l'environnement constitué aussi bien par le cytoplasme que par l'organisme lui-même, et dans lequel les gènes agissent.

Le réductionnisme génétique, s'il a consisté en une position méthodologique plus qu'ontologique, a pris la forme d'études diverses telles que celles de l'expression et du contrôle des gènes, de la communication cellulaire, ou encore du destin cellulaire. Mais nombre de manuels de biologie développementale réduisent les différents questionnements sur le développement à un problème unique et majeur : celui de la manière dont les gènes dirigent les processus développementaux. Ainsi le premier chapitre du manuel *Principles of Development* de Lewis Wolpert et Cheryll Tickle, publié en 1997 pour la première fois, affirme-t-il :

Une grande partie de l'enthousiasme en biologie du développement aujourd'hui provient de la compréhension grandissante de la manière dont les gènes dirigent ces processus développementaux, et le contrôle génétique est l'un des thèmes principaux de cet ouvrage<sup>1</sup>.

Le but de Wolpert, mais de bien d'autres biologistes du développement, est ainsi de trouver des principes généraux du développement, ou mécanismes généraux qui s'appliqueraient à tous les organismes pluricellulaires, et qui manifesteraient le développement comme dépliement de facteurs internes. En favorisant l'idée de principes universels du développement, il met l'accent sur l'idée que ces principes seraient internes et rendus possibles par des mécanismes génétiques communs. Il serait alors possible d'expliquer le déroulement du développement sans tenir compte des paramètres dits extérieurs.

### **III. B. 1. Des gènes du développement**

L'idée qu'il existe des gènes du développement repose en amont sur la structure gènes-protéines, considérée comme primordiale dans la communication cellulaire liée au développement. En effet, l'expression des gènes à l'intérieur des cellules conduit à la synthèse de protéines responsables des propriétés particulières des cellules et de leur comportement, ce qui, en retour, détermine le cours du développement embryonnaire. Les modèles de l'activité

---

<sup>1</sup> Wolpert L, Tickle C (2011) *Principles of Development*, Fourth edition, Oxford University Press, p. 1 : "Much of the excitement in developmental biology today comes from our growing understanding of how genes direct these developmental processes, and genetic control is one of the main themes of this book".



génétique passée et actuelle confèrent un certain état ou une certaine identité à une cellule à un moment donné, qui sont reflétés dans son organisation moléculaire. Au-delà de ces mécanismes se trouve un second processus : la communication intercellulaire ou signalement de cellule à cellule, définie comme les changements dans la forme de la cellule, le mouvement cellulaire, la prolifération de la cellule ou la mort cellulaire.

Or, ce qu'une cellule peut faire est largement déterminé par les protéines présentes en elle. Les gènes contrôlent ainsi le développement surtout en spécifiant quelles protéines sont produites dans quelles cellules et à quel moment. Dans ce sens, les gènes ne sont que des participants passifs dans le développement, en comparaison des protéines pour lesquelles ils codent, qui sont les agents qui déterminent directement le comportement cellulaire, ce qui inclut la détermination de quels gènes sont exprimés<sup>1</sup>.

À partir de ces données, une question intéressante est celle de savoir combien de gènes dans le génome sont des « gènes du développement », c'est-à-dire des gènes requis spécifiquement pour le développement embryonnaire. Dans le développement de la drosophile, 60 gènes sont directement impliqués dans la formation de patrons jusqu'au moment où l'embryon se divise en segment. Beaucoup de gènes changent leur activité pour agir de manière plus systématique durant le développement, ce qui suggère qu'il pourrait y avoir des gènes du développement. Une analyse systématique d'une majorité du génome de *Caenorhabditis* suggère que presque 9% des gènes sont impliqués dans le développement. Les gènes développementaux codent typiquement pour des protéines impliquées dans la régulation d'un comportement cellulaire – récepteurs, facteurs de croissance, protéines de signalement intracellulaire et protéines de régulation génique. La plupart de ces gènes sont utilisés durant la vie entière d'un organisme, mais d'autres ne sont actifs que durant le développement embryonnaire<sup>2</sup>.

Etant donné que toutes les étapes clés du développement reflètent des changements dans l'activité des gènes, il est tentant de penser le développement uniquement en termes de mécanismes de contrôle de l'expression des gènes. L'expression des gènes n'est alors que la première étape d'une cascade de processus cellulaires qui conduisent, *via* la synthèse de protéines, à des changements dans le comportement cellulaire et ainsi dirigent le cours du développement embryonnaire. Les protéines sont ce qui conduit le développement, et l'idée

---

<sup>1</sup> Dupont JC et Schmitt S (2004) *op. cit.*

<sup>2</sup> Gilbert SF (1985) *op. cit.*

d'un programme du développement fait alors sens. Ce qu'il s'agit d'expliquer est ainsi la constance et la fidélité du développement, la manière dont une telle fidélité est atteinte, ainsi que les similarités entre espèces.

Pour la théorie moléculaire et génétique du développement, le développement doit avoir une telle constance, afin de faire face aux fluctuations qui arrivent à la fois à l'intérieur de l'embryon et dans l'environnement. Les fluctuations internes incluent de petites mutations ou des changements dans les concentrations de molécules. Les changements dans l'environnement incluent la température et les produits chimiques par exemple. Un des problèmes centraux de fidélité est relié à la formation de patron. Comment les cellules savent-elles qu'elles doivent se comporter de telle manière dans une position particulière ? La voie par laquelle la fidélité dans le développement est assurée est l'apparente redondance des mécanismes et les *feedbacks* négatifs. Il y a redondance lorsqu'il y a deux voies ou plus pour porter un même processus ; si l'une échoue pour n'importe quelle raison, une autre fonctionnera toujours. Dans le cas des *feedbacks* négatifs, le produit final d'un processus inhibe une étape qui avait lieu plus tôt et ainsi maintient constant le niveau de produit. Un exemple classique se situe dans le métabolisme, où le produit final d'un chemin biochimique inhibe une enzyme qui agit plus tôt dans le chemin.

La similarité dans les mécanismes développementaux et dans les gènes chez des animaux tellement distincts est ainsi considérée comme le résultat d'un processus évolutif. Tous les animaux ont évolué à partir d'un seul ancêtre multicellulaire. La théorie darwinienne de base est que les changements dans les gènes altèrent la manière dont un organisme se développe, et ces changements dans le développement, en retour, déterminent la manière dont un adulte interagira avec son environnement.

De ces avancées en matière de génétique du développement naît alors la tentation d'évoquer un programme du développement, porteur de l'information nécessaire au bon déroulement du processus. Si la littérature en biologie moléculaire regorge d'analyses sur l'idée d'un programme génétique, il est notable que l'idée est fort prégnante en biologie du développement, convergeant vers une forme renouvelée de préformationnisme.

### **III. B. 2. L'information et le programme du développement**

La plupart des manuels de développement avancent ainsi l'idée selon laquelle toute l'information nécessaire au développement embryonnaire est contenue dans l'œuf fécondé. Ici

comme dans la biologie moléculaire et génétique en général, le vocabulaire utilisé est emprunté au domaine informatique. La question devient alors celle de savoir comment cette information est interprétée pour donner naissance à un embryon. Le concept d'information en biologie moléculaire est notamment hérité de la conception de Claude Shannon<sup>1</sup>. D'après cette conception, il est possible de distinguer un sens faible et un sens fort de l'information. Le sens faible porte sur des connexions informationnelles entre événements, des corrélations ordinaires (ou non accidentelles). Un signal porte une information sur une source, si on peut prédire l'état de la source à partir du signal. Pour Shannon, est source d'information tout ce qui a un nombre d'états alternatifs qui peuvent être réalisés en une occasion particulière. Toute autre variable porte une information sur la source si son état est corrélé avec l'état de la source. Cette conception, utile en biologie, représente un usage instrumentaliste de l'information. Le sens plus riche ou fort présente l'information sémantique ou intentionnelle, c'est-à-dire l'idée selon laquelle les gènes jouent un rôle spécial, d'instruction, dans le développement, disant à l'embryon comment grandir. En ce sens, l'idée souvent retenue en biologie moléculaire du développement est celle selon laquelle le génome d'un œuf fécondé prédit beaucoup du phénotype final.

Cette idée renvoie ainsi à la possibilité que la structure de l'organisme soit encodée dans un programme descriptif dans le génome. Wolpert refuse néanmoins cette idée et avance que le génome contient le programme des instructions pour faire un organisme, c'est-à-dire un programme générateur, qui détermine où et quand les différentes protéines sont synthétisées et ainsi contrôle la manière dont les cellules se comportent<sup>2</sup>. Un programme descriptif, comme un schéma ou un plan, décrit un objet dans le détail, alors qu'un programme générateur décrit comment faire un objet.

### **III. C. Des principes universels au « calcul » de l'embryon**

Si l'on suit l'idée selon laquelle le développement pourrait ne reposer que sur quelques principes généraux, l'affirmation suivante peut être développée : le développement d'un organisme multicellulaire à partir d'une seule cellule est un processus complexe ; néanmoins, quelques principes de base seulement seraient requis pour commencer à donner du sens au

---

<sup>1</sup> Shannon C (1948) A Mathematical Theory of Communication, *Bell System Technical Journal*, 27: 379–423, 623–656.

<sup>2</sup> Wolpert L, Tickle C (2011) *op. cit.*

processus développementaux. Dès 1994, Wolpert pose la question de savoir s'il sera bientôt possible de « calculer » l'embryon<sup>1</sup>, et évoque des concepts clés, ou outils conceptuels, essentiels à toute étude du développement et partagés par différents types d'organismes<sup>2</sup>. Les gènes contrôlent le développement en déterminant où et quand les protéines sont synthétisées. L'activité des gènes met en place des réseaux d'interactions intracellulaires entre les protéines et les gènes et entre protéines, ce qui permet de conférer aux cellules leurs propriétés. Parmi ces propriétés se trouve la capacité à communiquer avec les autres cellules et à leur répondre. Ce sont ces interactions entre cellules qui déterminent comment l'embryon se développe. Dès lors, le développement pourrait s'expliquer à partir de ces mécanismes internes seulement, sans qu'il soit besoin de tenir compte de l'extérieur, dont le rôle semble alors mineur.

Ainsi, dans la plupart des embryons, la fécondation est immédiatement suivie de la division cellulaire. Cette étape se nomme le clivage, et consiste en la division de l'œuf fécondé en un certain nombre de petites cellules. Il n'y a pas d'augmentation de la taille de chaque cellule entre chaque division par clivage : les cycles cellulaires du clivage consistent simplement en des phases de réplication de l'ADN, de mitose, et de division cellulaire.

Le développement est ainsi essentiellement l'émergence de structures organisées à partir d'un groupe très simple de cellules initiales. Il est ainsi possible, d'après Wolpert, de mettre au jour quatre processus développementaux principaux : la formation d'un patron, la morphogénèse, la différenciation cellulaire, et la croissance<sup>3</sup> :

- 1) La formation d'un patron est le processus par lequel l'activité cellulaire est organisée dans le temps et dans l'espace de telle sorte qu'une structure bien ordonnée se développe dans l'embryon. Dans le bras qui se développe, par exemple, la formation d'un patron permet à la cellule de « savoir » s'il faut faire des doigts, ou bien encore où doivent se former les muscles. La formation d'un patron est atteinte par des mécanismes cellulaires et moléculaires variés dans les différents organismes et à des stades de développement différents. Elle implique initialement la mise en place d'un plan général définissant les axes principaux de la structure de l'embryon, allant de la tête (antérieur) à la queue (postérieur) et du dos à l'avant (dorsal-ventral).

---

<sup>1</sup> *Ibid.* Wolpert et Tickle utilisent le verbe « compute » dans le texte. Leur but est alors de souligner la nature logique du programme du développement. Ils pensent ainsi une conception formelle des processus morphogénétiques à travers une simplification analysant les acides nucléiques et les protéines, abstraction faite des réponses comportementales des cellules.

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> *Ibid.*

Avant même que les axes du corps deviennent évidents, les œufs et embryons montrent une certaine polarité, ce qui signifie qu'ils ont une orientation intrinsèque. La polarité peut être spécifiée par un gradient dans une protéine ou une autre molécule. Beaucoup de cellules dans l'embryon en développement ont leur propre polarité et ceci peut résulter en une polarité au sein d'une agrégation de cellules, à la manière d'une flèche directionnelle qui serait présente dans toutes les cellules.

En même temps que la formation des axes, les cellules sont distribuées aux différents feuillets embryonnaires : ectoderme, mésoderme et endoderme. Pendant la formation d'un patron, ces feuillets acquièrent des identités différentes de telle sorte que des patrons spatiaux organisés de cellules différenciées émergent, comme l'arrangement de la peau, des muscles, du cartilage, ou l'arrangement des neurones dans le système nerveux.

- 2) Le second processus développemental important est le changement de forme ou morphogénèse. Durant certaines étapes du développement, il y a des changements radicaux dans la forme, dont par exemple la gastrulation. Presque tous les embryons animaux passent par la gastrulation, pendant laquelle l'endoderme et le mésoderme se déplacent vers l'intérieur et le plan principal émerge. Pendant la gastrulation, les cellules à l'extérieur de l'embryon se déplacent vers l'intérieur.

La morphogénèse peut aussi impliquer une migration des cellules importante, ou encore un processus de mort cellulaire programmée, ou apoptose, important.

- 3) Le troisième processus développemental est la différenciation cellulaire au cours de laquelle les cellules deviennent structurellement et fonctionnellement différentes les unes des autres.
- 4) Enfin, le dernier processus développemental est la croissance, c'est-à-dire l'augmentation de la taille. En général, il y a peu de croissance dans l'embryon précoce. La croissance peut être générée par différents moyens : la multiplication cellulaire, l'augmentation de la taille des cellules, la déposition de matériels extracellulaires, comme les os ou coquilles. La croissance peut aussi être morphogénétique : taux de croissance différents entre les organes ou parties du corps<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

Selon Wolpert, ces quatre processus développementaux ne sont ni complètement indépendants les uns des autres ni complètement liés, mais ils représentent les mécanismes d'un programme de développement qui pourrait, avec l'augmentation de nos connaissances, déboucher sur la possibilité d'un « calcul » total de l'embryon. Cette notion de « calcul » de l'embryon est portée par la génétique du développement et sous-tend une ontologie proche d'un préformationnisme, cette fois moléculaire ou génétique.

### **III. D. Une nouvelle forme de préformationnisme ?**

Avec l'avènement de la biologie moléculaire, l'un des projets de la biologie en général, mais aussi de la biologie du développement en particulier, a consisté à réinterpréter les propriétés du vivant comme des épiphénomènes des gènes. La biologie du développement est devenue l'étude de l'expression différentielle des gènes plus que la tentative d'identifier les principes qui sous-tendent la construction de la forme<sup>1</sup>.

Avec la théorie génétique du développement et le programme développemental qu'elle propose, nous assistons ainsi à ce que beaucoup ont nommé une nouvelle forme de préformationnisme, selon lequel il existe déjà, préformé dans le zygote, tout le matériel nécessaire à son développement<sup>2</sup>. Certes, il ne s'agit plus de dire que l'embryon est déjà formé entièrement au départ, mais que le matériel requis pour le développement est déjà présent et n'attend que l'actualisation de ses potentialités.

Si poser la question des caractéristiques propres d'un être vivant, c'est se demander à la fois quelles sont les caractéristiques qui sont uniques à l'individu en question et quelles sont celles qu'il partage avec d'autres êtres vivants, la position géocentrique, accentuée dans les années 1960-1970 avec la conception informationnelle du vivant, a laissé croire que ces questions pouvaient trouver une réponse directe et relativement simple. L'identité de l'individu serait construite par et dans la totalité des éléments issus de la cellule œuf, et la nature de l'individualité résiderait ainsi dans les constituants physico-chimiques qui rendent possible le développement. Jacques Loeb affirme ainsi dès 1916 que si certains biologistes pensent l'environnement influence l'organisme, il n'en reste pas moins que cette affirmation est mineure, et qu'elle n'est pas de nature à remettre en question la conception physico-chimique

---

<sup>1</sup> Gilbert SF (1996) *op. cit.*; Gilbert SF, Sarkar S (2000) *op. cit.*

<sup>2</sup> Gilbert SF (2003) *op. cit.*

de la vie, tant nombre de cas nous conduisent à penser qu'elle est loin d'être une idée universelle<sup>1</sup>.

Or, le développement lui-même nous montre que parler d'un programme du développement pose problème. Tout d'abord parce que la communication cellulaire peut se faire à partir de propriétés « fugaces », comme des changements dans l'adhésivité des membranes plasmiques. Ensuite parce que la mémoire cellulaire requise pour développer certaines propriétés spécifiques aux organes est déterminée par la position des ascendants de la cellule, permettant une mémoire « collective » cellulaire. Or cette mémoire ne rend possible la déduction d'aucun programme du développement de l'individu<sup>2</sup>. Cette idée conduit à rester prudent face à l'idée d'un programme du développement quel qu'il soit, la biologie moléculaire ne constituant alors pas le seul angle par lequel le développement puisse être étudié de manière fructueuse. Au mieux, et c'est ce qu'elle a permis, la génétique moléculaire permet d'ouvrir la voie à de nombreuses perspectives nouvelles sur le développement, mais elle n'en épuise pas les principes dans un programme.

Les différentes formes de préformationnisme dans le développement conduisent donc à une conception statique, close, dirigiste, dont l'internalisme souffre. Avec les avancées de la génétique, cette affirmation a peu à peu pris la forme de l'idée suivante : l'organisme individuel est une entité génétiquement homogène. Or, cette définition se décline selon les domaines de la biologie dans lesquels on se trouve, mais reste appuyée sur une conception essentialiste de l'individu. Cette conception se fonde entre autres sur l'étymologie du concept d'individu<sup>3</sup> - indivisible. Le principe d'indivisibilité de l'individu, qui serait logé de manière privilégiée dans son génome, va de pair, dans ce contexte, avec la notion d'autonomie qui entoure la définition de ce concept, et qui regarde l'individu comme un tout quasiment auto-constitué<sup>4</sup>.

---

<sup>1</sup> Loeb J (1916) *The organism as a whole, from a physicochemical viewpoint*, New York, Putnam, ch.XII.

<sup>2</sup> Chandebais R (1989) *Le gène et la forme ou la démythification de l'ADN*, Montpellier, Editions Espaces 34.

<sup>3</sup> Du latin *individuum*, indivisible

<sup>4</sup> Cette idée est liée aux métaphores informationnelles (le programme génétique) qui sous-tendent la génétique. Dans la perspective selon laquelle les gènes apportent de l'information, on entend information comme information sémantique ou intentionnelle. Si les gènes sont perçus comme contenant un message, alors ce dernier a apparemment un contenu prescriptif ou informatif (et non descriptif ou indicatif). Cela correspond, appliqué à la biologie du développement, à l'idée que les gènes jouent un rôle spécial – ils définissent des instructions – dans le développement, disant à l'embryon comment se développer.

Or, si l'idée de génocentrisme a été critiquée de manière importante – et l'est toujours – il n'en reste pas moins que l'argument selon lequel il existe une relation spécifique entre l'organisme et ses gènes reste relativement inchangé et bien présent. De fait, malgré un déclin de l'idée du génocentrisme et plus largement de la perspective essentialiste, la conception du développement comme dépliement de facteurs internes a implicitement donné crédit à une conception de l'individu dont le ressort principal est l'essentialisme, ou le substantialisme, porté par l'idée que les gènes sont le substrat sur lequel le développement repose.

### **III. E. Conclusion**

L'analyse du traitement des causes en biologie du développement montre donc une forme de préformationnisme récurrent et souligne le fait que l'individu en développement est considéré sous la forme d'une substance fixe dont le développement ne serait que le dépliement de facteurs internes.

À partir de là, toute tentative de sortir du préformationnisme doit passer par la confrontation entre ce qui est considéré comme l'« intérieur » de l'individu en développement, et une « extériorité », qui s'incarne dans la question du milieu. C'est en confrontant l'individu en développement avec son milieu ou environnement qu'il est alors possible de repenser une causalité qui tiendrait compte des différents facteurs qui interviennent dans le développement de l'individu.

Or, les tentatives de dépassement de l'internalisme ont développé un appareillage théorique et conceptuel qui a rendu possible l'ouverture de l'individu en développement à de nouvelles perspectives de recherches. C'est cette tentative de dépassement de l'internalisme, les formes qu'elle a revêtues, ainsi que leurs limites, qui fera l'objet de la seconde partie de ce travail.





# PARTIE II LES SOLUTIONS PROPOSÉES ET LEURS LIMITES

Après avoir montré qu'il existe des difficultés dans les conceptions de l'individu et du développement et que ces biais reposent en partie sur la conception de la causalité à l'œuvre dans le développement, cette seconde partie s'attache à analyser les solutions qui ont été proposées et qui rendent possible une conception plus adéquate de l'individu en développement. Elle analyse notamment les moyens et outils d'une réintroduction du milieu dans la causalité du développement, ainsi que l'ouverture des frontières de l'individu. Autrement dit, elle souligne la nécessité d'une prise en compte de l'individu en construction, tant dans sa forme spatiale que temporelle.

C'est en effet l'idée d'une pensée de l'individu en construction, d'un être dynamique dont la forme reposerait sur de nouvelles frontières temporelles et spatiales, qui a guidé les recherches épistémologiques relatives à la biologie du développement. Parmi les partisans d'une refonte du concept d'individu en développement se trouvent notamment des courants comme la théorie des systèmes en développement, l'évo-dévo devenue ensuite l'éco-évo-dévo (pour écologie, évolution et développement), mais aussi la conception de l'être processuel, dont nous analyserons l'héritage. Ces entrées nouvelles en biologie du développement ont considérablement changé le paysage épistémologique des recherches sur le sujet et ont contribué à ouvrir l'individu en développement à tous les facteurs qui le constituent, sur la base d'une analyse complète des causes développementales. Il s'est agi, par le biais d'une opposition entre le statique et le dynamique notamment, de réévaluer le rôle des facteurs environnementaux dans le développement.

Nous entendons souligner ici que cette opposition, qui traverse notre thèse, prend racine dans une histoire de l'être en devenir qui, si elle a joué un rôle majeur dans la redéfinition de l'individu en développement, mérite toutefois une refonte à partie d'outils nouveaux qui rendent possible son application de manière plus adéquate.

## **1. Les fondements de l'opposition du statique et du dynamique**

L'idée d'une pensée de l'individuation plus que d'une entité individuelle n'est pas nouvelle. Elle prend racine dans une tradition philosophique qui entend substituer une pensée du mouvement à celle de la fixité et de la substance. Dans ce cadre de pensée, il importe de trouver les outils pertinents pour penser ce qui devient et non plus ce qui est, ce qui se transforme et non plus l'abstraction que la perception en fait. Dès lors, si les solutions au substantialisme qui ont été offertes en biologie du développement insistent sur le caractère dynamique ou processuel de l'individu, elles reprennent à leur compte une opposition

traditionnelle entre le statique et le dynamique, dont les sources sont éclairantes pour notre propos.

En outre, l'idée d'une prise en compte de la transformation, de la fluence et du mouvement, c'est-à-dire l'idée d'une conception de l'être comme être en devenir et non pas entité fixe, trouve en partie ses fondements dans la philosophie de Whitehead, et, plus loin encore dans un contexte héraclitéen. Dans cette perspective sur la temporalité, l'idée développée souligne d'une part que la fluence prime sur la fixité et qu'il est nécessaire de prendre en compte transformation et mouvement pour comprendre le monde et ce qui le compose, et d'autre part qu'il est des questions en philosophie - et ici en philosophie de la biologie - qui ne peuvent être pensées qu'au sein d'une ontologie processuelle, et d'une métaphysique de l'être en devenir.

L'idée d'une ontologie processuelle renvoie en effet à une conception du monde comme étant fondé non pas sur la stabilité mais du mouvement. Cette conception souligne l'idée, développée par Héraclite notamment, selon laquelle tout est en constant devenir<sup>1</sup>. Le monde est alors considéré comme fondé sur une absence de tranquillité fondamentale selon laquelle tout tend vers son propre changement. Dans la conception héraclitéenne, l'univers se caractérise ainsi comme un flux continu et cette conception est sous-tendue par l'idée d'une préséance du mouvement sur l'Être, dans la mesure où il n'y a pour Héraclite de réel que le changement. L'Être est ainsi le moyen par lequel la substance véritable qu'est le mouvement se manifeste. Par exemple, le fleuve garde son identité dans et par le mouvement de ses eaux<sup>2</sup>.

La conception héraclitéenne, se fonde en dernier ressort sur l'idée selon laquelle l'origine et le devenir des choses sont tributaires du principe d'opposition. L'apparition et le maintien des êtres sont alors assurés par un conflit des contraires, qui permet le maintien de la pluralité. De fait, l'unité de l'univers en devenir est contenue dans sa diversité. De même, dans le monde vivant, la stabilité de certaines entités ne peut et ne doit pas être considérée comme une donnée primitive ni définitive. Elle est ce qui doit être expliqué par le biais des processus qui la rendent possible. Aussi, considérer une ontologie processuelle pour définir le vivant, et plus précisément les entités qui le composent, revient-il à prendre en considération le mobilisme héraclitéen en tant qu'il souligne la nécessité de penser le mouvement avant de penser l'être, le premier conditionnant le second.

---

<sup>1</sup> Héraclite, *Fragments*, In Thonnard FJ (1963), *Extraits des grands philosophes*, Desclée & Cie.

<sup>2</sup> « On ne peut pas entrer une seconde fois dans le même fleuve, car c'est une autre eau qui vient à vous ; elle se dissipe et s'amasse de nouveau ; elle recherche et abandonne, elle s'approche et s'éloigne. Nous descendons et nous ne descendons pas dans ce fleuve, nous y sommes et nous n'y sommes pas ». Héraclite, *Fragments*, In Thonnard FJ (1963) *op. cit.*, p. 3-4.

Cette application de la prise en compte de l'être en devenir à la biologie et au concept d'individu notamment, a été entreprise par Whitehead, dont l'influence sur l'idée d'une ontologie du processus en biologie est manifeste. En effet, dans son ouvrage *Procès et réalité*, Whitehead part du constat suivant : dans l'ensemble, l'histoire de la philosophie donne raison à l'accusation de Bergson selon laquelle l'intellect humain spatialise l'univers, tend à ignorer ce qu'il nomme la fluence et à l'analyser au moyen de catégories statiques. Il développe alors deux concepts pour caractériser cette fluence : la concrescence et la transition<sup>1</sup>.

La concrescence désigne le processus par lequel l'univers acquiert une individualité propre, c'est-à-dire acquiert une unité malgré sa pluralité, chaque élément ayant une fonction dans la constitution de l'unité nouvelle. Cet « accès au concret »<sup>2</sup> est pour l'auteur une forme d'actualisation dans laquelle le processus de devenir concret est indissociable de l'individu produit *in fine*. L'individu n'est ainsi pour lui rien d'autre que ce processus d'individuation appelé concrescence<sup>3</sup>. La transition représente quant à elle le processus par lequel une actualisation (un individu) acquise renvoie à une actualisation en voie d'acquisition<sup>4</sup>. Autrement dit, le concept de transition pense ici la possibilité pour l'individu d'évoluer, de se transformer en une nouvelle entité. Whitehead peut alors penser le lien entre les notions d'organisme et de processus, en soulignant que l'organisme ne saurait être une entité statique :

La notion d'« organisme » se combine avec celle de « procès » d'une double façon. La communauté des choses actuelles est un organisme, mais ce n'est pas un organisme statique. C'est une incomplétude en procès de production. Ainsi, « procès » désigne en premier lieu l'expansion de l'univers, eu égard aux choses actuelles ; et « organisme » désigne en premier lieu l'univers à n'importe lequel des stades de son expansion. En ce sens, un organisme est un *nexus*<sup>5</sup>.

Whitehead ouvre donc ici la voie d'une pensée de l'individualité en termes de processus dont il faudrait analyser les changements dans le temps. Contre une individualité statique qui pourrait être embrassée par une ontologie substantialiste, il s'agit ici de poser une individualité

---

<sup>1</sup> Whitehead A (1929) *Procès et Réalité*, Paris, nrf, Editions Gallimard, Chapitre X « Procès », I.

<sup>2</sup> *Ibid*

<sup>3</sup> *Ibid*, II

<sup>4</sup> *Ibid*, V

<sup>5</sup> *Ibid*, V

qui s'actualise avec le temps, et dont une conception substantielle ne saurait comprendre les fondements et fonctions.

Penser l'individualité, et plus spécifiquement ici l'individualité biologique, en termes de processus, permet ainsi une prise en compte de la temporalité du développement de l'individu plus juste en comparaison de concepts statiques. Aussi le développement et l'individu qui se développe nécessitent-ils la prise en compte des différentes étapes par lesquelles l'individualité se construit, et c'est pourquoi le développement semble l'un des biais les plus pertinents pour aborder la question de l'individualité biologique. Or, l'idée d'une ontogénie comme individuation doit à l'épistémologie française, et notamment aux travaux de Simondon, une conception de l'être en relation, dont l'étude offre un cadre de pensée aux analyses actuelles de la philosophie de la biologie.

## 2. L'individuation chez Simondon

Pour Simondon, l'individu est une coupe dans le temps tel qu'il est figé par la tradition. Ce qui est réel est alors le temps, l'individu n'étant qu'une illusion. La modernité a donné une primauté ontologique à l'individu constitué<sup>1</sup>. C'est l'individu constitué qui est à expliquer. On ne cherche nullement à en expliquer la genèse, la venue à l'existence. L'individu représente alors une abstraction au sens littéral puisqu'il s'agit d'abstraire une partie de l'expérience. Dès lors, pour Simondon, il faut passer de l'être individuel à l'individuation. Penser l'individuation, c'est voir comment un mouvement devient une chose pour Simondon. L'originalité de la pensée de Simondon est alors la question de la systématisation de l'être en relation. Il s'agit de se demander *comment* les individus se constituent-ils par les relations qui se tissent préalablement à leur existence<sup>2</sup>.

Les raisons invoquées par Simondon pour expliquer l'absence de véritable pensée de l'individuation sont les mêmes que celles qu'invoque Bergson, dans le second chapitre de *L'Evolution créatrice*, lorsqu'il affirme que l'intelligence n'est pas adaptée au flux et au devenir : « Nous nous demandons à quelle portion du monde notre intelligence est-elle adaptée, de la manière brute l'intelligence ne garde que le solide (...) ce qu'il y a de fluide dans le réel lui échappera en partie, ce qu'il y a de vital lui échappera tout à fait ».<sup>3</sup>

---

<sup>1</sup> Simondon G (1964) *L'individu et sa genèse physico-biologique*, Paris PUF.

<sup>2</sup> Debaise D (2002) Les Conditions d'une pensée de la relation, in Chabot P (ed.) (2002) *Simondon*, Paris, Vrin.

<sup>3</sup> Bergson H (1907) *L'Evolution créatrice*, chapitre 2, Paris, PUF, p. 54.

De plus, pour Simondon, si la philosophie a achoppé sur la question de l'individu et de l'individuation, c'est parce que le langage a surdéterminé l'expérience<sup>1</sup>. Il y a un langage de l'être individuel. D'où l'invention, chez Simondon, d'un langage de l'individuation porté notamment par les concepts de métastabilité, de transduction ou encore la reprise du concept d'hylémorphisme. S'agissant de ce dernier concept, Simondon le reprend pour le critiquer car il pense une forme préexistante qui façonne une matière. Il lui oppose l'expression de « régimes d'individuation » par lesquels individus et dimensions collectives se traversent et se constituent.

La philosophie de Simondon a donc pour but de produire des concepts qui permettent de penser le processus, la relation. Renoncer au chosisme, c'est renoncer à la servitude imposée au regard, et dans ce cadre, l'individu devient une relation, un complexe d'espace/temps. Il s'agit alors pour Simondon de passer de l'individu comme entité constituée à l'individu comme processus, de l'individu comme substance fermée à l'individu comme être de la relation et enfin de l'individu comme isolat d'être à l'individu comme couplage à son milieu. La nature est alors envisagée comme principe d'existence des choses. C'est une nature « pré-individuelle » qui est à construire pour pouvoir rendre compte de chaque individuation. L'individuation est le passage de l'individu à la nature (au sens large) comme du possible à l'actuel mais en ce sens que le possible ne contient pas déjà en lui l'actuel. Tout individu est un événement qui ne peut être réductible à l'ensemble des éléments requis par sa genèse. L'individuation ne s'arrête pas à l'individu, et les frontières de l'individu sont plus floues qu'il n'y paraît. Simondon parle à ce propos d'un « individu-milieu ».

À ce titre, pour l'auteur, il faut accepter que la toile de l'araignée appartienne à l'araignée, que le milieu constitue l'individu. La conception occidentale de l'individu trouve son unité dans le refus de faire place au temps de l'individu. Comme substance, monade, notion complète, il est toujours ce qui échappe au temps, l'identité répugnant au changement. À titre d'exemple, chez Aristote, le temps est pensé à travers le couple génération/corruption, la substance composée est bien temporelle mais c'est précisément à penser un temps biaisé que sert le concept de forme, la forme tendant vers une fin, et tout étant déjà présent dans la fin. Aussi, pour Simondon, l'individu au lieu d'être conçu comme une substance, doit être saisi comme le point singulier d'une infinité ouverte de relations<sup>2</sup>.

Simondon élabore ainsi une théorie d'ontologie génétique de l'individu, ontogenèse, un processus universel de genèse des choses, dans lequel l'essentiel de l'individu est la

---

<sup>1</sup> Debaise D (2002) *op. cit.*

<sup>2</sup> Simondon G (1964) *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, Editions Jérôme Millon.

métastabilité du système et la singularité. Aussi la thèse ontologique qui sous-tend la théorie de Simondon est-elle que la relation a valeur d'être : ce qui importe n'est pas les éléments mais la relation en elle-même. L'individuation est l'être de la relation entre une chose et un milieu.

L'ontologie substantielle n'est ainsi selon l'auteur que la conséquence de la forme archaïque de l'intelligence, qui ne pense l'être comme substance que parce qu'elle s'arrête à l'homme qui réfléchit. Il s'agit donc pour Simondon de désubstantialiser sans déréaliser. L'individu ne doit pas se dissoudre dans ses relations, la relation fait la réalité même du réel. L'individu n'est pas en relation, il est l'être de la relation. L'individu authentique est l'être de la relation entre l'individu (figé) et le milieu. Cette thèse induit une échelle graduelle de l'individualité, différents niveaux permettant de dissoudre les fractures entre les agrégats, les corps et les véritables individus<sup>1</sup>.

La thèse de Simondon est alors que l'individualité est proportionnelle à son caractère relationnel. Par exemple, il y a plus d'individualité dans le végétal que dans la pierre parce que le premier est un nœud de relations plus fortes et plus complexes, là où la pierre est imperméable. Le végétal institue une relation entre un ordre cosmique et un ordre infra moléculaire au moyen de l'énergie lumineuse reçue dans la photosynthèse. Cela permet de définir l'individu comme l'être d'une relation entre la chose individuée et son milieu. C'est pourquoi on ne peut en toute rigueur parler d'individu mais d'individuation. L'individu n'est pas un être mais un acte. L'individualité est un aspect de la génération, et à ce titre est individu ce qui manifeste un processus d'individuation<sup>2</sup>.

Cette idée ouvre chez Simondon une nouvelle perspective, qui rejoint nos questionnements sur l'individu en développement, celle de la primauté de l'extériorité : l'individuation ne produit pas un individu constitué et figé, elle produit dans le même geste l'individu et son milieu associé. Il ne faut donc pas isoler ce qui ne peut pas l'être, ou penser l'individu comme isolat d'être ; il n'est que sa relation à l'extériorité. Le milieu n'est pas simplement l'environnement géographique, c'est d'abord un milieu associé.

Aussi, dans cette perspective, les concepts de métastabilité et de champ rendent pensable ce qui ne l'était pas : la genèse et la relation comme constitutive de l'être. L'être stable, l'être comme stabilité ne peut pas être valable, on ne pense pas le changement qui est la réalité de l'être. S'il y a stabilité, il n'y a plus de transformation possible.

---

<sup>1</sup> *Ibid.*, I L'individu physique, chapitre 1.

<sup>2</sup> *Ibid.*, I L'individu physique, chapitre 3.



De plus, la conception de l'individu par Simondon, si elle renvoie d'abord au domaine de la physique, n'exclue pas pour autant le vivant, domaine dans lequel la notion de métastabilité est utilisable pour caractériser l'individuation. L'individuation est alors définie comme une individuation perpétuée, pensée selon le mode fondamental du devenir : le vivant conserve en lui-même une activité d'individuation permanente. Le vivant est lors le lieu même de l'individuation<sup>1</sup>.

Vivre consiste à être agent, milieu et élément d'individuation. Les conduites perceptives, actives, adaptatives, sont des aspects de l'opération fondamentale et perpétuée d'individuation qui constitue la vie. Selon une telle conception, pour penser le vivant, il faut penser la vie comme une suite transductive d'opérations d'individuations, ou encore comme un enchaînement de résolutions successives, chaque résolution antérieure pouvant être reprise et réincorporée dans les résolutions ultérieures. Pour Simondon, la limite de l'individu n'est pas simplement un contour, mais une frontière dynamique et relationnelle, une interface qui polarise l'espace, crée des directions, sélectionne un dedans et un dehors. C'est le phénomène typologique.

Le concept générique pour caractériser cette limite est la membrane. Contrairement à un corps, sujet, personne, l'individu se définit par la relation à un intérieur et à un extérieur. La notion de frontière joue alors un rôle fondamental dans cette conception, qui renvoie l'individu à un ensemble chrono-topologique. C'est parce que l'individu vivant a une topologie spécifique qu'il est constamment en train de s'individualiser, la membrane représentant ce qui maintient sa métastabilité.

Ainsi, cette définition dynamique de l'individualité sous-tend, aujourd'hui encore, les recherches menées sur l'individu en développement, tant elles s'efforcent de penser l'ouverture des frontières temporelles et spatiales de l'individu. Il s'est alors agi, pour les tenants de ces positions, d'offrir deux types de solutions, que nous analysons dans les chapitres suivants :

- Une épistémologique relative à la causalité en biologie du développement et l'introduction des causes dites environnementales (chapitre 3),
- L'autre sur la redéfinition des frontières de l'individu en développement (chapitre 4).

Nous interrogerons donc dans la suite de notre travail et dans la lignée d'une pensée dynamique, les outils qui ont été proposés pour repenser la question du milieu dans l'individu

---

<sup>1</sup> *Ibid.* II L'individuation des êtres vivants.

en développement. S'ouvrent à nous les questionnements suivants : quelle est la fonction de l'environnement, comment penser la causalité environnementale, et peut-elle être mise sur le même plan que la causalité interne – génétique ? Comment l'opposition du statique et du dynamique se joue-t-elle dans les théories qui ont été proposées pour repenser la causalité développementale ? Quelles sont les limites de ces positions ? Il s'agira donc ici d'offrir à la fois une analyse de l'apport que ces théories ont permis relativement à la question de l'intégration du milieu dans l'individu en développement, et une critique de ces théories, élaborée au prisme d'outils plus adéquats pour résoudre ces questionnements.



# Chapitre 3. La question du milieu : la réintégration de l'environnement dans le développement et ses limites

Les réflexions au sujet du préformationnisme et du réductionnisme latents en biologie du développement ont donné lieu à des conceptions qui visent la réintégration du milieu dans le concept d'individu en développement. Si la prise en compte de l'environnement comme facteur développemental à part entière n'est pas nouvelle – les travaux de Child sur le gradient et de Waddington sur la canalisation au début du XX<sup>e</sup> siècle posaient déjà le problème - la plupart des analyses sur le sujet ont été menées par les perspectives de la théorie des systèmes en développement et de l'évo-dévo puis de l'éco-évo-dévo, qui s'efforcent de trouver les outils pour réintégrer les paramètres environnementaux dans le développement de l'individu.

Ces solutions montrent donc les limites d'une conception duelle entre des facteurs internes ou endogènes du développement et des facteurs externes ou exogènes. Il s'agit alors pour ces théories de repenser une causalité qui rendrait compte de la pluralité des facteurs explicatifs du développement, et de proposer les outils, pratiques et conceptuels de cette refonte épistémologique, tels que l'extension de l'hérédité ou encore un système de parité des causes permettant de penser le rôle de l'environnement dans le développement. Ces propositions ont considérablement changé le paysage de l'explication en biologie du développement et ont permis des avancées majeures dans la conception de l'individu en développement.

Toutefois, si elles sont satisfaisantes sur les plans conceptuel et théorique, nous montrons que ces solutions possèdent certaines limites et peinent à remplir le programme qu'elles se donnent. À ce titre, elles ne parviennent pas à dépasser complètement le génocentrisme qu'elles visent à abolir d'une part, et la question de leur mise en pratique pose problème d'autre part.

## I. Les recherches conceptuelles pour réintroduire l'extérieur : les formes de l'externalisme

Les problèmes posés par une prise en compte seule de facteurs dits internes à l'individu en développement ont donné lieu à des tentatives de solutions, qui visent à réintroduire le milieu parmi les causes nécessaires au développement. Par là, il s'agit de sortir d'un préformationnisme dont la génétique constitue une forme nouvelle et d'élargir l'étude des causes du développement à des facteurs permettant d'affiner l'explication en biologie du développement.

Nous utilisons ici la notion de milieu pour désigner les facteurs exogènes, par opposition aux facteurs génétiques, endogènes. En ce sens, nous le tenons ici pour synonyme de la notion d'environnement. Les deux concepts peuvent alors désigner tout autant l'idée d'un milieu intérieur, telle qu'elle a été théorisée par Claude Bernard dans son ouvrage *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux* (1878-1879), pour désigner ce qui enveloppe les organes et tissus des animaux, que l'environnement cellulaire, ou encore l'environnement de l'individu lui-même, c'est-à-dire les facteurs externes à l'organismes, et qui peuvent influencer sur son développement.

La notion d'environnement, proche de celle de milieu, est plus étendue toutefois, puisqu'elle englobe également des facteurs sociaux par exemple, que la notion de milieu ne prend pas en compte. Nous verrons que si dans un grand nombre de cas, les deux concepts se superposent dans la question des facteurs causaux du développement, le terme environnement reste plus adapté quand il s'agit d'analyser la notion d'hérédité génétique qui inclut des facteurs culturels. Enfin, la notion de niche, que nous analysons plus loin dans ce chapitre, renvoie au milieu habité par l'organisme étudié, et qui peut être modifié par lui sous différentes conditions.

La question des interactions entre l'organisme et son environnement est souvent décrite comme celle des rapports entre « l'intérieur » et « l'extérieur »<sup>1</sup>, et prend schématiquement la forme d'une opposition entre l'internalisme, qui met l'accent sur l'idée d'une auto-construction de l'organisme, et l'externalisme, selon lequel l'environnement est principalement ce qui construit l'organisme. Il existe également une série de positions interactionnistes qui affirment que l'organisme est, à divers degrés, le produit de son déploiement et de son environnement. Si

---

<sup>1</sup> Lewontin RC (1994) *Inside and outside: Gene, environment and organism*, Clark University press.

la majorité des positions défendues sur le sujet relèvent de l'interactionnisme, elles le font à des degrés divers.

À ce propos, Richard C. Lewontin, dans son ouvrage *La Triple Hélice*, souligne qu'en biologie du développement, les métaphores pour décrire les relations entre l'environnement et l'organisme en tant qu'entités indépendantes sont nombreuses :

L'organisme propose et l'environnement dispose. L'organisme lance des conjectures, l'environnement les réfute. Selon la version la plus populaire de la littérature technique sur l'évolution, l'environnement pose des problèmes et l'organisme propose des solutions au hasard<sup>1</sup>.

Cette dichotomie entre l'organisme et son environnement a donné lieu, dans la biologie du développement, à l'opposition entre une pensée de l'ontogénèse à partir des facteurs internes qui l'expliquent, et une pensée à partir des facteurs externes qui la rendent possible. Cette dichotomie intérieur/extérieur, si elle semble caricaturale au sens où elle ne rend pas compte de la subtilité de certaines conceptions, explique malgré tout en partie les difficultés – encore persistantes – des scientifiques à s'accorder sur une définition du développement et de ses mécanismes.

Si l'opposition intérieur/extérieur trouve ses fondements dans l'histoire de la discipline du développement, dans la mesure où elle prend racine dans l'idée d'un préformationnisme notamment<sup>2</sup>, elle est étayée aussi par l'approche moléculo-mécanique<sup>3</sup> du développement, qui, si elle n'est pas aussi avancée dans cette discipline que dans d'autres, définit néanmoins un objectif clair. En réalité, se focaliser sur ce type de position empêche de s'interroger sur les véritables explications en biologie du développement.

Si nombre de solutions qui ont été recherchées pour réintroduire l'environnement dans la causalité du développement ont été développées contre l'idée d'un génocentrisme, et donc depuis les avancées de la biologie moléculaire, il n'en reste pas moins que la question de l'environnement s'est posée bien avant cela. En effet, parmi les études menées sur le

---

<sup>1</sup> Lewontin RC (2000) *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*, Harvard University Press, p.53.

<sup>2</sup> Roger J (1964) Les sciences de la vie dans la pensée française du XVIIIe siècle, *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, vol. 17, n°2, p. 182-191. ; Jacob F (1970) *La Logique du vivant, une histoire de l'hérédité*, Paris, Gallimard.

<sup>3</sup> Morange M (2005) *op. cit.* : L'approche moléculo-mécanique consiste à considérer que les gènes et leurs produits jouent un rôle majeur dans le développement.

développement et la causalité dans le développement, peu de place a été faite à certaines thèses qui montrent déjà, en leur temps, les limites de l'internalisme d'une part et d'une conception centrée sur la dichotomie intérieur/extérieur d'autre part.

Cette section reprend les différentes analyses qui ont été proposées depuis l'approche mécaniste du développement pour souligner le caractère actif de l'environnement sur le développement. Il s'agira d'interroger les outils qui ont été proposés pour repenser le rôle de l'environnement ou extérieur dans les processus développementaux, depuis le concept de gradient avancé par Charles M. Child jusqu'à la position externaliste.

## **I. A. Le concept de gradient**

Malgré le mouvement lancé par l'approche mécaniste du développement, on trouve encore chez Charles M. Child (1869-1964) pourtant l'idée d'un mécanisme dynamique. Pour Child, il est nécessaire de trouver une conception dynamique et fonctionnelle de l'organisme et de son développement, différente de la perspective habituelle et statique de la théorie-machine<sup>1</sup>. La vision statique de l'organisme ignore le fait, selon lui, que la vie est une fonction. L'organisme ne commence pas à fonctionner après sa construction, il se construit en fonctionnant et le caractère de son activité fonctionnelle change à mesure que son développement structurel progresse. Structure et fonction sont ainsi reliées mutuellement, et cette idée est liée à celle du processus d'individuation, qui, pour Child, est le processus d'établissement d'un gradient<sup>2</sup> ou de gradients en tant que condition plus ou moins persistante.

Le concept de gradient, utilisé pour la première fois par Theodor H. Boveri en 1910, a été mis en place pour répondre à la question de l'organisation des cellules au cours du développement. Pour Child, les gradients qui interviennent dans la morphogenèse se comprennent comme partie du métabolisme, qui va varier de manière quantitative et graduelle entre les pôles végétatif et animal<sup>3</sup>. Le degré d'individuation de l'organisme dépend ainsi du caractère permanent du gradient, du taux métabolique dans la région dominante, de la conductivité du protoplasme et autres différents facteurs. Le concept de gradient vient, de fait, réintroduire un rôle de l'extérieur dans le développement, dans la mesure où les gradients vont

---

<sup>1</sup> Child CM (1915) *Individuality in organisms*, Chicago, The University of Chicago Press.

<sup>2</sup> Pour une explication du concept de gradient, voir Dupont JC et Schmidt S (2014) *op. cit.* ch 5, p. 165 ss.

<sup>3</sup> Maienschein J (2011) 'Organization' as Setting Boundaries of Individual Development, *Biological Theory*, vol 6: 73-79.

jouer le rôle d'un nœud où se rejoignent des facteurs internes et externes pour permettre le développement. Il permet de déterminer la sensibilité de l'organisme étudié à certains facteurs extérieurs.

Ainsi, chez l'annélide polychète, il existe, selon Child, une sensibilité régionale des stades développementaux depuis le clivage jusqu'à la trochophore tardive. Le gradient permet alors de mesurer le rôle de la quantité du facteur extérieur étudié dans le développement et d'utiliser ensuite ce facteur pour expliquer l'embryogenèse<sup>1</sup>. Par conséquent, l'explication du développement, ainsi que celle l'individualité physiologique se logent selon Child, non pas dans le protoplasme – contenu d'une cellule vivante – seul mais dans les relations entre le protoplasme et le monde extérieur.

Si le concept de gradient a permis dès l'approche mécaniste du développement de souligner la nécessité d'une prise en compte des facteurs extérieurs à l'organisme en développement, les questionnements sur la manière de penser ces facteurs se sont multipliés avec les différentes nuances qui ont été apportées à l'idée d'un déterminisme génétique.

## **I. B. L'épigénotype et la canalisation**

La prise en compte de l'environnement et de facteurs extérieurs à l'organisme en développement comme causes indépendantes de la causalité interne a pris de l'ampleur avec le refus de certains embryologistes d'assumer une épistémologie dans laquelle l'ontologie physiologique, le réductionnisme génétique ainsi que la disparition des interactions avec l'environnement ne seraient pas questionnés. Si Conrad Waddington (1905-1975) a permis, par ses travaux, des avancées dans les recherches sur le contrôle génétique du développement, il a néanmoins participé à nuancer le réductionnisme génétique en proposant une conception du génome comme une composante à la fois active et réactive. Selon Waddington, les gènes ne peuvent être pensés seulement en termes d'activité génique. Ils sont au contraire pris dans une sorte de dialectique qui les rend à la fois agents et agis<sup>2</sup>. Par là, Waddington souligne notamment le rôle du cytoplasme comme environnement au sein duquel il faut penser le rôle des gènes. Le noyau et le cytoplasme doivent être pensés, selon lui, dans un dialogue réciproque permanent.

Pour conceptualiser cette idée d'interactions entre les gènes, les produits des gènes, et l'environnement dans le passage du génotype au phénotype, Waddington emploie le terme

---

<sup>1</sup> Child CM (1914) Susceptibility gradients in animals, *Science*, 39, p. 73-76.

<sup>2</sup> Waddington CH (1956), *Principles of Embryology*, New York, The Macmillan Company.



« épigénotype »<sup>1</sup>. Aujourd'hui, ce terme renvoie à un réseau composé de facteurs de transcription, de facteurs de communication paracrine et d'influences environnementales qui rendent possible la formation d'un phénotype<sup>2</sup>. Dans cette perspective, le gène n'est plus considéré comme une entité autonome, il est une partie d'un réseau composé d'éléments en interaction les uns avec les autres. Qui plus est, Waddington n'a pas seulement expliqué les cas où le cytoplasme régule l'expression des gènes, il a aussi réfléchi à la régulation du développement par l'environnement<sup>3</sup>, et ainsi reconnu que chez certains reptiles par exemple, la température détermine directement le sexe. Or, loin de considérer cette forme de détermination comme étant moins importante qu'une détermination ou une mutation génétiques, il place les deux formes de causalité sur un même plan et avance l'idée selon laquelle l'environnement pourrait agir sur les gènes également<sup>4</sup>.

Cette perspective sur le développement et le rôle de l'environnement le conduit à l'idée d'une épigénétique : l'épigénétique est un paysage dans lequel une cellule peut prendre différentes voies en fonction de l'environnement des gènes présents. Ce paysage est soutenu par des gènes qui produisent des signaux et préparent le développement plus tardif. Certains gènes sont capitaux pour la topologie du paysage (comme les gènes homéotiques aujourd'hui). D'autres sont moins importants pour la forme du paysage. Cette théorie implique aussi une hypothèse de « canalisation » qui souligne entre autres les fluctuations rendues possibles, dans ce paysage, par l'environnement.

Cette conception de la manière dont il est possible de prendre en compte le rôle de l'environnement dans le développement est complétée, dans la pensée de Waddington, par le concept d'assimilation génétique, selon lequel la répétition d'un stimulus exogène appelant en réponse une certaine phénocopie chez un organisme peut entraîner la même réponse en l'absence du stimulus externe, les animaux ayant acquis d'un point de vue génétique la capacité de produire un certain type de phénocopie en réponse à un stimulus externe donné, mais aussi celle de produire la même phénocopie en réponse à un stimulus endogène. Par ce concept, Waddington ouvre la voie vers une conceptualisation du développement, et de l'individu en

---

<sup>1</sup> Waddington CH (1939), *An Introduction to Modern Genetics*. London: George Alien & Unwin.

<sup>2</sup> Gilbert SF (2003) *op. cit.*

<sup>3</sup> Waddington CH (1940) *Organisers and Genes*, Cambridge, Cambridge University Press. Voir aussi Waddington CH (1957) *The Strategy of the Genes*, London, George Allen & Unwin.

<sup>4</sup> Waddington CH (1957), *op. cit.*

développement, à partir de l'environnement également, et non plus de manière purement internaliste<sup>1</sup>.

Si certains des mécanismes qu'il a identifiés – comme l'assimilation génétique – sont encore utilisés aujourd'hui par les théories dites interactionnistes du développement, il est nécessaire, avant de les étudier, d'analyser une dernière forme de prise en compte de l'environnement dans le développement, plus radicale, et qui consiste à faire des facteurs environnementaux ou extérieurs, les causes déterminantes du développement de l'individu.

## **I. C. L'externalisme**

La position externaliste avance que l'organisme est principalement le produit de son environnement<sup>2</sup>. L'un des domaines dans lesquels cette thèse est la plus présente est la psychologie du comportement, et plus particulièrement le courant behavioriste qui analyse le comportement observable d'un individu en tant qu'il est déterminé par son environnement et les interactions avec son milieu. Mais la thèse externaliste est défendue également au sein de la théorie de l'évolution, par le biais de l'idée selon laquelle la sélection naturelle façonne, de l'extérieur, les organismes.

Cette idée résulte d'une interprétation de la théorie de l'évolution par sélection naturelle selon laquelle la variation chez les organismes, résultant de processus internes tels que les mutations et recombinaisons génétiques, et qui n'est pas concernée par les stimuli environnementaux, vient affronter une causalité indépendante qu'est l'environnement. Le processus de variation est ainsi causalement indépendant du processus et des conditions de la sélection<sup>3</sup>. Cette conception de l'évolution repose sur l'idée d'adaptation selon laquelle la structure biologique de l'organisme est une réponse adaptative à l'environnement et ses conditions.

Aussi l'externalisme tel qu'il s'est développé au sein de la théorie de l'évolution répond-il directement à l'internalisme tel que nous l'avons abordé dans le chapitre précédent. Ces deux perspectives se sont complétées, l'une soulignant la causalité endogène du développement de

---

<sup>1</sup> Waddington CH (1966) *New patterns in genetics and development*, New York, Columbia University Press.

<sup>2</sup> Lewontin RC (2000) *op. cit.* La position externaliste a été théorisée d'abord en psychologie du comportement, chez les behavioristes. Voir aussi Godfrey-Smith P (1996) *Complexity and the Function of Mind in Nature*, Cambridge University Press.

<sup>3</sup> Lewontin RC (2000), *op. cit.* p.52ss

l'organisme là où l'autre soulignait la causalité externe de l'environnement agissant comme un filtre en sélectionnant les traits les mieux adaptés. Ces deux perspectives sur les relations entre l'organisme et son environnement ont ainsi mis en évidence deux formes de causalité indépendantes, pouvant certes interagir, mais soulignant une séparation stricte entre l'intérieur – l'organisme – et l'extérieur – l'environnement.

Entre ces deux pôles se situe une série de positions intermédiaires qui affirment que la construction d'un organisme doit être évaluée aussi bien par des facteurs internes que par des facteurs externes. Si ces positions ont pour but de mettre fin à la dichotomie intérieur/extérieur, elles restent, selon nous, prisonnières de ces métaphores. Nous présenterons donc l'intérêt des positions interactionnistes pour le dépassement de l'opposition interne/externe, ainsi que les limites de ces positions.

## **II. L'interactionnisme comme dépassement de l'opposition intérieur/extérieur, et ses limites**

Ces positions, nombreuses, et qui peuvent paraître de prime abord banales tant il semble logique de penser la construction de l'organisme en ces termes, assument néanmoins, pour beaucoup, une conception additive des rôles respectifs de l'organisme et de l'environnement. Selon ces conceptions interactionnistes, dont un exemple significatif sont les thèses concernant les parts de l'inné et de l'acquis dans le comportement humain, il est possible de déterminer dans quelles proportions l'environnement et les facteurs dits internes, ou, dans ce cas, innés, ont une influence sur l'organisme et sa construction. Ici, donc, la distinction entre un extérieur et un intérieur est toujours présente et considérée comme opérante dans les analyses effectuées.

Or, il n'est pas certain que la meilleure manière de penser les relations de l'organisme et de l'environnement soit de le faire en termes d'addition des causes et composantes intérieures et extérieures, et qui plus est en assumant une séparation nette entre les facteurs dits internes et les facteurs dits externes<sup>1</sup>. Si le génome, ainsi que le dit Waddington, est à la fois actif et réactif, alors il est inadéquat de séparer les facteurs de causalités pour expliquer la formation du phénotype.

---

<sup>1</sup> Oyama S (1985) *The ontogeny of information*, Cambridge, Cambridge University Press.

## II. A. Examen des tentatives de dépassement de la dichotomie

Les différentes tentatives de dépassement de l'opposition entre l'internalisme et l'externalisme ont pour trait commun l'idée selon laquelle il est nécessaire de penser un pluralisme dans la prise en compte des causes du développement, ainsi qu'une parité des causes. Il s'agit alors de souligner que seule une pensée du tout qu'est l'individu en développement au sein de son environnement peut permettre une appréhension du développement au plus juste. Ces questionnements, ouverts depuis la fin du XX<sup>e</sup> siècle notamment, ont marqué les recherches en philosophie de la biologie, et restent prégnants dans la recherche actuelle sur la biologie du développement. Or, ils ne sont pas sans rappeler les interrogations sur la notion et le rôle du milieu, posées par von Uexküll notamment, et dont les termes sont éclairants pour le traitement de cette question.

### II. A. 1. Les origines de l'interactionnisme dans la pensée de von Uexküll

En effet, au début du XX<sup>e</sup> siècle, la notion de milieu s'est d'abord développée autour de l'idée selon laquelle le vivant coïncide avec son milieu physique. Toutefois, les interrogations sur ce point se sont formées à partir de la différence entre une relation de type physique et une relation de type biologique, séparant de fait l'organisme vivant de son milieu, et supposant que le vivant devient son milieu physique. Le rapport organisme/milieu trouve une nouvelle formulation dans les études de psychologie animale de von Uexküll et dans les études de pathologie humaine de Kurt Goldstein<sup>1</sup>. Tous deux s'accordent sur le point suivant : étudier un vivant dans des conditions expérimentalement construites revient à lui imposer un milieu. Or, le propre du vivant est de composer son milieu. Toutefois, pour les deux scientifiques, il ne suffit pas de parler d'interaction pour annuler la différence qui existe entre une relation de type physique et une relation de type biologique. Il faut comprendre que l'individu ne cesse pas à ses frontières externes<sup>2</sup>.

---

<sup>1</sup> Canguilhem G (1952) *La connaissance de la vie*, Vrin, Bibliothèque des textes philosophiques, 1992, p. 81 ss.

<sup>2</sup> Goldstein K (1951) *La structure de l'organisme : introduction à la biologie à partir de la pathologie humaine*, Tel Gallimard, 1983.

Von Uexküll met alors en place un ensemble de concepts lui permettant de réfléchir l'environnement et ses liens avec le vivant. Avec les termes *Umwelt*, *Umgebung* et *Welt*, Uexküll désigne respectivement le milieu de comportement propre à tel organisme, l'environnement géographique banal et l'univers de la science<sup>1</sup>. L'*Umwelt* est un ensemble d'excitations fonctionnant comme des signaux. Or, pour agir sur un vivant, il ne suffit pas qu'une excitation physique soit produite, il faut qu'elle procède en quelque sorte du vivant même qui va la remarquer. Il n'est alors pas question pour von Uexküll de discuter le fait qu'il s'agisse de réflexes dont le mécanisme est physico-chimique, mais de souligner que l'animal ne retient que quelques signaux (*Merkmale*) et que dès lors, son rythme de vie ordonne le temps de l'*Umwelt*, comme il ordonne son espace. Le temps et les circonstances favorables sont relatifs à tel vivant, ce qui implique de considérer l'environnement comme partie de l'organisme et inversement. L'*Umwelt* est donc un prélèvement sélectif dans l'*Umgebung*, et il est nécessaire de penser la pénétration réciproque de l'environnement et de l'organisme. Ainsi, le rapport qui s'établit entre le vivant et le milieu peut être considéré comme un débat dans lequel le vivant apporte ses normes propres d'appréciation des situations, et dans lequel il domine le milieu, et se l'accommode. L'individualité est ainsi un caractère dans l'ordre des valeurs, et non un objet.

Or, la prise en compte de l'individu dans son milieu ainsi que des influences réciproques de l'un sur l'autre est précisément l'objet des positions interactionnistes en biologie du développement. À cet égard, ces positions reprennent les traits généraux de l'idée d'un « débat » constant de l'organisme et de son milieu, et les complètent par un apport de solutions pour repérer biologiquement cette interpénétration de l'organisme et de son environnement. Nous étudierons trois formes de cet interactionnisme : la théorie des systèmes en développement, l'évo-dévo et enfin la théorie de la construction de niche.

## **II. A. 2. La théorie des systèmes en développement**

La théorie des systèmes en développement (DST), et plus particulièrement au sein de cette théorie les travaux de Susan Oyama, avance qu'il n'est pas adéquat de concevoir les interactions entre l'organisme et son environnement comme le produit de la somme des facteurs internes et externes, dans la mesure où il est inexact de concevoir ces deux types de facteurs

---

<sup>1</sup> Von Uexküll J (1909) *Umwelt und Innenwelt der Tiere*, Berlin, J. Springer, 261.

comme des entités séparées<sup>1</sup>. Au contraire, il convient de considérer les deux facteurs comme permettant une construction réciproque entre l'organisme et son environnement, de telle sorte qu'il ne soit pas possible de penser une causalité indépendante interne ou externe, mais qu'il soit nécessaire de penser une détermination conjointe de l'organisme en développement par des causes multiples, ou, pour le dire autrement, de penser le développement comme le produit de sources multiples interagissant les unes avec les autres. Cette théorie passe notamment par l'idée selon laquelle les gènes n'ont pas de pouvoir causal indépendant dans le développement, ainsi que la biologie du développement moderne le laisse entendre. Une seconde idée véhiculée par la DST est que l'organisme construit son environnement tout autant qu'il est construit par lui.

D'abord proposée par Oyama<sup>2</sup>, et défendue également par Griffiths et Gray<sup>3</sup>, la DST vise à critiquer le génocentrisme et, plus généralement, l'idée dominante en biologie de l'évolution selon laquelle l'évolution correspondrait à un changement de fréquences de gènes. Elle s'oppose donc à une conception des gènes selon laquelle ces derniers, mêmes s'ils n'étaient pas les unités de sélection, sont au moins le lieu principal des processus évolutifs, dans la mesure où ils sont le support de l'évolution. Dès lors, selon la DST, aucun gène ne peut être dit à strictement parler déterminer le développement de l'individu. Autrement dit, aucun trait ne peut être la seule conséquence des gènes. Sans influence environnementale, les gènes ne sont pas une condition suffisante pour la réalisation d'un trait. Un gène n'acquiert donc de pouvoir causal que dans un environnement cellulaire, qui comprend notamment les protéines, lesquelles constituent des facteurs importants pour le fonctionnement d'une cellule. De même, au cours du développement, le cytoplasme de la cellule œuf est un facteur important dans l'activation des gènes qui vont jouer un rôle déterminant dans la construction de l'organisme. Cet environnement cellulaire est enfin lui-même compris dans un environnement plus large, celui de l'organisme<sup>4</sup>.

La DST prend ainsi le contrepied de la Synthèse Moderne, c'est-à-dire la synthèse de la théorie de la sélection naturelle de Darwin et de la théorie mendélienne de l'hérédité, qui a été élaborée dans les années 1930 par les généticiens des populations tels que John B. S. Haldane,

---

<sup>1</sup> Oyama S (1985) *op. cit.* ; voir aussi sur cette question Lewontin RC (2000) *op. cit.*

<sup>2</sup> Oyama S (1985) *op. cit.*

<sup>3</sup> Griffiths PE and Gray RD (1994) Developmental Systems and Evolutionary Explanation, *Journal of Philosophy* XCI (6): 277-304; Griffiths PE and Gray RD (2001) Darwinism and Developmental Systems In Oyama S, Griffiths PE and Gray RD *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, Cambridge, MA, MIT Press, 195-218.

<sup>4</sup> Oyama S (1985) *op. cit.*

Ronald A. Fisher ou Sewall Wright, et qui a été généralisée ensuite à d'autres disciplines évolutionnaires comme l'écologie, la paléontologie etc<sup>1</sup>. La DST remet en question le traitement que la Synthèse Moderne fait de la causalité et plus particulièrement de la causalité génétique, dans le développement et l'évolution. Elle s'oppose ainsi à la forme de « préformationnisme moderne » que nous avons analysée et selon laquelle l'organisme n'est plus préformé dans l'œuf comme c'était le cas pour la théorie préformationniste dans sa version première, mais dépend de l'information qui programme le développement de l'organisme et qui est préformée dans les gènes. La DST s'oppose de fait à l'idée selon laquelle un type de ressources contrôlerait ou dirigerait le développement, laissant les autres ressources fonctionner comme des matériaux bruts. Ainsi, toute ressource qui affecte le développement peut-elle être considérée comme une source d'information développementale.

En effet, l'une des raisons pour lesquelles les gènes sont considérés comme centraux au sein de l'évolution est qu'ils sont supposés être les substrats de l'hérédité. Cette conception des gènes tient quant à elle au fait qu'ils sont considérés comme ce qui porte l'information. Le vocabulaire de l'information est répandu dans la discipline génétique depuis ses débuts<sup>2</sup>. A ce titre, l'une des critiques qui a été faite à la DST souligne le fait que bien qu'il puisse y avoir plusieurs causes au développement et bien que les causes de l'hérédité puissent être entremêlées, seuls les gènes portent une information. Cette information est constante malgré le changement de matériel, elle est supposée rester là où les organismes ne durent pas. La littérature sur le concept d'information tel qu'il est utilisé en génétique, mais aussi dans le développement, est riche, mais on peut retenir qu'en biologie du développement, les gènes sont considérés comme jouant un rôle spécial dans le développement : ils informent l'embryon sur la manière dont il doit croître. Pour autant, si l'information est ce à partir de quoi un phénotype peut être, dans une certaine mesure, prédit, force est de constater que les gènes ne sont pas les seules composantes à porter de l'information.

Les études sur les facteurs dits épigénétiques, tels que la chromatine, les micro-ARN ou encore la méthylation par exemple, montrent que les gènes ne sont pas les seuls facteurs à

---

<sup>1</sup> Gayon J (1998) *Darwinism's Struggle for Survival. Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, Cambridge, Cambridge University Press.

<sup>2</sup> Godfrey-Smith P (2000) On the Theoretical Role of 'Genetic Coding,' *Philosophy of Science* 67: 26-44 ; Sarkar S (1996) Decoding Coding — Information and DNA, *BioScience* 46: 857-864 ; Griffiths PE (2001) Genetic Information: A Metaphor in Search of a Theory, *Philosophy of Science* 68: 394-412.

représenter des substrats de l'hérédité<sup>1</sup>, qu'ils ne sont pas uniques<sup>2</sup>. De manière plus générale également, les recherches sur l'hérédité étendue montrent que l'hérédité épigénétique transgénérationnelle tout comme l'hérédité culturelle par exemple, peuvent être considérées comme tels également<sup>3</sup>. L'information définie comme ce qui passe d'une génération à l'autre est ainsi perçue comme composée de différents facteurs, qui peuvent difficilement être considérés indépendamment les uns des autres, position qui s'accorde avec l'idée selon laquelle les canaux d'hérédité sont entremêlés.

Un exemple classique permettant de dessiner le contraste entre la Synthèse Moderne, telle qu'elle a trouvé une théorisation chez des auteurs comme Ernst Mayr ou Theodosius Dobzhansky par exemple, et la DST, est celui du mélanisme industriel chez la phalène du bouleau *Biston betularia*. Ce cas souligne que la pollution liée à l'industrie a inversé le rapport de domination entre les individus aux ailes blanches et ceux possédant des ailes noires chez cette population. En effet, les troncs des bouleaux, originellement blancs, favorisaient les papillons aux ailes blanches, qui, se confondant avec eux, étaient moins repérables par les prédateurs. Avec l'avancée de l'industrie et la pollution qu'elle a engendrée, les troncs d'arbres sont devenus plus foncés, rendant les papillons blancs plus repérables que les noirs, et augmentant ainsi la population de papillons aux ailes noires, jusqu'à les rendre dominants dans la population.

Philippe Huneman établit une comparaison entre la perspective de la synthèse moderne et celle de la DST relativement à cette situation, qui permet de mettre au jour le contraste entre les deux<sup>4</sup>. Selon lui, la perspective classique de la Synthèse Moderne expliquerait ce cas de mélanisme en disant que deux allèles conditionnant la couleur étaient en compétition, et que, avec la pollution causée par les progrès industriels, les gènes pour la couleur noire ont eu un avantage sélectif, leur permettant d'augmenter en fréquence. L'évolution est alors le changement dans la fréquence relative de ces deux allèles. La DST, quant à elle, interpréterait cet exemple en disant que les gènes ne sont rien en dehors des cellules qui permettent leur répllication, et que cette machinerie dépend de l'organisme qui lui-même dépend de certaines conditions écologiques. Toutes ces ressources sont impliquées dans un « cycle de vie » qui

---

<sup>1</sup> Ashe A, Whitelaw E (2007) Another role for RNA: a messenger across generations, *Trends in Genetics*, 23(1), 8–10.

<sup>2</sup> Jablonka E, Lamb M (2005) *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*, MIT Press.

<sup>3</sup> Jablonka E, Lamb M (2005) *op. cit.*; Danchin E et al (2011) Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution, *Nature reviews, Genetics*, vol. 12, 7: 475-486.

<sup>4</sup> Huneman P (2013) Causal parity and externalisms: extensions in life and mind. *Minds and machines*, 23 (3):377-404.



produit l'organisme depuis le zygote jusqu'aux étapes de la reproduction, reproduisant, avec des variations, les éléments nécessaires à la production d'un nouveau cycle de vie. Le développement suppose ainsi un « système en développement », correspondant à la totalité des ressources qui interagissent pour reconstruire ce cycle de vie<sup>1</sup>. Les deux papillons sont ainsi deux systèmes en développement différents, et l'évolution correspond à l'extension du système en développement du papillon noir.

La théorie des systèmes en développement invite donc à une prise en compte, à part égale, de chacun des facteurs causaux impliqués dans le développement. Ce faisant, elle se rapproche d'une seconde perspective, l'évo-dévo, qui vise à revaloriser les facteurs dits « extérieurs » ou environnementaux, comme processus développementaux.

### **II. A. 3. L'évo-dévo ou éco-évo-dévo**

Une approche différente, mais dont la visée principale est commune à celle de la théorie des systèmes en développement pour penser le développement ainsi que la construction de l'organisme, est l'approche appelée « évo-dévo » (pour évolution et développement) et par extension « éco-évo-dévo » (pour écologie, évolution et développement), dont l'un des axes de recherche est également la pluralité des canaux nécessaires à l'explication du développement et de l'héritabilité. Selon Scott F. Gilbert et David Epel<sup>2</sup>, tout ce dont chacun a besoin pour son développement n'est pas contenu dans l'œuf fécondé. Certains facteurs extérieurs, au sens de facteurs environnementaux, peuvent jouer un rôle important dans le développement. Un seul individu peut ainsi se développer en plusieurs phénotypes.

L'Eco-évo-dévo est une approche du développement embryonnaire qui étudie les interactions entre un organisme en développement et son environnement. Elle a été initiée par Scott Gilbert, notamment à partir de l'intérêt développé quant à l'influence des symbioses sur le développement. Ces études, que les travaux de Margaret McFall Ngai ont inspirées, ont ouvert la voie vers une prise en compte de l'environnement, au sens large, sur le développement normal<sup>3</sup>. Le centre d'intérêt de cette perspective est de savoir comment les animaux ont évolué pour intégrer des signaux de l'environnement dans leurs trajectoires normales de

---

<sup>1</sup> Griffiths PE and Gray RD (1994) *op. cit.*

<sup>2</sup> Gilbert SF, Epel D (2009) *Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution*. Sinauer Associates Inc.: Sunderland, MA.

<sup>3</sup> McFall-Ngai MJ (2002) Unseen forces: the influence of bacteria on animal development, *Developmental Biology*, 242: 1-14.

développement. Plus spécifiquement, cette perspective sur le développement et l'organisme en développement étudie les manières dont l'altération de l'expression des gènes par l'environnement durant le développement peut se manifester<sup>1</sup>.

L'environnement peut ainsi être la cause de l'induction d'un phénotype, et il existe une série de mécanismes impliqués dans la régulation de l'activité du gène pendant le développement. Ce sont les mécanismes génétiques qui créent une variation phénotypique sans altérer la séquence de gènes (altération de l'expression des gènes plus que de leur séquence). Les gènes peuvent intégrer des données génomiques et environnementales pour générer les instructions propres à un phénotype particulier. Dans ce contexte, l'expression « héritabilité épigénétique » désigne les phénotypes héréditaires non codés par le génome<sup>2</sup>.

Les différents agents environnementaux qui contribuent à un phénotype normal peuvent être la température, la nutrition, la pression, la gravité, la lumière, la présence de conditions dangereuses, ou encore la présence ou absence de membres de la même espèce par exemple<sup>3</sup>. On sait par exemple que la température est le déterminant principal de la sexualité mâle ou femelle chez certains embryons, et notamment les embryons de reptiles. Les embryons de la tortue *Emys* se développent ainsi tous en mâles s'ils sont incubés à une température inférieure à 25 degrés durant le dernier tiers de leur temps d'incubation, et en femelles si la température excède les 30 degrés<sup>4</sup>. Cet exemple signifie que les paramètres génétiques qui entrent en compte dans la détermination du phénotype sexuel de ces tortues sont eux-mêmes dépendants d'une forme de détermination environnementale, ici, la température d'incubation.

À partir de là, il convient de se demander de quelle manière l'environnement peut modifier la régulation de l'activité des gènes. Cette altération de l'expression des gènes par l'environnement durant le développement peut prendre plusieurs formes :

- La régulation transcriptionnelle directe : la modification chimique de régions particulières de l'ADN – ces modifications régulent les fonctions de transcription ou répression d'un gène.

---

<sup>1</sup> Abouheif E, Larsson H (2009) Synthesis Version 4.1beta: a review of Scott F. Gilbert's and David Epel's Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution, *Evolution & Development*, 11(4), 456–457.

<sup>2</sup> Gilbert SF, Epel D (2009) *op. cit.*

<sup>3</sup> *Ibid.*

<sup>4</sup> Pieau C (1996) Temperature variation and sex determination in reptiles, *BioEssays*, 18: 19–26.

- Le système neuroendocrinien, soit les signaux reçus de l'environnement par le système nerveux. Les signaux chimiques du système nerveux causent des changements hormonaux d'où l'altération de l'expression des gènes.
- L'induction directe : l'interaction de l'environnement avec les cellules pour activer ou inhiber le signal de la chaîne de transduction qui active l'expression des gènes et altère le comportement cellulaire<sup>1</sup>.

Il s'agit donc, dans cette approche, de déterminer les mécanismes biologiques par lesquels il est possible de prendre en compte les facteurs environnementaux et leur rôle sur la formation du phénotype de l'individu en développement. À cet égard l'étude de la variation quantitative des traits est un exemple privilégié pour étudier la part des facteurs génomiques et environnementaux à l'œuvre dans la formation de certains traits comme le comportement ou la taille<sup>2</sup>. C'est le cas pour les colonies de fourmis pour lesquelles il a été montré par exemple que des processus épigénétiques tels que la méthylation de l'ADN pouvaient déterminer des interactions entre gènes et environnement durant le développement et générer des variations phénotypiques. Chez l'espèce *Camponotus floridanus*, la méthylation globale de l'ADN entraîne une régulation de la méthylation du gène *Egfr* (pour *Epidermal growth factor receptor*), impliqué dans la variation de la taille des ouvrières. Aussi une hypothèse a-t-elle été formulée selon laquelle la variation de facteurs environnementaux tels que la variation nutritionnelle ou encore les interactions sociales, pourraient engendrer une méthylation de l'ADN, laquelle aurait des conséquences sur la taille des ouvrières<sup>3</sup>. Ainsi, l'environnement peut-il générer un vaste champ de variations quantitatives de traits dans les populations, montrant le rôle des facteurs environnementaux sur le développement.

Dans ce contexte, à l'idée selon laquelle l'environnement peut influencer l'individu en développement s'ajoute celle selon laquelle l'environnement lui-même serait modifié par l'organisme en développement.

## II. A. 4. La construction de niche

---

<sup>1</sup> Gilbert SF, Epel D (2009) *op. cit.*

<sup>2</sup> Alvarado S, Rajakumar R, Abouheif E (2015) Epigenetic variation in the *Egfr* gene generates quantitative variation in a complex trait in ants, *Nature communications* 6 (6513).

<sup>3</sup> Rajakumar R. *et al.* (2012) Ancestral developmental potential facilitates parallel evolution in ants. *Science* 335, 79–82.

En effet, s'il n'est pas possible, selon ces approches, d'accorder un principe causal aux gènes seuls, l'idée d'un interactionnisme entre l'organisme et son environnement ne se limite pas à l'influence que l'environnement peut avoir sur l'organisme. De la même manière que l'organisme peut être construit par son environnement, l'environnement peut être construit par l'organisme. Cette idée ressortit à l'aspect évolutif de la théorie des systèmes en développement notamment. Elle est soutenue également par les travaux de Lewontin<sup>1</sup>, lequel affirme que la définition de l'environnement comme ensemble de facteurs biotiques et abiotiques qui constituent le milieu dans lequel se trouvent les organismes, doit être précisée dans le cadre de la théorie de l'évolution, afin de faciliter la compréhension de l'évolution passée, comme l'établissement de prédictions concernant les conditions à venir. Aussi les organismes déterminent-ils les éléments du monde extérieur qui sont présents dans leur environnement. Lewontin en donne l'exemple suivant :

Dans mon jardin, il y a des arbres, de l'herbe qui pousse autour des arbres, et des pierres disséminées de-ci de-là sur le sol. L'herbe fait partie de l'environnement de la moucherolle (*Sayornis phoebe*), oiseau qui construit son nid avec de l'herbe sèche, mais les pierres n'en font pas partie. Si elles disparaissaient, cela ne changerait rien pour la moucherolle. Ces mêmes pierres font cependant partie de l'environnement de la grive, laquelle les utilise comme enclumes pour briser les coquilles des escargots dont elle se nourrit<sup>2</sup>.

Dès lors l'environnement ne peut plus être défini comme étant purement physique. Il doit être considéré comme l'espace déjà défini par les activités des organismes qui l'occupent. Lewontin argumente ainsi en faveur de l'idée selon laquelle les organismes non seulement déterminent les conditions du milieu extérieur dans lequel ils se trouvent, mais participent également activement à sa construction.

La construction de niches est un concept important pour l'éco-évo-dévo également. L'organisme en développement, du fait de ses caractéristiques plastiques, peut modifier son environnement. Le concept de niche appartient à la biologie de l'évolution et met en évidence la capacité qu'ont les organismes à modifier les pressions de sélection et ainsi à agir en co-directeurs de leur propre évolution et de celle des autres espèces : l'organisme adapte son environnement.

---

<sup>1</sup> Lewontin RC (2000) *op. cit.*

<sup>2</sup> *Ibid.* p.63.

L'analyse des interactions entre l'organisme et l'environnement permet ainsi de repenser à nouveaux frais les rôles instructif et permissif attribués à chacun d'eux. L'organisme, son génome et l'environnement devraient ainsi être considérés comme des composants perméables en interaction. La distinction entre facteurs instructifs et facteurs permissifs, établie par Holzer<sup>1</sup>, permet de mieux comprendre leurs fonctions respectives.

Dans les interactions à caractère instructif, le signal d'un inducteur initie de nouveaux motifs d'expression génétique dans les cellules qui répondent à ce signal. Dans les interactions dites permissives, le tissu répondant au signal contient toute l'information requise pour exprimer les gènes, il n'a besoin que d'un contexte permissif dans lequel il pourra activer les gènes. Il est généralement admis que l'environnement de l'organisme en développement constitue un ensemble nécessaire de facteurs permissifs alors que le génome apporte la spécificité de l'interaction. Dans les cas de plasticité néanmoins, ainsi que le souligne l'éco-évo-dévo, le génome est l'élément permissif là où l'environnement est l'élément instructif.

Ces différentes positions invitent donc à penser la causalité en biologie du développement différemment. En insistant sur les mécanismes par lesquels l'environnement devient un facteur causal au même titre que les facteurs dits internes, ces études donnent matière à critiquer l'internalisme d'une part, mais également l'épistémologie à l'œuvre dans l'étude de la biologie du développement. C'est ce sur quoi nous entendons insister plus précisément dans la section suivante, qui analysera les conséquences de ces analyses sur le concept de causalité ainsi que sur celui d'hérédité.

## **II. B. Implications philosophiques de l'interactionnisme**

Les positions interactionnistes, en tant qu'elles soulignent une approche pluraliste des causes et explications en biologie du développement, permettent de mettre en évidence l'importance de chacun des facteurs explicatifs à l'œuvre dans l'individu en développement. Mais elles sous-tendent également des conceptions épistémologiques fortes qui obligent à revoir la manière dont on conçoit une cause en biologie du développement ainsi que celle

---

<sup>1</sup> Holtzer H (1968) Induction of chondrogenesis: A concept in terms of mechanisms, in Fleischmajer R, Billingham R (eds) *Epithelial-Mesenchymal Interactions*, Baltimore, William and Wilkins, 152–164; Gilbert SF (2003) *op. cit.*

dont l'hérédité doit être envisagée. Cette section insistera sur ces deux points, ainsi que sur les outils nécessaires à une telle refonte conceptuelle.

## II. B. 1. Conséquences sur la causalité

Replacé dans un contexte théorique plus large, l'argument d'une pluralité des causes et d'un interactionnisme ne revient pas seulement à soutenir une thèse faible selon laquelle l'activation d'un gène ou d'un ensemble de gènes n'est pas possible indépendamment d'un environnement ou contexte d'activation. Il avance l'idée, plus forte, selon laquelle le pouvoir causal qu'on attribue aux gènes, de manière générale mais encore plus particulièrement en biologie du développement, n'existe pas indépendamment de l'environnement constitué à la fois par le milieu cellulaire, l'organisme lui-même et l'environnement de l'organisme. Aucun gène ne possède de pouvoir causal sans un environnement qui l'influence<sup>1</sup>.

Un argument essentiel de la DST et de l'évo-dévo est ainsi la parité des causes : les ressources développementales comme le comportement acquis, l'habitat ou les protéines, sont équivalentes aux gènes. La DST étend par là le programme du développement au-delà des barrières cellulaires<sup>2</sup>. L'idée principale est alors que les caractéristiques qui font que les entités intracellulaires sont reconnues comme un système d'héritage épigénétique sont partagées par beaucoup d'entités extracellulaires. La littérature sur l'habitat et l'implantation chez l'hôte montre à quel point beaucoup d'éléments traditionnels de l'environnement sont cruciaux pour le développement.

Dans le contexte de la DST, la parité a un sens à la fois au niveau du développement et au niveau de l'évolution : les gènes ne sont pas la cause privilégiée des traits et ils ne sont pas le facteur privilégié de l'évolution des traits. Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer ce phénomène<sup>3</sup> :

- Tout d'abord, l'assimilation génétique et le « Baldwin effect », processus par lesquels la sélection organique conduit à un changement génétique évolutionnaire.

---

<sup>1</sup> Oyama S (1985) *op. cit.*; Oyama et al (2001) *op. cit.*

<sup>2</sup> Huneman P (2013) *op. cit.*

<sup>3</sup> West-Eberhard MJ (2003) *Developmental Plasticity and Evolution*, New York, Oxford University Press, ch.2.

Ils consistent en la fixation génétique d'une expression devenue obligatoire, en l'absence de stimuli environnementaux.

- La canalisation, qui consiste en une réduction, due à l'évolution, de la flexibilité développementale, qui rend le développement d'un phénotype adaptatif résistant aux perturbations environnementales et génétiques qui pourraient produire des déviations à partir de la forme optimale. Elle est la conséquence développementale de l'assimilation génétique.
- Le polymorphisme, le polyphénisme et la divergence, qui consistent en des phénotypes alternatifs exprimés comme options par un même individu. Ces phénotypes alternatifs sont souvent exprimés en réponse à un signal de l'environnement, aux conditions du développement ou aux interactions sociales. Des régimes alimentaires différents peuvent conduire à des phénotypes complètement distincts chez des organismes génétiquement identiques par exemple. On sait que le régime est largement responsable de la formation de reines fertiles chez les fourmis, guêpes et abeilles. Parmi ces insectes, chaque larve a le potentiel génétique de devenir soit une ouvrière soit une reine, seules celles qui sont nourries de manière adéquate deviennent des reines. Chez les abeilles, on sait que le surplus de nourriture entraîne la déméthylation de gènes particuliers associés avec la croissance des ovaires et le taux métabolique général.
- La norme de réaction, qui construit un pont entre la plasticité phénotypique et les études de génétique quantitative de la sélection naturelle, en connectant plasticité phénotypique quantitative et génétique. Quand le phénotype d'un individu varie en fonction continue d'une variable environnementale, sa norme de réaction est l'ensemble des réponses phénotypiques possibles<sup>1</sup>. Les études sur les normes de réaction démontrent a) que les différentes courbes de réponses plastiques correspondent à des différents génotypes (c'est-à-dire qu'elles sont hérissables et sujettes à la sélection), et b) que l'hérissabilité et l'effectivité de la sélection sur les traits plastiques dépend de l'éventail des conditions environnementales où la sélection se produit. Parce que les normes de réaction varient selon les individus, l'environnement n'est pas seulement un agent de la sélection, mais il détermine aussi l'ensemble des phénotypes exposé à la sélection.

---

<sup>1</sup> Un gène G peut être caractérisé par une norme de réaction, c'est-à-dire une fonction qui relie chaque environnement E au phénotype P du gène G dans cet environnement E ( $P=fg(E)$ ).

- Le modèle Britten-Davidson, qui consiste en des cellules différenciées, ce qui signifie que le génome est le même mais l'expression des gènes est différente<sup>1</sup>.

Ni les gènes ni l'environnement n'ont donc de signification développementale sans un phénotype déjà organisé pour répondre. En considérant la réactivité du phénotype comme un phénomène au centre du développement, il devient évident que la provenance des stimuli n'a que peu de conséquences. La dichotomie entre « nature » et « nurture », ou encore « inné » et « acquis », disparaît avec la mise en lumière du fait que le phénotype en développement répond à des stimuli à la fois internes et externes, et ce, de la même manière. Il en résulte que les facteurs génomiques et environnementaux sont interchangeable au cours de l'évolution, ce qui conduit à poser leur équivalence, et non à les concevoir comme opposés ou encore complémentaires.

Dans ce contexte, un trait ou une détermination phénotypique consiste en l'adoption d'une ou deux voies alternatives. Un seul *locus* génétique peut déterminer si un trait discret est exprimé ou non dans le cas où les allèles alternatifs sur ce *locus* sont la cause d'un trait à développer ou non. Cette détermination peut cependant être influencée par d'autres facteurs, génétiques ou environnementaux. La possession d'un trait particulier plutôt que d'un trait alternatif peut être déterminée de manière génétique ou environnementale mais la régulation (mécanisme) ne peut jamais être déterminée par les gènes ou l'environnement seuls, car la structure est toujours le produit d'une influence à la fois génétique et environnementale<sup>2</sup>. L'expression génique requiert toujours des matériaux ou composants importés de l'environnement extérieur. En ce qui concerne le développement, les gènes et l'environnement ont des effets quantitatifs complémentaires sur les alternatives possibles (l'augmentation de l'influence de l'un entraîne la diminution de l'influence de l'autre).

De fait, si souvent, en biologie, un trait est dit « déterminé génétiquement » ou bien « déterminé par l'environnement », l'analyse plus approfondie des processus souligne en réalité une détermination conjointe, par les deux « facteurs ». La relation, variable, entre le génotype et l'environnement dans l'expression du phénotype est clarifiée par le concept de norme de réaction d'un génotype<sup>3</sup>. Ce concept implique que la plasticité, ou l'éventail de réponses

---

<sup>1</sup> West-Eberhart (2003) *op. cit.* ch.2.

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> Gupta AP, Lewontin RC (1982) A study of Reaction Norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Evolution*, 36(5): 934-948



provoquées par une variation environnementale, est déterminée par le génotype. Si cela est vrai, différents génotypes doivent avoir différents degrés et formes de plasticité. Il s'ensuit alors que la plasticité elle-même est sujette à la sélection et au changement évolutif.

Une gamme de normes de réaction associées à des génotypes différents a été étudiée par Ayodhya P. Gupta, dont on peut déduire les idées suivantes :

- Différents génotypes ont différents degrés de plasticité.
- Le modèle de plasticité varie, ce qui implique que le rôle déterministe du génotype dans la plasticité est équivalent au rôle déterministe de l'environnement dans la mise en place de la forme du phénotype, mais aussi dans l'éventail de la variation génétique exprimée et exposée à la sélection.

Autrement dit, l'environnement joue un double rôle dans la plasticité des traits : il est non seulement l'agent de la sélection au sens où il est le lieu où les phénotypes sont évalués en fonction du succès pour la survie et la reproduction, mais il est aussi un agent du développement qui, en interagissant différemment avec différents génotypes disponibles, place les phénotypes dans des positions favorables à la sélection<sup>1</sup>.

L'idée d'une plasticité phénotypique est reprise également par l'éco-évo-dévo qui la définit comme capacité d'un organisme à réagir face à son environnement par un changement de forme, d'état, de mouvement ou de taux d'activité<sup>2</sup>. Elle est le propre d'un trait, pas de l'individu. Quand elle est perçue au stade larvaire ou embryonnaire, elle est appelée plasticité développementale<sup>3</sup>. La plasticité phénotypique est le moyen par lequel Gilbert et Epel expliquent le rôle de l'environnement dans le développement et, de fait, l'idée selon laquelle l'autonomie totale du développement est plus de l'ordre du mythe que d'une véritable réalité.

De ces analyses il est possible de déduire, avec Gilbert et Epel, que l'environnement n'est pas seulement un filtre qui sélectionne des variations existantes, il est lui-même une source de variation. Il contient des signaux qui peuvent permettre à un organisme en développement de produire un phénotype qui augmente sa *fitness* dans cet environnement particulier. Des variations épigénétiques peuvent être transmises et ainsi sélectionnées et les organismes sont considérés comme des écosystèmes, composés de différents génotypes qui interagissent : la

---

<sup>1</sup> West-Eberhart (2003) *op cit.*

<sup>2</sup> Gilbert SF, Epel D (2009) *op. cit.*

<sup>3</sup> Nicoglou A (2013) La plasticité du vivant: histoire d'un concept et enjeux pour la biologie, Thèse en vue de l'obtention d'un doctorat en philosophie, soutenue le 19 novembre 2013 ; voir aussi Moczek AP *et al.* (2011), The role of developmental plasticity in evolutionary innovation, *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 278(1719), 2705–2713.

sélection naturelle privilégierait ainsi les relations en tant qu'unités de sélection. Repenser la causalité dans le développement implique donc de repenser les frontières de l'individu en développement<sup>1</sup>.

Ainsi, en soulignant la nécessité de penser la causalité du développement autrement, les approches interactionnistes soulignent également que la manière de penser l'hérédité des différents traits ne peut plus reposer sur les bases d'une détermination par les gènes.

## II. B. 2. Conséquences sur la conception de l'hérédité

En insistant sur le rôle de différentes causalités dans le développement, par opposition au rôle exclusif des gènes, la DST ainsi que l'éco-évo-dévo appellent à une refonte du concept d'hérédité. Ce qui est hérité d'un individu à l'autre n'est plus seulement le matériel génétique, mais doit être étendu à toutes les causes qui entrent dans la détermination du phénotype<sup>2</sup>. Des études sur les plantes et unicellulaires, par exemple, suggèrent que des variants épigénétiques (épi-allèles) peuvent rester stables à travers de nombreuses générations<sup>3</sup>. Ces analyses tendent

---

<sup>1</sup> Ce point fera l'objet du chapitre suivant (chapitre 4).

<sup>2</sup> L'héritabilité non génétique comprend tous les mécanismes d'héritabilité entre les parents et leur progéniture, autres que la transmission de variations dans la séquence ADN. Elle comprend ainsi l'héritabilité somatique, environnementale ou encore culturelle. Voir notamment Bonduriansky R (2012) Rethinking heredity again, *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 27, N°6, 330-336 ; Danchin E, Wagner RH (2010) Inclusive heritability: combining genetic and non-genetic information to study animal behavior and culture, *Oikos* 119: 210-218 ; Danchin E *et al.* (2011) Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution, *Nature Reviews, Genetics*, Vol. 12, 475; Sapp J (1987) *Beyond the Gene: Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*, New York, Oxford University Press.

<sup>3</sup> Les perspectives contemporaines sur l'évolution et l'hérédité doivent beaucoup à Jablonka et Lamb (1998) ainsi qu'aux travaux de Sterelny et al (2001) sur le réplicateur étendu. Leur réquisit consiste à dire que le réplicateur a la fonction ou biofonction de représenter le phénotype et joue un rôle causal dans sa production. Ce faisant, il n'y a pas de rôle privilégié des gènes. Pour Jablonka et Lamb, au contraire, la distinction entre réplicateur et interacteur doit être rejetée. Il y a deux types d'hérédité non génétique auxquels on se réfère plus particulièrement : l'hérédité cellulaire épigénétique et l'hérédité culturelle et comportementale chez l'homme et certains animaux. Il n'y a pas de système standardisé ou de nomenclature pour classer les systèmes d'hérédité et leurs propriétés. Shea (2007) avance quant à lui que pour compter comme système d'hérédité (ie facteur, mécanisme, processus) un système doit avoir évolué pour transmettre une information héréditaire, c'est-à-dire avoir une métafonction de production de phénotypes héréditaires. Enfin, Helanterä et Uller (2010) suggèrent de classer les systèmes d'hérédité en trois catégories : transmission verticale, induction, acquisition. Pour une analyse de la notion d'hérédité écologique, voir Odling-Smee, Llan, Feldman (2003) : l'hérédité écologique est l'hérédité des pressions de sélection qui ont été modifiées par la construction de niche. L'hérédité de niche est l'hérédité d'une relation initiale entre un organisme et son environnement, sa niche, ou ses ancêtres. Elle peut affecter le développement directement. Elle n'est pas transmise par reproduction, elle ne dépend

à souligner que l'héritabilité épigénétique à elle seule peut former la base d'une évolution adaptative et représenter un système d'héritabilité au même titre que l'héritabilité génétique<sup>1</sup>. L'avantage conceptuel majeur à reconnaître des mécanismes non génétiques de l'héritabilité est que cela stimule une considération explicite des processus développementaux dans les explications évolutionnaires. Si l'héritabilité est une composante du développement, alors ce dernier doit figurer dans les explications évolutionnaires.

L'environnement est souvent considéré comme jouant un rôle dans la sélection, mais pas dans la génération de variation héritable<sup>2</sup>. On considère souvent que l'environnement peut affecter le taux de mutation des gènes, mais sans penser véritablement les voies, autres que l'ADN, par lesquelles la transmission peut être opérée. Le développement, comme l'individu, ne peuvent en effet pas être saisis si l'environnement, au sens large, est considéré seulement comme du « bruit » dont la transmission au-delà d'une génération ne semble pas possible. Ainsi la fusion du darwinisme avec la génétique telle qu'elle a été conçue par la Synthèse Moderne a conduit les chercheurs à souligner que seule la séquence ADN est héritée à travers les générations<sup>3</sup>.

Or, la recherche en génétique elle-même a montré que des traits phénotypiques héritables comme la taille ou encore certaines maladies courantes ne peuvent être expliqués par des variants génétiques communs<sup>4</sup>. Dans ce contexte, les systèmes d'hérédité épigénétiques, ou non génétiques, constituent des systèmes de mémoire qui permettent aux cellules somatiques de phénotypes différents, mais aux génotypes identiques, de transmettre leurs phénotypes à leurs descendants même si les phénotypes qui ont originellement induit ces phénotypes ne sont plus présents<sup>5</sup>. L'épigénétique est donc l'étude des changements mitotiques ou méiotiques héritables dans la fonction des gènes, qui ne peuvent pas être expliqués par des changements au niveau de la séquence ADN. Une épimutation est, dans ce cadre, un changement héritable dans les gènes qui n'est pas dû à des changements dans la séquence ADN.

Pour la Synthèse Moderne, les mécanismes non génétiques de l'hérédité doivent être saisis comme des adaptations génétiques. Or, les recherches sur les mécanismes d'une hérédité

---

pas de la transmission de réplicateurs discrets, elle est continuellement transmise par de multiples organismes, de manière intra et inter générationnelle. Il n'y a pas de gènes corrélés à cette transmission.

<sup>1</sup> Bond DM, Finnegan EJ (2007) Passing the message on: inheritance of epigenetic traits, *Trends in Plant Science*, 12(5), 211–216.

<sup>2</sup> Jablonka E, Lamb MJ (1995) *Epigenetic inheritance and evolution: the Lamarckian dimension*, New York, Oxford University Press.

<sup>3</sup> Danchin E *et al.* (2011) *op. cit.*

<sup>4</sup> *Ibid.*

<sup>5</sup> Jablonka E, Lamb MJ (1995) *op. cit.*

non génétique montrent qu'il existe bien d'autres facteurs, tels que les facteurs cytoplasmiques, mais aussi des facteurs comportementaux par exemple, qui constituent de véritables canaux d'hérédité<sup>1</sup>. L'un des exemples typiques de cette forme d'hérédité est l'inactivation du chromosome X chez les mammifères femelles. Elle correspond à un mécanisme de compensation du dosage qui fait que les mammifères femelles, avec leurs deux chromosomes X, sont fonctionnellement équivalentes aux mâles qui n'en ont qu'un. Très tôt au cours du développement, l'un des deux chromosomes X est inactivé et une fois cette inactivation présente, tous les descendants clonaux de la cellule ont le même X inactif<sup>2</sup>.

Les modifications épigénétiques de l'expression des gènes peuvent être ainsi héritées pendant le développement (mitose), mais aussi à travers les générations. Dans le premier cas, l'héritabilité épigénétique est le résultat de la transmission de marqueurs épigénétiques des cellules parentales aux cellules filles. Dans le second cas, les marqueurs épigénétiques sont hérités à travers les générations. Une telle transmission d'altérations épigénétiques à travers les générations a été démontrée notamment chez de nombreux eucaryotes<sup>3</sup>.

Si l'idée d'une transmission de caractères acquis, véhiculée par la théorie d'une hérédité non génétique, n'est pas sans rappeler le lamarckisme, il est notable que le courant du néolamarckisme s'est précisément construit autour de l'idée de l'empreinte du milieu sur les organismes, ouvrant la voie vers une pensée de la causalité des relations entre l'organisme et son milieu<sup>4</sup>. Laurent Loison montre ainsi que le néolamarckisme français s'appuie sur les méthodes utilisées en physiologie par Claude Bernard, faisant de l'organisme une entité avant tout plastique<sup>5</sup>. Il existe ainsi toute une tradition de transformisme expérimental au sein duquel l'accent est mis sur les changements des conditions afin de modifier la forme des organismes étudiés, comme ne témoignent, par exemple, les travaux de Gaston Bonnier sur l'influence de la lumière et de la température sur les végétaux<sup>6</sup>. Il s'agit donc, pour le néolamarckisme

---

<sup>1</sup> Jablonka E (2002) Information: Its Interpretation, Its Inheritance, and Its Sharing, *Philosophy of Science*, 69: 578–605 ; Shea N, Pen I, Uller T (2011) Three epigenetic information channels and their different roles in evolution, *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1178–1187 ; West-Eberhard MJ (2003) *op. cit.* ; Uller T (2008) *op. cit.*

<sup>2</sup> Jablonka E, Lamb MJ (1995) *op. cit.*

<sup>3</sup> Danchin *et al.* (2011) *op. cit.*

<sup>4</sup> Loison L (2010) *Qu'est-ce que le néolamarckisme ? Les biologistes français et la question de l'évolution des espèces, 1870-1940*, Préface de Michel Morange, Paris, Vuibert.

<sup>5</sup> *Ibid.* p. 30.

<sup>6</sup> Bonnier G (1892) « Influence de la lumière électrique continue et discontinue sur la structure des arbres », *C.R.Ac.Sci.*, 115, p. 347-350 ; « Influence de la lumière électrique sur la structure des plantes herbacées », *C.R.Ac.Sci.* 115 pp. 475-478 et (1895) « Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des végétaux », *Revue générale de botanique*, 7, p. 241-257.

français, de mesurer l'influence des changements du milieu sur les modifications de la forme et d'en mesurer le rôle. À cet égard, l'étude de l'adaptation et des mécanismes de la transmission de l'adaptation s'avère essentielle à la prise en compte du milieu dans la causalité développementale, puisque c'est la morphologie même des entités étudiées dont il est question. L'idée d'une plasticité de l'organisme, qui sous-tend le néolamarckisme constitue à ce titre une entrée pertinente pour penser l'hérédité des facteurs non génétiques, qui entrent dans la composition de la forme.

Reconnaître des mécanismes non génétiques de l'héritabilité rend donc possible une considération explicite des processus développementaux dans les explications évolutives<sup>1</sup>. Si l'héritabilité est une composante du développement, alors le développement doit être pris en compte dans les explications évolutives<sup>2</sup>. L'héritabilité non génétique permet de dépasser la seule compréhension des effets directs des gènes ou de l'environnement sur les organismes à la génération suivante. Elle rend possible la prise en compte d'une divergence évolutive dans les trajectoires développementales et peut affecter la *fitness* de l'individu, modifier la relation entre ce qui est sélectionné et ce qui est hérité ou encore modifier la sélection sur les futures générations<sup>3</sup>. Dans ce contexte, il est possible de considérer l'hérédité non génétique comme une extension de la plasticité à travers les générations<sup>4</sup>, c'est-à-dire comme une plasticité transgénérationnelle<sup>5</sup>. La plasticité au sein d'une génération est un mécanisme génétique qui permet à un génotype de produire différents phénotypes dans des environnements différents. Le génotype spécifie donc une norme de réaction. À ce titre, expliquer une hérédité non génétique permet d'expliquer comment les conditions environnementales expérimentées par un parent peuvent aussi influencer les aspects de son phénotype qui affectent le développement de sa descendance.

Les « effets parentaux »<sup>6</sup> sont un exemple intéressant des raisons pour lesquelles il faut distinguer hérédité génétique et non génétique. Ils sont définis comme les effets qu'ont les parents sur le phénotype de leur descendance, et qui ne sont pas liés au génotype de la

---

<sup>1</sup> Bonduriansky R, Day T (2009) Nongenetic Inheritance and Its Evolutionary Implications, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 103–125; Bonduriansky R, Crean AJ, Day, T (2012) The implications of nongenetic inheritance for evolution in changing environments, *Evolutionary Applications*, 5(2), 192–201.

<sup>2</sup> Uller T (2008) *op. cit.*

<sup>3</sup> *Ibid.*

<sup>4</sup> Grossniklaus U *et al.* (2013) Transgenerational epigenetic inheritance: how important is it? *Nature Reviews. Genetics*, 14(3), 228–35.

<sup>5</sup> Bonduriansky R (2012) *op. cit.*

<sup>6</sup> Danchin E *et al.* (2011) *op. cit.*

descendance. Ils peuvent être transmis via les gènes, mais ce n'est pas toujours le cas. Les effets parentaux non génétiques peuvent conduire à des patrons de ressemblance similaires à ceux causés par une empreinte génomique, mais ils génèrent des dynamiques évolutives différentes ainsi que des voies d'expression des gènes différentes.

L'exemple de l'héritabilité culturelle est intéressant, dans la mesure où il évite la confusion avec une héritabilité génétique. Etienne Danchin et Richard H. Wagner proposent ainsi quatre critères de reconnaissance d'un trait culturel, qui doivent être remplis de manière simultanée pour pouvoir considérer une héritabilité culturelle<sup>1</sup> :

1. Il doit y avoir un apprentissage social du trait, que ce soit par imitation, copie, enseignement. Ce critère permet d'exclure les effets parentaux (qui peuvent être ambigus) et les facteurs non sociaux.
2. L'information apprise doit être transmise à travers les générations, ou, de manière plus générale, des individus les plus âgés vers les plus jeunes. Les cas de soins parentaux semblent ici de bons modèles pour illustrer ce critère<sup>2</sup>.
3. L'effet de l'apprentissage social doit être exprimé de manière suffisamment longue pour permettre aux individus les plus jeunes de l'apprendre.
4. Les individus doivent généraliser l'information sociale en l'utilisant dans des contextes nouveaux.

Ces quatre critères empiriques présentés par Danchin et Wagner peuvent être testés de manière paradigmatique dans le cadre des recherches sur le chant des oiseaux, aussi bien chez les mâles que chez les femelles<sup>3</sup>.

Aussi l'existence d'une telle variation souligne-t-elle la nécessité d'établir que les effets de l'héritabilité non génétique sont comparables à ceux de l'héritabilité génétique dans le processus de sélection naturelle. La prise en compte de cette variation permet ainsi de souligner l'importance des processus développementaux et d'en tenir compte en tant que processus

---

<sup>1</sup> Danchin E, Wagner RH (2010) *op. cit.*

<sup>2</sup> Avital E, Jablonka E (2000) *Animal Traditions : Behavioural Inheritance in Evolution*, Cambridge, Cambridge University Press.

<sup>3</sup> Danchin E, Wagner RH (2010) *op. cit.* Les deux auteurs montrent ainsi que pour de nombreuses espèces, la variation dans le chant des mâles résulte d'un apprentissage social (critère 1) par l'imitation par les jeunes mâles des chants des mâles plus âgés (critère 2), le type de dialecte étant généralement fixé à vie (critère 3). Le critère 4 n'a semble-t-il pas été testé selon les auteurs, mais pourrait l'être en montrant que les mâles généralisent le dialecte appris dans le nid en répondant différemment à d'autres dialectes.

évolutionnaires. Il s'agit donc également par là de reconnaître différents niveaux de variabilité dans la définition et la constitution de l'individu.

L'une des idées véhiculées par ces travaux est de « réintroduire » le développement dans la théorie évolutionnaire, afin de permettre une interrogation sur les origines de l'adaptation<sup>1</sup>. L'accommodation phénotypique diffère de l'évolution mais le degré et la forme de cette accommodation varient souvent génétiquement entre les individus et sont héréditaires. La sélection peut donc modifier la régulation et la forme des accommodations phénotypiques variables génétiquement à travers les générations. C'est l'accommodation génétique. Les gènes sont toujours ici la source ultime de variation nécessaire au changement évolutionnaire, mais les causes de l'évolution adaptative sont souvent les processus qui produisent de la variation adaptative développementale. Qui plus est, la plasticité développementale peut biaiser le changement évolutionnaire.

Ainsi les discussions sur le rôle de la plasticité développementale pour l'expression de nouveaux phénotypes se sont-elles centrées sur l'effet direct des gènes ou de l'environnement sur les organismes sur une seule génération. Mais l'hérédité non génétique permet à des accommodations phénotypiques maternelles ou paternelles d'avoir des effets sur le développement de la progéniture et ainsi d'initier une divergence évolutionnaire dans les trajectoires développementales<sup>2</sup>. Aussi l'hérédité non génétique peut-elle influencer le cours de l'évolution en affectant la *fitness* individuelle, mais aussi en modifiant la relation entre ce qui est sélectionné et ce qui est hérité, ou encore en modifiant la sélection sur les futures générations (évolution culturelle, niche...).

Plus particulièrement, la DST utilise le concept d'hérédité pour tous les facteurs présents d'une génération à l'autre. L'hérédité doit être comprise en termes de différents canaux. Elle est ainsi définie comme la réplique fiable de tous les facteurs impliqués dans le développement, depuis les gènes jusqu'au soin parental ou encore l'habitat.

---

<sup>1</sup> Uller T (2013), Non genetic inheritance and evolution, in K. Kampourakis (Ed) *The Philosophy of Biology: a Companion for Educators*. Dordrecht: Springer.

<sup>2</sup> *Ibid.*

La DST applique le concept d'hérédité à toute ressource présente de manière fiable dans les générations successives, et participant à l'explication de la ressemblance entre une génération et la génération antérieure<sup>1</sup>.

De fait, si un facteur entre dans la reproduction fiable d'un trait, il devient, pour la DST, un canal d'hérédité. Plus précisément, la DST n'avance pas tant l'idée que tous les facteurs développementaux sont d'importance équivalente, mais surtout l'idée que les différences entre les facteurs ne justifient pas les distinctions métaphysiques que l'on construit autour d'eux<sup>2</sup>. À cette idée s'ajoute une seconde thèse de la DST sur l'hérédité qui consiste à avancer l'idée d'une non séparabilité des canaux : chaque canal repose sur les autres pour être efficace. Par cette idée d'hérédité, on voit que ce qui évolue est le cycle de vie lui-même :

L'unité fondamentale qui subit la sélection naturelle n'est ni le gène individuel ni le phénotype, mais le cycle de vie généré par l'interaction d'un organisme en développement avec son environnement<sup>3</sup>.

L'une des différences entre l'évo-dévo ou son extension éco-évo-dévo et la DST est précisément l'insistance de cette dernière sur la non séparabilité des canaux d'hérédité. L'évo-dévo, telle qu'elle est représentée par exemple par les travaux effectués par Jablonka sur l'hérédité, examine la pluralité des canaux mais pas leur non séparabilité.

L'aspect de la thèse qui touche à l'évolution reste toutefois controversé dans la mesure où beaucoup de biologistes pensent que même si l'environnement compte pour le développement et la détermination des phénotypes, les gènes définissent l'héritabilité et sont, de ce fait, ce qui compte pour l'évolution, puisqu'ils sont ce qui est impliqué dans tout processus générationnel. Dire que toutes les ressources impliquées dans le système en développement

---

<sup>1</sup> Griffiths PE and Gray RD (2001) *op. cit.* "DST applies the concept of inheritance to any resource that is reliably present in successive generations, and is part of the explanation of why each generation resembles the last".

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> Griffiths PE and Gray RD (2004) The developmental systems perspective: Organism-environment systems as units of development and evolution, in Pigliucci M and Preston K, *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*, Oxford and New York, Oxford University Press: 409-431 : "The fundamental unit that undergoes natural selection is neither the individual gene nor the phenotype, but the life cycle generated through the interaction of a developing organism with its environment".



doivent être prises en compte en tant qu'elles représentent l'unité de sélection est ainsi l'un des aspects les plus radicaux de cette théorie.

Aussi, si les approches interactionnistes permettent de prendre en compte la causalité dans le développement différemment, ainsi que d'ouvrir à une nouvelle conception de l'hérédité, il ne semble pas qu'elles suffisent à mettre fin à ce qui est au principe même de leur approche – la dichotomie intérieur/extérieur – soit que les principes qu'elles proposent restent trop centrés sur les facteurs « internes », soit que leur approche soit plus théorique qu'effective. C'est ce que nous soulignons dans la section suivante.

## II. C. Des difficultés persistantes

Dans cette section, nous souhaitons montrer que la perspective émergente qui s'est constituée contre l'histoire internaliste du développement n'est pas suffisante pour enrayer l'idée selon laquelle le développement est avant tout un déploiement de facteurs internes et plus encore le déploiement d'un programme dont l'information serait portée par le génome. Les outils utilisés pour contrer l'internalisme sont eux-mêmes encore trop génocentrés, ou, quand ils ne le sont pas, restent difficiles à mettre en pratique dans un programme de recherche et d'analyse du développement.

Notre critique portera sur deux points :

- Le génocentrisme est toujours présent dans ces théories
- L'utilisation de ces théories dans la pratique d'un programme de recherche sur le développement reste difficile.

Dans son ouvrage *Making sense of life*, Evelyn Fox Keller montre que les travaux sur le développement et ses causes permettent une définition du génome comme réaction sensible ou mécanisme de réponse à l'environnement<sup>1</sup>. Les signaux détectés par le génome proviennent de manière immédiate de son environnement intracellulaire, mais ce dernier n'est rien d'autre que le reflet de l'environnement extérieur de la cellule et de l'organisme. Cette reformulation de la définition du génome fait émerger, ainsi que nous l'avons vu, la question de savoir comment le processus de développement peut être si fiable si le génome est si réactif vis-à-vis de son environnement. La réponse tient, selon Fox Keller, à la fois à la stabilité du génome, à la

---

<sup>1</sup> Fox-Keller E (2002) *op. cit.*

constance relative des signaux environnementaux et à la stabilité dynamique du système en tant que tout<sup>1</sup>. Pour Fox Keller, cette reformulation permet d'abandonner la dichotomie gènes/environnement et *a fortiori* la dichotomie *nature/nurture*, dans la mesure où si une grande partie de l'action du génome consiste à répondre à des signaux environnementaux, un découpage des influences développementales entre le génome et l'environnement n'a pas de sens.

Pourtant, s'il semble clair qu'un tel découpage n'ait pas de sens théorique, la redéfinition du génome, non plus comme *actif* mais comme *réactif* ne suffit pas à évincer le géocentrisme et donc la primauté de la causalité génétique en biologie du développement, que cherchent pourtant à éliminer les théories interactionnistes.

## II. C. 1. Le problème du géocentrisme

Nous voudrions souligner ici que si la DST comme l'éco-évo-dévo pensent l'ontogenèse à partir des interactions de différents mécanismes, et ce notamment dans le but de s'opposer à une forme de géocentrisme, les outils par lesquels ce dernier est contré ne permettent pas de critiquer, ni de remplacer la perspective internaliste et géocentrée à laquelle ils entendent s'opposer.

Nous avons vu plus haut que l'un des mécanismes sur lequel se reposent à la fois l'éco-évo-dévo et la DST est la norme de réaction, soulignant les différentes possibilités permises par le génome dans la construction d'un phénotype, en fonction des changements de l'environnement (le cas de la détermination du sexe chez la tortue en est un bon exemple). Si la norme de réaction permet de montrer que le génotype ne spécifie pas directement le phénotype, et que l'ontogenèse dépend des différents environnements dans lesquels vit l'organisme, elle reste néanmoins le lieu d'une variation qui prend source dans le génotype et se fonde sur les réactions de ce dernier. Aussi, la norme de réaction montre-t-elle l'influence de l'environnement sur une constitution génétique particulière<sup>2</sup>. Le génotype, s'il ne spécifie pas un mécanisme développemental particulier, spécifie néanmoins une norme de réaction, c'est-à-dire une série de développements différents selon les environnements. C'est donc une norme de réaction génétique qui est prise en compte dans la volonté de souligner le rôle de l'environnement dans le développement. L'intérêt est porté sur la manière dont le génome peut

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Lewontin RC (2000) *op. cit.*

réagir à différents environnements, et la variabilité reste analysée au niveau du génotype. Dans cette interprétation de la variation dans le développement, l'environnement est considéré de manière générale comme un facteur de variation, sans distinction de ses différentes composantes.

Or, il serait également possible, en maintenant l'environnement fixe, de définir la norme de réaction de l'environnement comme la fonction qui associe à chaque gène (ou allèle) son phénotype au sein de l'environnement<sup>1</sup>. On aurait alors une norme de réaction inversée, qui pourrait être appliquée à l'environnement ou n'importe quelle autre information que l'on ferait varier<sup>2</sup>. De fait, il n'y a aucune raison de penser qu'une représentation de la norme de réaction est meilleure que les autres du point de vue de l'évolution. La norme de réaction, telle qu'elle est généralement utilisée, est ainsi encore trop génocentrée pour comprendre le développement. Entre autres, elle fait de l'environnement une vaste catégorie au sein de laquelle il est difficile de distinguer toutes les composantes (air, nourriture, soin parental...). Afin de comprendre le développement correctement, il faudrait prendre en compte les différents composants de l'environnement séparément, tout en gardant à l'esprit qu'aucun n'est suffisant ni privilégié.

Ainsi, au sein de la DST, la thèse de la pluralité et de la non-séparabilité des canaux d'hérédité pour comprendre le cycle de vie a une implication sur les outils utilisés pour penser les relations de l'organisme à son environnement, dans la mesure où elle dénonce une forme de holisme à l'égard de la prise en compte de l'environnement dans le développement, ainsi qu'un génocentrisme qui perdure, sous une autre forme, dans les théories qui tentent de prendre en compte les facteurs environnementaux dans l'étude du développement. Toutefois, ce qu'elle propose semble difficile à mettre en pratique.

## **II. C. 2. La difficulté de la mise en pratique de la théorie**

Nous avons ouvert la section sur l'interactionnisme en mentionnant les travaux de Goldstein et von Uexküll sur le milieu, afin de montrer la similarité des concepts et interrogations entre ces chercheurs et les recherches actuelles en développement. Or, une dernière remarque à propos de ces recherches et de la notion de milieu est intéressante et éclairante pour notre propos. Lorsqu'il a étudié les travaux de von Uexküll, Goldstein n'a accepté sa théorie qu'avec une réserve non négligeable, consistant à souligner que ne pas

---

<sup>1</sup> Griffiths PE (2001) *op. cit.*

<sup>2</sup> *Ibid.*

vouloir distinguer le vivant de son environnement implique que toute recherche de relation devient en un sens impossible. En effet, la détermination par des causes identifiables semble disparaître au profit de la pénétration réciproque, ce qui rend difficile l'entreprise de connaissance<sup>1</sup>. Ce problème de l'indétermination renvoie à la difficulté d'une mise en pratique d'une théorie considérant des sources de signaux divers, à la fois internes et externes. En effet, sans point de détermination, ou noyau de détermination, à partir duquel il serait possible de penser la causalité dans les relations de l'organisme à son milieu, nous sommes face à une théorie holiste difficile à mettre en pratique dans la perspective d'une connaissance précise de la nature de ces relations. Autrement dit, l'idée d'une pénétration réciproque de l'organisme et de son environnement, si elle semble théoriquement heuristique, pose problème dès lors que l'on passe à la mise en pratique. Ce problème rejoint de fait la seconde difficulté des théories interactionnistes en matière de développement.

En effet, si, comme nous l'avons vu, la DST porte un regard critique sur les outils et mécanismes utilisés pour penser le rôle de l'environnement dans le développement et critique ainsi la perspective internaliste sur le développement, elle fait néanmoins face à une critique de nature à fragiliser sa théorie. Quand bien même de nombreux canaux d'hérédité seraient entremêlés pour produire l'hérédité sur laquelle la sélection s'appuie, les gènes, quoique non spécifiques en principe, sont en réalité – dans les modèles – et sur le long terme, plus prédictifs. L'un des aspects rendant les gènes spécifiques et justifiant leur primauté en tant que cause au sein de l'évolution est leur caractère durable. Quand bien même des canaux d'hérédité épigénétique produisent de l'hérédité, cette dernière n'est pas aussi durable que celle produite par les gènes.

En pratique, donc, c'est-à-dire dans les modèles utilisés afin d'établir des prédictions et d'étudier la causalité dans le développement, il existe une séparabilité et cette dernière se fait en faveur des gènes en tant que cause durable à partir de laquelle les prédictions sont plus aisées et plus fiables. Le calcul ne peut donc se fonder sur un modèle holiste de causalité et d'hérédité. Cette objection à la DST est ainsi purement empirique, et pourrait ne tenir qu'au fait que la Synthèse Moderne et la génétique des populations dont elle se sert comme base soient le modèle utilisé par défaut pour comprendre le développement. Néanmoins, elle reste importante si l'on veut que la conception théorique du développement et de son étude ne soit pas purement théorique et puisse être mise en pratique.

---

<sup>1</sup> Goldstein K (1951) *op. cit.*

Il n'existe donc pas de réel cadre qui permettent de penser le rôle actif de l'environnement tel qu'il est théoriquement conceptualisé par la DST ou l'éco-évo-dévo. Les systèmes mis en place, encore statiques et fondés – ultimement – sur les gènes, ne remplissent pas le programme de recherche pourtant essentiel pensé par ces conceptions<sup>1</sup>.

## II. D. Conclusion

L'opposition de l'intérieur et de l'extérieur a donc marqué l'étude de la causalité dans le développement, ainsi que la tentative de dépassement d'un réductionnisme génétique. Les tentatives de dépassement d'un préformationnisme, ainsi que d'une opposition tranchée entre des causes endogènes et des causes exogènes du développement ont tenté de souligner le caractère caricatural des positions extrêmes et de penser les outils, pratiques et conceptuels, de ce dépassement par le biais d'un interactionnisme s'efforçant de penser conjointement la totalité des causes explicatives de l'individu en développement.

Toutefois, malgré cette analyse critique, il n'en reste pas moins que ces théories peinent à sortir complètement de cette même opposition, et, *a fortiori*, à sortir du génocentrisme qu'elles se sont donné pour programme de critiquer. Qui plus est, si certains des outils conceptuels qu'elles proposent permettent de repenser, plus adéquatement, les questions de la pluralité des causes, ainsi que de leur parité, et les questions de l'extension de l'hérédité, il n'en reste pas moins qu'ils ne s'accompagnent pas des moyens pratiques pour étudier ces facteurs, les isoler, et modéliser par là les systèmes en développement.

Il s'agira alors dans la suite de notre analyse d'interroger de nouvelles voies d'étude du développement, plus dynamiques, et qui permettraient de mettre en pratique les avancées conceptuelles permises par la DST et l'éco-évo-dévo. Toutefois, en amont de cette entreprise, il est nécessaire d'analyser plus précisément les conséquences de la prise en compte du milieu et de l'environnement sur le concept d'individu en développement et ses frontières. En effet, en ouvrant la voie vers une critique du génocentrisme, les théories externalistes et interactionnistes ont également rendu nécessaire la redéfinition du concept d'individu en développement, et notamment une délimitation nouvelle de ses frontières, qui inclurait les facteurs environnementaux. L'analyse du problème des frontières de l'individu en développement, ainsi que de ces limites, fera l'objet du chapitre suivant.

---

<sup>1</sup> Jaeger J, Laubichler M, Callebaut W (2015) The Comet Cometh: Evolving Developmental Systems, *Biol Theory*, 10:36–49



# Chapitre 4. Frontières de l'individu en développement

Les avancées conceptuelles permises par les théories de la DST et de l'éco-évo-dévo rendent nécessaire une refonte des frontières que l'on prête traditionnellement à l'individu en développement. Aussi les programmes de recherches qui ont pensé une extension de la causalité en biologie du développement ont-ils également fourni des outils conceptuels pour étendre les frontières spatiales et temporelles de l'individu.

Il s'agit, du point de vue de l'espace, d'inclure les facteurs environnementaux déterminants dans l'individu lui-même. À ce titre, nous analysons deux concepts qui ont été formulés pour étendre la spatialité :

1. Le concept de phénotype étendu, proposé par Dawkins, mais dont la nature est génocentrée et n'intègre donc pas les facteurs environnementaux comme causes déterminantes de l'individu en développement,
2. Le concept d'Œ (pour organisme et environnement), proposé par la DST, et qui s'efforce d'unifier les facteurs endogènes et exogènes qui permettent le développement de l'individu. Nous soulignons que ce concept reste trop flou pour penser l'extension des frontières de l'individu en développement de manière adéquate.

Du point de vue du temps, il s'agit de prendre en compte les différentes échelles de temps auxquelles peut être soumis l'individu en développement, mais aussi les transitions par lesquelles il participe du temps évolutionnaire. Nous analysons cette extension des frontières temporelles en insistant sur la nécessité de penser les individus transitoires. Nous soulignons toutefois que les outils proposés pour étendre la temporalité n'apportent pas avec eux les moyens pratiques pour déterminer précisément la temporalité ni même les échelles de temps différentes qui peuvent expliquer le développement. Nous montrons que ces difficultés tiennent au caractère hiérarchique des propositions étudiées, et qu'elles nécessitent une refonte à partir de modèles en réseau.

## **I. Le problème des frontières spatiales de l'individu en développement**

L'analyse des tentatives de solutions proposées pour repenser la causalité du développement autrement que par le biais d'un préformationnisme conduit nécessairement à une refonte du concept d'individu en développement. En effet, si l'environnement est un facteur développemental à part entière et si le développement de l'individu implique la prise en compte de causes qui jusque-là étaient considérées comme extérieures à l'objet étudié, alors ce qu'on nomme individu doit être étendu, au même titre que les causes de son développement.

De fait, les études en biologie du développement insistent sur des phénomènes paradigmatiques qui laissent – partiellement – de côté certains mécanismes qui pourraient conduire à questionner les frontières spatiales et temporelles que l'on prête habituellement au développement. L'étude du développement nous permet de nous abstraire d'une conception adultocentrée de l'individu. En effet, si la conception de l'organisme depuis l'organicisme du XIX<sup>e</sup> siècle a été modifiée, par le tournant moléculaire de la biologie du développement d'abord, puis par l'émergence de nouvelles disciplines comme l'évo-dévo, il n'en reste pas moins que la plupart des débats actuels sur le concept d'organisme se centrent sur les états matures ou les systèmes finis, contribuant à une conception adultocentrée. Ainsi que nous l'avons vu, l'adaptationnisme porté par la Synthèse Moderne, ainsi que le réductionnisme génétique encore fort dans la biologie aujourd'hui, contribuent à prendre en considération l'organisme adulte.

Dans ce contexte, la conception de l'individualité à partir de son développement nous permet de prendre la mesure de toutes les composantes qui entrent dans la formation de l'individu et ainsi de montrer en quoi l'individu est avant tout une entité émergente. L'environnement doit donc, selon nous, être considéré comme un facteur développemental. La particularité du développement est alors de souligner la nécessaire prise en compte des interactions avec les éléments environnementaux. Ces éléments ne peuvent plus être considérés comme des éléments « extérieurs », mais comme des constituants de l'entité qui se développe.

Or, dans la mesure où ces éléments constituent des sources de variabilité, il s'agit de penser la transformation dans le développement, et non plus seulement la fixité. En effet, la biologie du développement s'est d'abord construite autour de l'idée que ce qui comptait pour la recherche était la découverte de ce qui se maintient : la question de la biologie du développement est alors de déterminer pourquoi et comment le développement est toujours le



développement du même<sup>1</sup>. Ainsi que nous l'avons montré dans les chapitres précédents, c'est cette focalisation sur la question du même qui a en partie coupé la recherche en développement des analyses sur le rôle de l'environnement, et qui a influencé un concept substantialiste de l'individu en développement. Si ce qui se développe est toujours le même, alors l'environnement ne peut pas être considéré comme un facteur développemental à part entière, et l'individu doit être envisagé comme une entité – de préférence un organisme – close sur elle-même, autonome et fixe. Repensé à partir de ces analyses, le développement permet donc de comprendre que les entités les plus individuées ne sont pas nécessairement celles dont les constituants génétiques sont les plus homogènes (et qui auraient donc un destin commun).

À ce titre, le problème des frontières de l'individu est double<sup>2</sup> : Du point de vue temporel, il s'agit de repenser les échelles de temps pertinentes pour prendre en compte tous les facteurs impliqués dans la formation de l'individu. Autrement dit, il s'agit de s'interroger sur la formation, dans le temps de l'individualité (1). Du point de vue spatial, il s'agit de déterminer ce qui, dans l'environnement, fait partie intégrante de l'individu étudié. Ce faisant, ce questionnement réinterroge l'idée d'une homogénéité génétique comme critère pertinent pour définir le développement (2) :

- (1) Depuis les travaux de Leo Buss, les chercheurs s'accordent à penser que la hiérarchie biologique ne s'est pas présentée à l'existence déjà toute formée<sup>3</sup> : elle est le résultat d'un long processus évolutif. Par là, il s'agit de souligner que la sélection n'a pas toujours agi d'abord sur des multicellulaires. Cette perspective diachronique des niveaux de sélection implique une nouvelle manière de conceptualiser l'individualité comme quelque chose de dérivé et non pas primitif<sup>4</sup>. L'organisme multicellulaire n'est donc pas ontologiquement primitif en biologie, mais quelque chose qui doit être expliqué sur la scène de l'évolution. Autrement dit, il semble nécessaire de réévaluer la temporalité à partir de laquelle le concept d'individu est pensé.
- (2) Ce problème tient en partie au fait que pour nombre de chercheurs, le critère de l'homogénéité génétique est un critère essentiel de la définition de l'individualité

---

<sup>1</sup> Voir chapitre 2 sur les causes du développement.

<sup>2</sup> Pradeu T *et al.* (2011) *op. cit.*

<sup>3</sup> Buss L (1987) *op. cit.*

<sup>4</sup> Okasha S (2003) *op. cit.*

biologique. L'enjeu sous-jacent concerne alors la question du conflit qui pourrait exister entre différents niveaux d'organisation. En effet, la position dominante est l'idée selon laquelle l'hétérogénéité génétique crée un conflit au sein de l'organisme dans lequel des « tricheurs » empêchent l'intégration de l'individu à un niveau plus haut<sup>1</sup>. Un mécanisme qui apporte une homogénéité génétique peut prévenir une tragédie des communs évolutionnaires en éliminant la possibilité de la compétition. Richard Dawkins par exemple avance ainsi explicitement l'idée selon laquelle les entités génétiquement hétérogènes sont disqualifiées en tant qu'individus biologiques parce qu'il va exister de la sélection à des niveaux plus faibles<sup>2</sup>.

## I. A. Organisme ou individu ?

L'analyse des frontières de l'individu en développement nous permet ici d'éclairer un point de notre thèse : l'emploi du terme individu plutôt que du terme organisme. En effet, dans la tradition organisationnelle de l'organisme, le concept d'organisme est considéré à partir de la relation tout/partie, par laquelle l'organisme se définit comme un tout structurel et fonctionnel et de la relation avec l'environnement, qui détermine l'autonomie de l'organisme sans la confondre avec une indépendance totale au regard de son environnement. Cette conception considère l'organisme comme un tout qui s'auto-entretient, laissant de côté le caractère en devenir de l'entité étudiée.

Autrement dit, si une conception organisationnelle peut rendre compte de l'intégration de certains facteurs ou mécanismes dans l'organisme, elle s'applique davantage à l'idée d'un organisme adulte qu'à l'idée d'un individu en développement. Or, si 1) le développement n'est pas un phénomène adultocentré mais dure tout au long de la vie de l'entité considérée et si 2) l'individu se forme à travers les constituants – quels qu'ils soient – de son développement, alors la définition de l'individu que l'on doit donner ne peut pas correspondre à l'idée d'une entité fixe, qui, on le voit, ne serait alors qu'une abstraction à partir d'un cycle de vie bien plus large.

---

<sup>1</sup> Michod RE (1999) *Darwinian Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*, Princeton, NJ, Princeton University Press; Clarke E (2013) *op. cit.*; Clarke E et Okasha S (2013) Species and Organisms: what are the problems? In Bouchard F et Huneman P (eds) *From groups to Individuals. Evolution and Emerging Individuality*, MIT Press, Vienna Series in Theoretical Biology.

<sup>2</sup> Dawkins R (1976) *The Selfish Gene*, New York, Oxford University Press.

Un concept atemporel d'organisme n'est en effet pas pertinent dans l'approche des processus développementaux, puisque l'individu doit être compris comme un nœud au confluent d'événements spatio-temporels. À cet égard Waddington, avec sa découverte de la biologie diachronique, met en avant une approche processuelle de l'organisme comme un devenir qui n'est jamais parfaitement atteint. Cette organisation essentiellement dynamique de l'entité en développement l'amène à user d'un certain nombre de concepts permettant de saisir la stabilité au sein du changement continu<sup>1</sup>. C'est ainsi que le concept de canalisation par exemple, renvoie à la capacité des voies développementales à produire des phénotypes « normaux » malgré les perturbations<sup>2</sup>. L'environnement peut ainsi être décrit comme constitutif des individus en développement.

Le terme organisme renvoie à un vivant organisé, possédant une intégration fonctionnelle et composé de parties interdépendantes. Il enferme l'entité définie dans un contexte physiologique et médical, qui a toutefois pu être pertinent. En effet, la physiologie, et avec elle la médecine, offrent une analyse des fonctionnements physique, organique et biochimique du vivant. Dans ce contexte, ces disciplines se sont organisées autour d'un concept fort d'organisme, qui permette de distinguer l'organisme de ses composants et d'étudier les liens entre eux, mais aussi l'organisme de son environnement afin d'analyser les interrelations entre les deux. La définition d'une organisation dont les parties manifestent un certain degré d'intégration est essentielle à l'analyse des différentes fonctions de l'organisme.

Toutefois, l'étude que nous faisons du développement entend mettre en avant l'idée que la prise en compte de l'environnement dans l'explication du développement, apporte un regard nouveau sur les mécanismes et ressorts du développement, ainsi que sur sa définition. Or, ce regard nouveau tend à souligner l'étendue des mécanismes qui permettent à une entité de se constituer, et montre que ces mécanismes se jouent sur une temporalité beaucoup plus étendue que celle qui était pensée alors. Cette extension de la temporalité mêle alors des échelles de temps différentes : celles du développement de chaque entité, celle du développement de l'individu comme un tout, mais aussi celle de l'évolution.

Si le terme « individu », que nous choisissons, est considéré comme problématique, c'est notamment parce qu'il fait référence, en son sens premier, à l'adjectif « indivisible ». Queller et Strassmann préfèrent ainsi le terme d'organismalité à celui d'individu, le premier

---

<sup>1</sup> Waddington CH (1959) Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters, *Nature*, 183: 1654-5.

<sup>2</sup> Pour un passage en revue des concepts utilisés par Waddington pour penser la stabilité au sein du changement, voir Gilbert SF (2010) *op. cit.*

permettant, selon eux, de prendre en compte les différents niveaux auxquels se joue l'individualité, tout en évitant la référence à l'indivisibilité du terme « individu »<sup>1</sup>, dont nous avons toutefois vu qu'elle ne définissait pas pleinement l'individualité. C'est justement dans la perspective de prendre en compte les différents niveaux que le concept d'individu, plus que celui d'organisme, nous paraît adapté à la pleine analyse de la temporalité dans la définition de l'individu biologique, de même qu'il est plus adapté à la prise en compte d'une hiérarchie d'individus comprenant des unicellulaires, des agrégations, des symbioses, des communautés voire des écosystèmes. Le concept d'individu est alors plus inclusif que celui d'organisme et convient davantage à la définition de l'individu par le développement, ce dernier s'étendant, selon nous, au-delà de l'organisme. Nous l'avons vu, l'étude du développement et de ses mécanismes nous pousse à considérer que le développement de l'individu se joue aussi bien au niveau des unicellulaires que des communautés. L'organisme n'est, à ce titre, pas un niveau privilégié et notre définition du développement ouvre au contraire la voie vers d'autres entités.

Il s'agit donc pour nous de penser l'individuation, c'est-à-dire à la fois une forme temporalisée de l'individu qui ne le considère pas comme entité fixe, mais également un individu en relation avec son environnement (au sens large) comme intégration de constituants endogènes et exogènes.

## **I. B. L'environnement comme composante de l'individu en développement**

D'après les analyses de Buss et Michod<sup>2</sup>, deux mécanismes d'individualisation peuvent être suggérés pour expliquer l'émergence et la maintenance d'un nouvel individu évolutionnaire à un niveau supérieur : tout d'abord, la prévention de l'émergence de conflits de *fitness* à un niveau inférieur, en augmentant l'homogénéité génétique de l'individu. Dans le cas d'un multicellulaire, l'idée est que des cellules génétiquement identiques coopéreront mieux que des cellules non génétiquement identiques. La séparation entre cellules germinales et cellules somatiques est un mécanisme de ce type : les cellules somatiques n'ont pas intérêt à favoriser leur propre *fitness* dans la mesure où elles ne sont pas pertinentes du point de vue de l'évolution. Le second mécanisme consiste en l'élimination de nouveaux variants favorisant leur propre

---

<sup>1</sup> Queller DC, Strassmann JE (2009) Beyond society: The evolution of organismality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364: 3143.

<sup>2</sup> Buss LW (1987) *op. cit.*; Michod RE (1999) *op. cit.*

*fitness*. Ce mécanisme est appelé mécanisme de « surveillance », et consiste en l'élimination des variants à un niveau inférieur qui pourraient favoriser leur propre *fitness* aux dépens de celle de l'organisme entier.

Clarke avance que ces perspectives peuvent être réconciliées en les traitant comme des descriptions alternatives (mais compatibles) à un seul problème sous-jacent<sup>1</sup>. Une description fonctionnelle des mécanismes décrits efface leur incohérence et leur inconsistance. On peut dire que les individus biologiques possèdent nécessairement des mécanismes de surveillance dans lesquels un mécanisme de régulation est un mécanisme qui restreint la capacité d'un objet à subir une sélection à l'intérieur de l'objet. Couplé à un mécanisme de démarcation, qui est un mécanisme qui augmente ou maintient la capacité d'un objet à supporter une sélection entre-objet, cette définition permet d'avancer des éléments de définition de l'individualité biologique.

Toutefois, une perspective fonctionnelle, si elle réconcilie toutes les vues, refuse à chacune le caractère nécessaire qu'elle voudrait avoir pour définir l'individualité. Ainsi sont proposés des mécanismes mais non des critères de définition. De plus, l'accent est mis sur le mécanisme qui agit plutôt que sur la manière dont il agit. Il s'agit pour Clarke de mieux comprendre comment un mécanisme peut remplir sa fonction plus ou moins complètement, et ainsi de souligner qu'il y a des degrés d'individualité.

Plusieurs idées peuvent ainsi être dégagées de ces perspectives. Tout d'abord, l'idée d'une détermination possible de l'embryon à partir de la connaissance des mécanismes internes qui sous-tendent son développement n'est pas possible. Répondant directement à la question posée par Wolpert<sup>2</sup> de savoir si un tel « calcul » de l'embryon est possible, Scott Gilbert affirme :

Nous pouvons donner une réponse précise à la question posée par Wolpert (1994) : « sera-t-il possible de calculer l'embryon ? »

C'est à dire, étant donnée une description complète de l'œuf fécondé – la séquence ADN complète et la localisation de toutes les protéines et ARN – pourrait-on prévoir comment l'embryon se développera ?

---

<sup>1</sup> Clarke E (2013) *op. cit.*

<sup>2</sup> Voir le chapitre 2 à ce sujet.

La réponse est nécessairement non. Le phénotype dépend dans une large mesure de l'environnement, et ceci est une condition nécessaire à l'intégration de l'organisme en développement dans son habitat particulier<sup>1</sup>.

Même si l'on disposait de la séquence ADN complète d'un organisme, ainsi que d'une puissance de calcul illimitée, calculer l'organisme ne serait pas possible, dans la mesure où un tel calcul ne peut être effectué seulement à partir des gènes. L'ontogenèse d'un organisme est la conséquence d'une interaction unique entre ses gènes, les environnements successifs dans lesquels il vit, et le bruit développemental, c'est-à-dire les interactions aléatoires qui se jouent au niveau des interactions moléculaire dans chacune des cellules.

Avec la critique du déterminisme et de l'idée selon laquelle les gènes seraient le vecteur d'une information nécessaire et suffisante à la connaissance de l'ontogenèse des organismes, se dessine l'idée selon laquelle c'est la recherche de similitudes, de points communs, qui a toujours motivé les recherches en biologie du développement, et qui empêche une prise en compte de l'environnement dans la définition de l'individu. Or, bien que la variation ne soit pas d'abord un problème de la biologie développementale, elle entre dans l'étude du développement par le biais des mutations qui peuvent affecter le développement. L'étude de la variabilité individuelle rendrait ainsi possible une biologie du développement qui ne définisse pas ce dernier implicitement comme le dépliement de facteurs internes, voire le dépliement d'un programme dont l'information principale serait portée par les gènes. Elle rendrait également possible une prise en compte de l'environnement comme facteur développemental nécessaire à la constitution, donc à la définition, de l'individu.

Ainsi, si beaucoup de travaux en biologie du développement soulignent la non pertinence d'une définition « traditionnelle » de l'individu, aucune alternative n'est souvent donnée de manière précise. Ou, plus précisément, la question des frontières spatiales de l'individualité est souvent soulignée par des exemples tirés de différents domaines de la biologie, sans que soient définies avec précision la définition de l'individualité qui est critiquée ou la définition proposée en remplacement. Dans ce contexte, les tentatives de définition précise du concept reviennent à une vision « organiciste » avant tout fondée sur les gènes. En effet,

---

<sup>1</sup> Gilbert SF (2003) *op. cit.* p.98 "We can give a definite answer to the question posed by Wolpert (1994): 'Will the egg be computable? That is, given a total description of the fertilized egg – the total DNA sequence and the location of all proteins and RNA – could one predict how the embryo will develop?' The answer has to be no. The phenotype depends to a significant degree on the environment, and this is a necessary condition for integrating the developing organism into its particular habitat. Voir aussi, Gilbert SF, Epel D (2009) *op. cit.*; Gilbert SF, Sarkar S (2000) *op. cit.*

dans le cadre de l'idée selon laquelle il n'est pas possible de réduire l'embryon, et avec lui l'ontogenèse de l'individu, à un calcul dans lequel tous les paramètres pourraient être déterminés par l'examen des facteurs génétiques au sens large, Scott Gilbert, dont les apports à la théorie « éco-évo-dévo » sont majeurs, propose d'intégrer les variants issus de l'environnement dans la définition du développement et de l'organisme en développement, et plus précisément, de faire appel à une forme d'organicisme « contexte-dépendant » qui intègre les signaux du génome, des interactions cellulaires et de l'environnement dans lequel l'organisme se développe<sup>1</sup>.

Or, si l'un des freins pour penser l'individu en développement est le génocentrisme, pour Gilbert, reste que le niveau des gènes est un bon niveau pour penser l'organicisme. En effet, même au niveau génétique, la fonction d'une partie dépend de son contexte au sein du tout, et la fonction d'un gène ou du produit d'un gène dépend de leurs interactions avec d'autres gènes ou produits de gènes. De même, ainsi que nous l'avons vu, il existe deux niveaux auxquels l'activité génétique peut être régulée, le niveau cytoplasmique, ainsi que Waddington l'a montré notamment<sup>2</sup>, et le niveau environnemental. L'approche moléculaire, ascendante<sup>3</sup> (bottom-up) n'a aucune raison de prendre un parti organiciste, dans la mesure où l'organisme est perçu comme un épiphénomène des gènes. Avec l'analyse plus poussée du rôle de l'environnement dans le développement normal, l'approche ascendante rencontre l'approche descendante (top-down) dans la mesure où on est maintenant en mesure d'étudier les « tout » composés par les organismes et les interactions avec leur environnement, renforçant l'idée d'un organicisme.

Ce que nous voulons montrer ici est que la conception des frontières de l'individu à nouveaux frais, et notamment en prenant en compte l'idée selon laquelle l'environnement devient lui-même un facteur développemental, pose problème, dans la mesure où la majorité des solutions apportées au problème soit n'apportent pas une réelle réponse causale au problème du génocentrisme, soit restent trop floues pour permettre une prise en compte claire de l'individualité biologique.

À l'idée, que nous avons développée dans le chapitre précédent, selon laquelle l'environnement comme source de signaux développementaux doit être pris en compte à part égale avec les facteurs internes et plus précisément génétiques pour penser le développement,

---

<sup>1</sup> Gilbert SF, Sarkar S (2000) *op. cit.*

<sup>2</sup> Waddington CH (1956) Embryology, epigenetics and biogenetics, *Nature*, 177: 1241.

<sup>3</sup> Gilbert SF, Sarkar S (2000) *op. cit.*

s'ajoute l'idée selon laquelle les frontières à partir desquelles l'individualité biologique est conçue sont à repenser également. Inclure l'environnement comme facteur d'individuation, c'est-à-dire comme cause à part entière de la construction de l'individu, c'est souligner que l'individualité biologique, et avec elle l'individuation, ne peut pas seulement reposer sur des processus et mécanismes internes.

Le problème de l'individu devient alors celui de savoir ce qui compte comme une entité et dans quelle mesure la séparation avec l'environnement devient ou non un critère pertinent de définition. L'intégration des facteurs environnementaux dans la réflexion sur l'individualité biologique conduit donc à ne pas considérer l'environnement seulement comme un élément passif qui filtrerait des variations préexistantes. Le rôle actif de l'environnement dans la formation de l'individualité en fait un facteur développemental à part entière d'une part, et une composante de l'individu biologique d'autre part. L'intégration de l'environnement dans la définition de l'individu permet de mesurer de manière plus pertinente le degré d'autonomie de l'individu, ainsi que la question de ses frontières.

À titre d'exemple, le gastéropode *Elysia chlorotica* est une entité dont l'analyse permet de réfléchir à la question de l'autonomie de l'individu eu égard à son environnement. *Elysia chlorotica* est une petite limace de mer que l'on peut trouver dans les eaux peu profondes sur les côtes est de l'Amérique du Nord, du Texas et du Canada, et qui acquiert au cours de sa vie une capacité de photosynthèse. Cette capacité se développe tôt chez cette espèce, et provient de l'intégration des algues de l'espèce *Vaucheria litorea*. *E. chlorotica* qui retient les chloroplastes des algues, lesquels sont intégrés par phagocytose dans le cytoplasme des cellules épithéliales bordant le système digestif. Ce processus se manifeste phénotypiquement par la transformation de la limace, originellement translucide, en une sorte de feuille, capable de transformer l'énergie de la lumière en matière organique, permettant au gastéropode d'arrêter de se nourrir. *E. chlorotica* devient ainsi une entité autotrophe. Un transfert horizontal de gènes explique le fonctionnement des plastes : le gastéropode possède des gènes identiques à ceux contenus dans le noyau de l'algue<sup>1</sup>. Le génome du mollusque contient en effet un gène caractéristique de la photosynthèse oxygénique : le gène *psbO*<sup>2</sup>. L'intérêt de l'étude de cette association réside dans la durée de fonctionnement des plastes (qui est de 8 mois, soit la durée moyenne de vie du mollusque en milieu naturel). Les plastes n'étant pas transmis à la descendance, nous sommes

---

<sup>1</sup> Green BJ et al (2000) Mollusc-Algal Chloroplast Endosymbiosis, *Plant Physiology*, 124: 341-342.

<sup>2</sup> Rumpho ME et al. (2008) Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*, *PNAS*, 105 (46): 17 867-17 871.



ici face à un cas d'acquisition d'un degré plus élevé d'autonomie dû à l'intégration de facteurs environnementaux.

C'est donc ici la coopération entre le mollusque et son environnement qui est intéressante. Ainsi, contre un critère « darwinien » d'individuation, qui retiendrait la reproduction et la transmission à la descendance comme définition de l'individu biologique<sup>1</sup>, le critère de coopération semble plus à même de nous renseigner sur la définition de l'individu et son fonctionnement<sup>2</sup>. Queller et Strassmann soulignent ainsi que le critère de reconnaissance de différentes entités pourrait se mesurer sur une échelle prenant en compte les degrés de coopération et de compétition entre les parties. Dans le cas de *E. chlorotica*, la coopération est évidente du point de vue cellulaire, puisque les plastes fournissent de l'énergie au mollusque, qui en retour, permet aux plastes de fonctionner en l'absence de gènes nucléiques chez l'algue. Ici, le critère de coopération semble ainsi primer sur celui de transmission, les symbiotes n'étant pas transmis à la descendance.

Si l'idée selon laquelle l'environnement doit être pris en compte dans la définition de l'individualité biologique semble faire consensus, les moyens d'une telle intégration, ainsi que la place exacte que l'on doit accorder aux facteurs environnementaux reste débattue voire floue. S'agissant de la construction de l'individu, il paraît clair que la distinction d'une spatialité interne et d'une spatialité externe, ainsi que la priorité donnée aux facteurs internes, ne permettent pas de rendre compte de l'individualité biologique et de ses variations.

## **I. C. L'idée de phénotype étendu et ses limites**

Si une majorité des réflexions sur le concept d'individu biologique se fait au prisme de la théorie de l'évolution, il n'en reste pas moins que cette dernière ne permet pas toujours de rendre compte efficacement de l'individualité biologique et de ses particularités, et ce notamment dans le cas où le développement de l'individu se fait par l'environnement. Dans ce contexte, l'idée de phénotype étendu renvoie à la définition de l'environnement comme extension du phénotype de l'individu considéré. S'agissant de comprendre les phénomènes de parasitisme ou plus largement de symbiose, par exemple, cette analyse suggère qu'il est possible de comprendre tout phénotype induit à partir d'une infection par une bactérie (ou plus

---

<sup>1</sup> Godfrey-Smith P (2009) *Darwinian Populations and Natural Selection*, Oxford, Oxford University Press.

<sup>2</sup> Queller DC, Strassmann JE (2009) Beyond society: The evolution of organismality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364: 3143.

largement à partir d'un « vivre ensemble ») comme l'extension du phénotype de la bactérie elle-même, comprise comme réplicateur. De même, toute « partie » de l'environnement qui rendrait difficile la séparation entre un individu et son habitat pourrait être considéré comme l'extension de l'individu en question, et ce sur la base de ses gènes.

### **I. C. 1. Définition du phénotype étendu**

L'idée d'une extension du phénotype est étudiée par Dawkins notamment<sup>1</sup>. L'explication de l'intégration de l'environnement comme phénotype étendu se fait alors de la manière suivante : chaque gène code pour la synthèse d'une chaîne de protéines. Dans un sens premier, cette protéine est un effet phénotypique. Des effets plus distants, comme la couleur des yeux ou le comportement, sont des effets de la protéine qui fonctionne comme une enzyme. Pour Dawkins, les phénotypes ne sont pas causés par les gènes, mais les différences phénotypiques sont causées par les différences génétiques. Dans cette perspective, la sélection naturelle est le processus par lequel certains allèles propagent leurs alternatives, et les instruments grâce auxquels ils y parviennent sont leurs effets phénotypiques. Il s'ensuit que les effets phénotypiques peuvent toujours être pensés comme relatifs à une alternative d'effets phénotypiques. La thèse de Dawkins est alors de montrer qu'il est possible d'émanciper le concept de différence phénotypique de celui de véhicule discret (comme les corps individuels), et c'est le sens du concept de phénotype étendu.

Il est ainsi possible d'étendre le phénotype aux artefacts, construits par un comportement individuel qui est sujet à des variations génétiques. De plus, un phénotype étendu peut aussi être construit sous l'influence conjointe de gènes se trouvant dans plus qu'un corps individuel. Les barrages des castors par exemple sont construits collectivement. Une mutation génétique chez un individu castor pourrait se manifester dans un changement de l'artefact partagé. Si le changement phénotypique dans l'artefact avait une influence sur le succès de réplication du nouveau gène, la sélection naturelle agirait, positivement ou négativement, pour changer la probabilité de l'existence d'artefacts similaires dans le futur. Un dernier stade de définition du phénotype étendu est enfin que les gènes partageant un trait phénotypique étendu donné peuvent provenir de différentes espèces, voire différents *phyla*.

---

<sup>1</sup> Dawkins R (1982) *The Extended Phenotype*, New York, Oxford University Press.

Ainsi, pour Dawkins, le théorème central de l'organisme égoïste énonce qu'un comportement animal tend à augmenter sa propre *fitness*<sup>1</sup>. Or, parler d'un comportement individuel qui tend à augmenter sa *fitness* revient à parler d'un gène ou de gènes pour ce comportement, augmentant sa possibilité de survie. De la même manière, on peut aussi parler, concernant un organisme, de gènes pour un trait comportemental dans un autre organisme. En associant ces trois idées, on arrive au théorème central du phénotype étendu :

Un comportement animal tend à augmenter la survie des gènes pour ce comportement, que ces gènes soient dans le corps de l'animal qui agit ou non<sup>2</sup>.

Ce que nous voulons souligner ici est que la définition du réplicateur par Dawkins, ainsi que son fondement ultime sur les gènes, ne prennent pas en compte tous les cas de construction d'un individu biologique, et notamment ne tiennent pas compte d'une définition du développement et de l'individu qui s'ouvrirait sur les facteurs environnementaux.

Un réplicateur est défini comme tout ce dont on peut faire une copie<sup>3</sup>. Cette thèse soutient qu'un réplicateur peut être actif, si sa nature peut influencer la probabilité qu'il soit copié. Un réplicateur, qui plus est, tire bénéfice de tout ce qui peut augmenter son nombre de copies. Dawkins reprend la distinction, que David Hull<sup>4</sup> notamment avait déjà établie, entre réplicateur et interacteur, remplaçant ce dernier terme par celui de « véhicule », dont le succès est mesuré à sa capacité à propager les réplicateurs qu'il contient. Aussi, lorsque l'on parle d'unité de sélection, référence est-elle faite aux facteurs génétiques, qui seuls, selon Dawkins, ont la capacité de se répliquer. Les facteurs génétiques méritent en effet selon lui un statut spécial dans la mesure où ils se répliquent eux-mêmes, mais également où ils répliquent les mutations qu'ils subissent.

Selon cette définition, un organisme, pour Dawkins, ne saurait être un réplicateur sans violer le « dogme central » de la non hérédité des caractères acquis<sup>5</sup>. De même, une espèce ne constitue pas un réplicateur, seul son patrimoine héréditaire (constitué d'ADN) se répliquant. À l'inverse, et bien que ce cas ne semble pas pris en compte par Dawkins, on pourrait affirmer que le cas d'une bactérie qui contribuerait au développement d'une entité pourrait être compris

---

<sup>1</sup> Dawkins R (1982) *op. cit.*

<sup>2</sup> *Ibid.* "An animal's behaviour tends to maximize the survival of the genes « for » that behaviour, whether or not those genes happen to be in the body of the particular animal performing it" p. 233.

<sup>3</sup> *Ibid.*

<sup>4</sup> Hull DL (1978) *op. cit.*

<sup>5</sup> Dawkins R (1982) *op. cit.*, chapitre 6.

comme un exemple de phénotype étendu dans lequel l'individu final serait le phénotype étendu de la bactérie, celle-ci étant considérée comme un réplicateur<sup>1</sup>.

## I. C. 2. Critiques de cette approche

Le problème que pose l'approche du « phénotype étendu » est qu'elle reste centrée sur la manière dont les gènes peuvent expliquer l'inclusion de certains éléments environnementaux au sein même de l'individu. À ce titre, la théorie de Dawkins laisse de côté aussi bien des mécanismes que des facteurs environnementaux qui sont toutefois nécessaires à l'explication de l'individu en développement. Les facteurs culturels ou sociaux, par exemple, sont exclus de cette théorie.

Pourtant, un cas de réplicateur non génétique est identifié et reconnu par Dawkins : il existe un cas de répliqueurs, que l'on trouve dans l'environnement par le biais des réseaux complexes du cerveau, qui communiquent et ne sont pas génétiques : les « *memes* »<sup>2</sup>. Un *meme* doit être considéré comme une unité d'information qui réside dans le cerveau. Il possède une structure définie, réalisée dans n'importe quel *medium* physique que le cerveau utilise pour stocker de l'information. Si le cerveau stocke de l'information sous la forme de schémas de connexions synaptiques, le *meme* sera une structure de connexion synaptique normalement visible au microscope.

Les effets phénotypiques du *meme* seront alors les conséquences de celui-ci « dans le monde extérieur ». Ces effets peuvent prendre la forme de musique, de mots, de styles vestimentaires, ou encore de gestes, selon Dawkins<sup>3</sup>. Ils peuvent être perçus par les organes sensoriels des autres individus, de telle sorte qu'une copie (qui n'a pas à être nécessairement exacte) en est gravée dans leur propre cerveau ensuite. Si l'on considère l'ADN comme réplicateur archétype, on constate qu'il doit faire des copies de lui-même, en utilisant la machinerie cellulaire, et qu'il a des effets sur le monde extérieur, ce qui augmente la chance de survie des copies. Dans le cas du *meme*, le fait de faire des copies correspond à l'usage de l'appareil de communication interindividuel et à l'imitation pour faire des copies de lui-même.

---

<sup>1</sup> Sur l'extension du concept de réplicateur, voir notamment Sterelny K., Smith KC., Dickison M. (1996). The extended replicator. *Biology and Philosophy*, 11, 377–403.

<sup>2</sup> Cloak FT (1975) That a culture and a social organization mutually shape each other through a process of continuing evolution. *Man-Environment Systems* 5: 3-6.

<sup>3</sup> Dawkins R (1982), *op. cit.*

Selon Dawkins, tout effet que le *meme* a sur le corps qui le porte peut influencer la chance de survie du *meme*.

Toutefois, la lecture que fait Dawkins du *meme* et de son fonctionnement tend à rendre ce dernier dépendant des gènes, de telle sorte que l'ADN resterait ultimement la base nécessaire à la réplication des *memes*. Aussi Dawkins s'appuie-t-il sur les travaux de Bonner pour fonder cette définition :

Les *memes* sont complètement dépendants des gènes, mais les gènes peuvent exister et changer de manière totalement indépendante des *memes*<sup>1</sup>.

En fondant ainsi les *memes* sur l'ADN, Dawkins reconnaît semble-t-il deux niveaux de réplicateurs, ontologiquement différents : les réplicateurs dont le principe est autonome, et les réplicateurs dont la réplication, non autonome, dépend d'un principe d'ordre supérieur : l'ADN. Or, limiter la réplication à des facteurs génétiques pose deux problèmes :

- 1) Cette approche laisse de côté des entités qui pourraient jouer le rôle de réplicateur sans être pour autant des gènes, ou sans reposer nécessairement sur des facteurs génétiques. Dans cette perspective, l'analyse des symbioses peut s'avérer éclairante<sup>2</sup>. À titre d'exemple, les bactéries *Buchnera aphidicola*, qui sont des endosymbiotes obligatoires de toutes les espèces de pucerons, se transmettent verticalement par la reproduction, et la symbiose entre les pucerons et les bactéries a conduit à la perte des gènes requis pour la respiration anaérobie, la synthèse des sucres aminés, ou encore d'acides gras et de glucides de la bactérie. La taille du génome de la bactérie s'est ainsi considérablement réduite du fait de la symbiose. En retour, les bactéries protègent les pucerons contre certains virus, et rendent possible la descendance. Les pucerons ont développé, au cours de la coévolution avec leurs symbiotes, des bactériocytes, c'est-à-dire des cellules permettant de contenir les endosymbiotes. Le mode de transmission des bactéries, par la reproduction, en fait ainsi de très bons réplicateurs, dans la mesure où l'on définit un réplicateur comme une entité qui transmet sa structure largement intacte dans des réplications successives. Il serait ainsi possible d'adopter une conception plus étendue

---

<sup>1</sup> Dawkins R (1982) *op. cit.* p.109 "Memes are utterly dependent upon genes, but genes can exist and change quite independently of memes". Cette définition s'appuie sur celle évoquée par Bonner. Voir Bonner JT (1980) *The Evolution Of Culture in Animals*, Princeton, N.J., Princeton University Press.

<sup>2</sup> Nous analysons ce phénomène plus précisément dans le chapitre suivant.

de ce que Dawkins notamment nomme réplicateur, les gènes ne constituant manifestement pas les seuls répliqueurs dans la nature.

- 2) Cette approche laisse de côté le fait que toutes les symbioses, et même toutes les endosymbioses, ne peuvent pas être considérées comme des facteurs transmis verticalement. En effet, si certaines bactéries responsables du développement des hôtes qu'elles parasitent sont transmises verticalement (par la mère) de génération en génération, ce n'est pas toujours le cas et nombre de symbioses fonctionnent par le biais d'une transmission horizontale<sup>1</sup> (par l'environnement). Le transfert de fonction, quelle que soit la fonction, se fait alors de manière latérale<sup>2</sup>. C'est le cas également des bactéries *Wolbachia*<sup>3</sup>, qui ne se transmettent pas toujours de manière verticale, mais aussi de l'exemple de l'influence des bactéries *Vibrio fischeri* sur le calamar *Euprymna scolopes*<sup>4</sup>. La manière dont le calmar acquiert les bactéries est intéressante<sup>5</sup> : l'organe « bioluminescent » rend possible la colonisation par les bactéries par un mouvement des cellules ciliées. Une fois les bactéries « sélectionnées », elles engendrent un processus d'apoptose qui élimine le mécanisme de recrutement d'abord mis en place. Le développement de l'organe bioluminescent commence de manière endogène, et il ne possède *a priori* pas d'autre fonction que celle de permettre la symbiose avec les bactéries. Dans cet exemple, un facteur environnemental (et transmis par l'environnement, de manière « horizontale ») a favorisé l'émergence des gènes impliqués dans l'organogenèse de l'organe bioluminescent. L'acquisition des bactéries ainsi que l'organogenèse qui en découle proviennent du seul environnement et dans ce cas, les bactéries ne peuvent être considérées comme des répliqueurs au sens que Dawkins entend donner à ce terme.

Dans la perspective de l'explication du développement et de sa définition qui plus est, prendre en compte des facteurs non génétiques est d'autant plus légitime que l'on connaît l'influence de certains facteurs environnementaux sur le développement. C'est notamment le sens de la critique que fait Bateson, en 1978, contre l'idée selon laquelle seuls les gènes seraient

---

<sup>1</sup> Sur la distinction entre transmission horizontale et verticale ou transovarienne, voir McFall Ngai M (2002) Unseen forces: the influence of bacteria on animal development, *Dev Biol* 242:1–14

<sup>2</sup> Sur le transfert latéral de fonction, voir Bouchard F (2010) Symbiosis, Lateral Function Transfer and the (many) saplings of life, *Biology and Philosophy* Vol 25 (4) p.623-641

<sup>3</sup> Pour une analyse approfondie de ces symbioses, voir chapitre 7.

<sup>4</sup> McFall-Ngai M (2002) *op. cit.*

<sup>5</sup> Nyholm V *et al.* (2000) Establishment of an animal–bacterial association: Recruiting symbiotic *vibrios* from the environment, *PNAS* Vol 97, n°18, 10231–10235.

de bons réplicateurs, et qu'ils seraient les facteurs explicatifs majeurs. En effet, on sait par exemple que la température est tout aussi nécessaire que les gènes pour la survie, et ce sur toutes les générations<sup>1</sup>. Pour Dawkins, il faut distinguer les deux disciplines que sont l'évolution et le développement. Quand il s'agit de développement, il est tout à fait approprié de souligner les facteurs non génétiques, tout comme les facteurs génétiques. Mais quand nous parlons d'unités de sélection, une emphase différente est requise : il s'agit de souligner les propriétés des réplicateurs. L'emphase sur les facteurs génétiques tient alors au fait qu'eux seuls se répliquent. Un embryologiste ne doit pas donner de priorité à un facteur (génétique ou environnemental) sur un autre, considérant, à raison, qu'ils sont tous nécessaires mais non suffisants.

Si Dawkins souligne le fait qu'il ne parle pas de développement, mais de réplicateurs qui survivent dans le temps évolutionnaire, et que, dans ce contexte, seul un gène mutilé aura des conséquences encore sur les autres générations, il n'en reste pas moins qu'il laisse ainsi de côté des facteurs qui influencent le développement ainsi que la construction de l'individu et participent ainsi de l'hérédité, qu'elle soit intergénérationnelle ou transgénérationnelle. Cette forme d'hérédité, dite non génétique, prend en compte tous les facteurs participant à la construction de l'individu et souligne que la transmission, d'une génération à l'autre ou même sur plusieurs générations, ne peut être réduite à une transmission génétique. Elle a ainsi donné lieu à des tentatives pour penser un concept d'organisme qui puisse inclure immédiatement tous ces facteurs.

## **I. D. Le concept d' « Œ » défini par la DST et ses limites**

Les conclusions quant à la définition de l'individu en développement dans la DST sont différentes de celles apportées par l'idée d'un phénotype étendu. La DST a pour ambition de rendre compte de la construction des caractéristiques d'un organisme individuel tout au long de sa vie<sup>2</sup> et à travers tous les facteurs qui sont impliqués dans sa formation. Pour ce faire, elle s'est efforcée de construire un concept qui rendrait compte de cette diversité de facteurs. Il s'agit, pour la DST, de déconstruire les limites traditionnelles qui rivent la conception biologique de l'organisme à des frontières spatiales trop exiguës pour s'adapter à l'ouverture de l'individu à son milieu.

---

<sup>1</sup> Dawkins R (1982) *op. cit.* p.98-99.

<sup>2</sup> Oyama S (1985), *op. cit.*; Griffiths P, Gray RD (1994) *op. cit.*

## **I. D. 1 Penser l'unité de l'organisme et de son environnement**

L'une des idées ainsi soulignées est que le développement dure depuis la conception jusqu'à la mort, et que ce qui est à expliquer est un « système en développement », concept épistémologique qui, dans le cadre de la DST, contient toutes les ressources expliquant pourquoi un organisme est tel qu'il est. De fait, expliquer les traits individuels d'un organisme, dans cette perspective, implique de prendre en compte toutes les ressources développementales impliquées dans la construction des caractéristiques qui interagissent pour reconstruire un cycle de vie<sup>1</sup>. Ce qui se développe est donc une association large entre l'organisme et son environnement. Dans cette perspective, ce que la DST cherche à expliquer est la coévolution entre les organismes et leur environnement, c'est-à-dire l'évolution des populations d'«*CE*» (représentant l'unité composée de l'organisme et de son environnement)<sup>2</sup>, dans lesquels il est impossible de dissocier l'organisme de son environnement.

Il s'agit donc par là d'abolir l'idée même de frontière – qui pense encore en creux une distinction entre intérieur et extérieur – et de faire de l'environnement une partie intégrante de l'individu. Toutefois, si cette conception semble épistémologiquement satisfaisante, elle l'est moins lorsqu'il s'agit de la mettre en pratique.

## **I. D. 2. Une unité à la définition floue**

En effet, nous avons déjà souligné, dans le chapitre précédent, les difficultés de la mise en pratique de la théorie des systèmes en développement. En définissant un concept holiste de développement et avec lui, un concept large d'organisme-environnement, elle forge un concept dont la définition reste trop floue pour être efficace. En faisant du cycle de vie, constitué par l'organisme et son environnement, l'unité du développement, la DST pose bien le problème des frontières de l'individualité biologique au sens où elle souligne le fait que les critères spatiaux et temporels habituellement utilisés pour définir l'individualité sont à revoir mais elle peine à le résoudre, dans la mesure où le cycle de vie, s'il englobe toutes les ressources nécessaires au

---

<sup>1</sup> Griffiths P, Gray RD (2001) *op. cit.* p.207.

<sup>2</sup> Griffiths P, Gray RD (1994) *op. cit.*



développement et à la reproduction de traits héréditaires, est une entité très large dont il est difficile de déterminer à la fois les contours, l'unité et l'unicité<sup>1</sup>.

Le caractère flou du concept de cycle de vie se retrouve alors également dans la distinction des différentes voies par lesquelles il est possible de penser ce que l'individu transmet. En effet, contre l'idée selon laquelle la similarité génétique est suffisante pour une similarité phénotypique – idée équivalente au déterminisme génétique selon la DST – les partisans de la DST affirment qu'il n'est pas légitime de concevoir la transmission génétique comme un mécanisme distinct impliqué dans la production de similarité phénotypique entre les générations. Ils concluent alors que le moyen le plus adéquat pour penser la stabilité transgénérationnelle de la forme phénotypique est de la penser en termes de cycle développemental qui se régénère lui-même et régénère ses parties une génération après l'autre<sup>2</sup>. Or, cette conclusion pose problème pour la détermination même des voies de l'hérédité.

En effet, en disant que tous les traits d'un cycle de vie d'une génération sont impliqués dans la récurrence de tous les traits dans le cycle de vie de la génération suivante, la DST rejette la distinction entre les organismes causant l'existence de leur descendance et les organismes causant chez la descendance le fait de posséder des traits similaires à ceux des parents<sup>3</sup>. Si l'on s'en tient à la stratégie de la DST, cette distinction n'a pas de valeur d'un point de vue théorique et donc le concept de mécanisme d'hérédité n'en a pas non plus. Mais, par exemple, les résultats de la biologie moléculaire montrent qu'il est théoriquement très utile de se concentrer sur des canaux particuliers de similarité intergénérationnelle, même dans les cas où cette similarité est due à l'interaction de plusieurs facteurs développementaux différents<sup>4</sup>. Le véritable problème consisterait à considérer que seule la transmission génétique est un mécanisme d'hérédité fiable et véritablement existant. Mais la possibilité de distinguer les canaux d'hérédité pourrait permettre une détermination plus précise des voies de transmission des traits, et *a fortiori* une analyse plus précise de l'hérédité elle-même.

---

<sup>1</sup> Dans un article de 2010, Thomas Pradeu montre que la DST perd l'aspect le plus intéressant de sa reconceptualisation du développement quand elle tente de reconceptualiser l'évolution. Il distingue notamment les travaux de S. Oyama, dont le but est d'expliquer les caractéristiques de l'organisme individuel, et ceux de Griffiths et Gray dont le but serait d'expliquer la coévolution entre les organismes et leur environnement. Pour Pradeu, avec cette seconde réponse, la DST perd à la fois l'unité et l'unicité de l'organisme. Pradeu T (2010) The Organism in Developmental Systems Theory, *Biological Theory* 5(3) 2010, 216–222.

<sup>2</sup> Oyama S (1985) *op. cit.*, Griffiths P, Gray RD (1994), *op. cit.*

<sup>3</sup> Mameli M (2004) Nongenetic Selection and Nongenetic Inheritance, *Brit. J. Phil. Sci.* 55, 35-71.

<sup>4</sup> *Ibid.*

L'analyse des frontières spatiales de l'individu en développement, si elle a permis de souligner la nécessité d'inclure le milieu dans la délimitation de l'individu, ne parvient donc pas complètement à proposer un concept d'individu qui puisse être adéquat pour la pratique. Le problème se pose alors de la manière dont les frontières temporelles de l'individu peuvent elles aussi être pensées. Or, c'est aussi à ce sujet que des solutions ont été proposées pour repenser le concept. Si la question des frontières spatiales de l'individu en développement pose problème au sens où les solutions proposées semblent difficilement tenir le programme qu'elles se proposent, la question des frontières temporelles de l'individu pose problème également, ainsi que nous allons le montrer.

## **II. Le problème des frontières temporelles de l'individu en développement**

Ainsi que nous l'avons vu dans l'introduction à ce chapitre, la question des frontières temporelles de l'individu en développement se pose à partir de l'idée selon laquelle le développement renvoie à une conception adultocentrée de l'individu. Mais le problème se pose aussi à partir de la question des transitions de certaines entités. En effet, la distinction entre les unicellulaires et les multicellulaires par exemple est souvent analysée comme une transition évolutionnaire majeure<sup>1</sup>. De fait, l'analyse de l'émergence de la multicellularité constitue une voie pertinente pour comprendre comment le développement permet une meilleure définition des frontières de l'individualité biologique. Le développement devient alors le moyen privilégié d'une compréhension de ces transitions et de leurs mécanismes.

Il s'agit par là de souligner la dimension dynamique de l'individu en développement, et de trouver les outils pour la penser. Dans cette section, nous interrogerons la nécessité de penser autrement la temporalité pour sortir d'une forme de déterminisme génétique qui pose en creux l'idée d'un individu figé. Nous soulignerons les difficultés que pose la prise en compte des frontières temporelles de l'individu et analyserons les solutions qui ont été proposées pour les résoudre.

---

<sup>1</sup> L'expression provient de l'analyse de Maynard-Smith J et Szathmary E (1995), *op. cit.*

## II. A. L' « ontophylogénèse » comme moyen de repenser la temporalité de l'individu ?

Ainsi que nous l'avons montré dans les analyses précédentes, c'est l'idée d'un individu figé, formé, qui semble primer lorsqu'il s'agit de donner une définition du concept. Or, les analyses de la causalité du développement soulignent la nécessité de sortir d'une causalité fixe, déterminée par les gènes uniquement, et par là d'ouvrir le concept aux divers processus qui le sous-tendent. À ce titre, l'analyse du développement, en tant que construction de l'individu, nous permet de nous abstraire de la fixité et de penser l'individu tel qu'on le pense habituellement comme une simple abstraction au sein d'un processus qui, lui, est continu.

C'est précisément la prise en compte de la temporalité qui pousse Jean-Jacques Kupiec à élaborer la thèse qu'il nomme « ontophylogénèse »<sup>1</sup>, thèse qui vise à montrer que l'ontogénèse (développement des individus) et la phylogénèse (l'évolution des espèces) relèvent d'un même processus qui s'explique par la variation et la sélection naturelle. La critique que Kupiec avance dans ses travaux est double : d'une part, elle entend mettre fin à l'idée selon laquelle l'ontogénèse trouverait *in fine* son explication dans un programme génétique (c'est-à-dire la thèse du déterminisme génétique) ; d'autre part, elle vise la définition subjective de l'espèce qui ne prend pas en compte que ce qui est réel est le processus de descendance avec modification. De fait, pour Kupiec, l'individu est une alternance de phases unicellulaires et multicellulaires, c'est-à-dire une continuité de cycles cellulaires qui traversent les générations. Ce que nous appelons individu est alors un moment figé de ce processus. Espèce et individu sont donc pour Kupiec des abstractions que nous faisons à partir d'un même processus de génération continue.

Kupiec nomme la théorie qui sous-tend ce processus le « darwinisme cellulaire », qui permet, selon l'auteur, de penser non plus en termes de niveaux d'organisation statiques, mais d'introduire, dans la conception de l'individu et de l'espèce, une vision dynamique qui intègre la durée. Il s'agit donc de rétablir la temporalité dans la conception de l'individu afin d'en donner une définition plus adéquate et conforme avec son ontogénèse. En utilisant les concepts de sélection naturelle et de variation pour penser l'individu en développement, Kupiec entend réintroduire la dynamique inhérente à l'ontogénèse de l'individu dans le concept même d'individualité.

---

<sup>1</sup> Kupiec JJ (2008) *L'Origine des individus*, Le Temps des Sciences, Paris, Fayard et (2012) *L'ontophylogénèse*, Editions Quae.

Toutefois, si cette thèse est séduisante en tant qu'elle repense la question de la temporalité de l'individu en développement, elle semble trouver des limites dans la comparaison qu'elle entend faire avec la théorie darwinienne. À ce titre, Lucie Laplane critique l'argument de Kupiec en le confrontant à la théorie darwinienne dont il se réclame<sup>1</sup>. En effet, dans l'*Origine des espèces*, Darwin ajoute à la variation et la sélection naturelle un ensemble de lois qui les accompagnent : croissance avec reproduction, héritage, qui selon Darwin, est presque toujours lié à la reproduction, variabilité, taux d'accroissement qui résulte en une lutte pour la vie.

Or, si la loi de l'héritage et celle de la croissance avec reproduction ne posent pas de problème au niveau cellulaire, en revanche, la variabilité et le taux d'accroissement résultant en une lutte pour la vie sont plus complexes à appliquer à la théorie de Kupiec. Les facteurs de croissance sont les molécules permettant la croissance des cellules ainsi que leur division. Or, les cellules qui n'ont pas accès à ces facteurs meurent et on pourrait en conclure que s'installe alors une lutte pour l'existence. Cependant, pour Laplane, cette mort cellulaire ne dépend pas des interactions moléculaires à l'intérieur de la cellule. Le lien entre la sélection des interactions moléculaires nécessaires à la production d'ordre et la sélection opérée parmi les cellules est ténu et il est difficile de montrer que les deux processus sont coextensifs. En d'autres termes, il n'y a semble-t-il pas de corrélation entre les processus de sélection aux niveaux cellulaire et moléculaire, et il manque donc à la théorie une explication de la sélection au niveau moléculaire.

Qui plus est, selon Laplane, la variation, dans la théorie de Kupiec, apparaît au niveau moléculaire, c'est-à-dire là où les variations aléatoires sont possibles (elles permettent le jeu de la sélection). Or, à ce niveau, toutes les molécules ne sont pas capables de reproduction/réplication, là où Darwin reliait quant à lui les processus de variation et de sélection naturelle à celui de reproduction. Les mécanismes proposés par Kupiec et Darwin apparaissent donc comme deux mécanismes différents, la signification des concepts n'étant pas la même dans les deux cas.

Toutefois, si l'homonymie n'est pas justifiée, il n'en reste pas moins que la thèse de Kupiec est fructueuse dans sa lutte contre une conception déterministe de l'ontogenèse d'une part, et qu'elle souligne la nécessité de penser la temporalité du développement autrement. Ces deux points, fondamentalement liés, sont au cœur de notre thèse et ne sont pas sans lien avec la nécessité de penser l'individualité en transition, c'est-à-dire l'idée selon laquelle l'individu est

---

<sup>1</sup> Laplane L (2011) Le mystère de la genèse des individus, *Critique*, 764-765, p. 143-152.

une entité qui se forme dans le temps, la temporalité faisant de fait partie intégrante de ses mécanismes de formation.

## II. B. Les transitions évolutives majeures

Le problème de l'individualité biologique a trouvé un développement nouveau et important avec le travail récent sur les transitions évolutives et les niveaux de sélection<sup>1</sup>. Ce sont des événements au cours desquels des entités auparavant seules s'agrègent pour former de nouveaux individus, à un niveau plus haut. Ils sont apparus à de nombreuses reprises au cours de l'évolution (notamment pour l'origine des cellules eucaryotes, l'émergence de la multicellularité, le cas des insectes sociaux...). L'émergence de la multicellularité correspondrait, dans cette perspective, au moment où les signaux entre cellules ont commencé et où le développement était à son point le plus simple. L'apparition de l'émission et de la réception de signaux chez les cellules précoces représente ainsi une voie pour comprendre le développement de tous les organismes multicellulaires. Examiner les origines de la multicellularité permet alors d'identifier les éléments de base de tout le développement, comme la polarité et la formation de patron, mais aussi d'expliquer l'émergence de certaines entités.

Un des avantages de la multicellularité et de sa taille est que l'organisme peut mieux se protéger de l'environnement par la construction de son propre environnement intérieur. Le fait que la multicellularité soit apparue à plusieurs reprises de manière indépendante permet de penser qu'il y a eu une forte sélection pour elle dans le monde unicellulaire ancien. Pour autant il est difficile de savoir quels ont été les premiers avantages.

Le concept d'individu devrait alors nous permettre de juger quelles entités ont complété leur transition évolutive. Ainsi que nous l'avons vu dans le premier chapitre, le problème se pose donc surtout quand il s'agit d'étudier les étapes intermédiaires de l'individualité. Il n'est alors pas possible d'envisager l'individualité comme une substance fixe. L'évolution est un processus graduel qui nécessite la prise en compte de ses formes intermédiaires. Or, l'étude des

---

<sup>1</sup> Clarke E, Okasha S (2014) *op. cit.* ; Buss LW (1987) *op. cit.* ; Calcott B, Sterelny, K (2011) A Dynamic View of Evolution In Calcott B, Sterelny K (Eds.) *The Major Transitions in Evolution Revisited*, MIT Press; Okasha S (2006) *op. cit.* ; Godfrey-Smith P (2009) *op. cit.* ; Michod RE (1999) *op. cit.* et (2007) Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life, *PNAS*, 104 (Suppl 1), p.8613 ; Queller DC (2000) Relatedness and the fraternal major transitions, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364 (1533), p. 3143.

mécanismes développementaux nous permet non seulement de prendre en compte ces étapes intermédiaires, mais aussi de les expliquer.

L'un des exemples d'émergence d'individualité repensée par l'étude du développement est celui de l'amibe sociale *Dictyostelium discoideum*. Les mécanismes par lesquels cette entité passe de l'état d'amibe solitaire à l'état de multicellulaire sont des mécanismes développementaux<sup>1</sup>. Or, nous sommes en droit, dans ce cas, de nous demander lequel de l'état initial (les cellules) ou de l'état final (l'organisme multicellulaire), représente l'individu. La prise en compte de l'individualité à travers le prisme d'une extension des frontières temporelles de l'individu nous permet ainsi de comprendre la transition en individualité que subit cette entité, transition opérée par des mécanismes développementaux comme la différenciation ou encore l'adhérence cellulaires.

Dans la perspective du développement, les organismes ne seraient ainsi pas nécessairement paradigmatiques. De fait, la nécessité d'un jugement discret sur l'individualité d'un organisme disparaît dès lors qu'une analyse multi-niveau est possible<sup>2</sup>. Il est possible décrire et prédire les changements de fréquence dans le temps d'un trait particulier même si l'on pense que les entités portant le trait sont des degrés intermédiaires d'individualité, et ce en portant notre analyse de la covariance entre le trait considéré et la *fitness* à plusieurs niveaux hiérarchiques<sup>3</sup>.

De la prise en compte des transitions en individualité, il est alors possible de déduire que la question de l'individualité nécessite un traitement différent de celui, traditionnel, qui prend pour individu modèle des organismes considérés comme finis et fixes. Il est alors nécessaire d'inclure les transitions en individualité dans la définition du concept, ainsi que de penser l'individu à partir des communautés et associations qui le caractérisent. Cette prise en compte, nécessaire, renvoie alors à la question des échelles de temps, dont nous pensons qu'elle est d'autant plus importante qu'elle est pensée au niveau du développement.

## II. C. La question des échelles de temps

---

<sup>1</sup> Pour une analyse plus approfondie de ces mécanismes, voir le chapitre 7.

<sup>2</sup> Clarke E, Okasha S (2014), *op. cit.*

<sup>3</sup> Okasha S (2006), *op. cit.*; Godfrey-Smith P (2009) *op. cit.*; Khila A, Abouheif E (2010) Evaluating the role of reproductive constraints in ant social evolution, *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 617-630.

Ainsi que nous l'avons vu, il existe plusieurs échelles de temps auxquelles il est possible de penser l'individu biologique. L'échelle de l'évolution est à ce titre le niveau le plus considéré pour penser l'individualité, puisque cette dernière est définie, entre autres, comme ce que l'on peut compter afin de faire des prédictions sur le temps de l'évolution. De plus, le concept d'individu est souvent relatif aux théories disponibles pour l'expliquer et le définir. À ce titre, la théorie de l'évolution semble de prime abord la seule théorie – au sens strict du terme – disponible en biologie<sup>1</sup>.

Toutefois, l'échelle du développement lui-même reste un bon niveau pour comprendre la formation de l'individu biologique. Considérer que le concept d'individu dépend de la théorie par laquelle il est défini signifie avant toutes choses qu'il est nécessaire de prendre en compte différents mécanismes causaux pour pouvoir définir de la manière la plus adéquate possible l'individu. En soulignant le caractère « théorie-dépendant » du concept d'individu, nous ouvrons la possibilité d'une définition pluraliste de l'individu en fonction du contexte causal dans lequel il est analysé, pluralisme que nous analyserons dans les chapitres suivants. En effet, si la prise en compte des différentes échelles de temps nous permet de savoir que ce qui compte comme individu ne l'est pas seulement du point de vue de l'évolution, et que l'évolution seule ne dicte pas *in fine* ce qu'est un individu biologique, il devient alors possible de considérer des niveaux d'individualité différents en fonction des échelles de temps auxquelles nous nous plaçons.

Notre thèse est alors que l'échelle de temps du développement permet une prise en compte plus cohérente de l'individualité biologique dans la mesure où elle rend compte de différents niveaux d'individualité, depuis les unicellulaires jusqu'aux écosystèmes, en passant par les communautés. Ce sont les mécanismes développementaux et leur analyse qui nous permettent de mettre au jour la cohérence et l'unité des individus étudiés, et d'expliquer cette cohérence et cette unité au travers des frontières spatiales et temporelles. Il est ainsi nécessaire de penser la temporalité dans le développement afin de définir le concept d'individu dans tous ses changements. En ouvrant le développement à tous les facteurs qui le constituent, il est

---

<sup>1</sup> Sur la définition de la théorie de l'évolution comme théorie, voir Barberousse A, Samadi S (2009) Pourquoi et comment formaliser la théorie de l'évolution ? in *Les Mondes darwiniens, op. cit.* Les deux auteurs définissent une théorie comme un ensemble d'hypothèses générales accompagnées de leurs conséquences et dont le but est de décrire et d'expliquer un certain ensemble de phénomènes (son domaine). Une « bonne » théorie est alors une théorie dont la capacité prédictive est bonne, et dont les succès explicatifs importants et significatifs. À partir de cette définition, les deux auteurs concluent que la théorie de l'évolution est une théorie scientifique valide dont l'énoncé minimal des principes est le suivant : le domaine de la théorie est l'ensemble des organismes, passés, présents, futurs ; à l'origine des variations se trouvent des mutations aléatoires ; il existe deux mécanismes de tri : la sélection naturelle, la dérive ; enfin, il existe un rôle irréductible du contexte géographique et temporel.

possible de discriminer entre les différents facteurs et ainsi de considérer chaque facteur dans la temporalité et le rôle qui sont les siens. Une telle étude rend possible une connaissance précise des niveaux d'individualité de l'entité étudiée.

Puisque le développement implique des facteurs environnementaux divers, biotiques et abiotiques, alors il représente le nœud d'intégration à partir duquel il est possible de penser la temporalité de chacune des composantes de l'individualité. Autrement dit, la question des échelles temporelles est prise en compte de manière paradigmatique par une approche développementale, laquelle permet, en étudiant l'intégration de tous les facteurs développementaux, de séparer ces facteurs tout en pensant leur intrication, et ainsi de penser de manière précise à la fois l'intégration des éléments étudiés et leur développement respectif.

À cet égard, la question des transitions en individualité comme celle des échelles de temps mettent l'accent sur le niveau des interactions entre les composants de l'individualité plus que sur celle des frontières. Nous soutenons ainsi que c'est l'analyse des interactions qui doit être première, et qu'elle rend possible, dans un second temps, la réévaluation des frontières de l'individu en développement. En d'autres termes, les difficultés à ouvrir les limites spatiales et temporelles que nous avons soulignées dans ce chapitre pourraient être dépassées par une analyse de l'individu en développement comme interaction fondamentale, et donc, en prenant les communautés pour fondement de l'individu en développement.

## **II. D. Conclusion : Repenser le problème des frontières à partir des interactions**

Ainsi, la question des frontières de l'individu en développement a-t-elle nécessairement suivi celle de l'intégration du milieu dans la causalité développementale. Si les solutions qui ont été proposées s'efforcent d'ouvrir les limites spatiales et temporelles de l'individu, elles ne parviennent pas à une définition précise de l'entité qui se développe, soit parce qu'elles omettent des entités, soit parce qu'elles empêchent, dans la pratique, une distinction claire des causes qui constituent l'individu.

Dans ce contexte, la question de la temporalité et plus spécifiquement celle des transitions et des échelles de temps, montre que le développement peut être conçu comme l'outil à partir duquel il devient possible de penser l'intégration de tous les facteurs qui entrent dans la définition de l'individu. Aussi soutenons nous que la question des frontières ne représente pas l'entrée la plus pertinente à partir de laquelle une refonte du concept d'individu en



développement est possible. Elle est au contraire une conséquence de l'étude des interactions constitutives de l'individu.

La question des interactions de l'individu en développement avec les facteurs qui le forment constitue ainsi, selon nous, le point de départ nécessaire pour penser dans un second temps, le problème des frontières. En prenant pour fondement la question des interactions, il s'agit pour nous non plus de penser l'individu en développement sur la base des conceptions déjà existantes, dont il faudrait alors modifier certains des présupposés, mais plutôt de partir de la question des interactions elles-mêmes, afin de former une nouvelle conception.

À ce titre, nous pensons que la microbiologie constitue un niveau et un outil pertinent pour repenser l'individu en développement, dans la mesure où elle représente le moyen d'une prise en compte des interactions entre les différentes entités développementales. En outre, elle permet de revoir à la fois le niveau à partir duquel le développement est considéré, mais aussi de souligner l'ubiquité des interactions qui le constituent. Dans une dernière partie de ce travail, nous analyserons donc l'individu en développement au prisme de la microbiologie, entendue comme outil nécessaire à l'intégration de tous les composants de l'individualité.



PARTIE III L'INDIVIDU EN  
DÉVELOPPEMENT À LA LUMIERE DE LA  
MICROBIOLOGIE ET DES  
INTERACTIONS

## **1. Penser l'interaction**

Si la refonte du concept d'individu en développement passe par l'idée d'une prise en compte du caractère dynamique de l'être individuel, nous avons vu que les outils qui ont été proposés par les partisans d'une telle conception ne suffisent pas à définir clairement le concept d'une part, ni à en déterminer précisément les causes d'autre part. À ce titre, les outils pensés par une conception, plus récente, de la biologie à partir de l'étude des micro-organismes apparaissent comme une voie pertinente pour fonder un nouveau modèle de recherche sur l'individu en développement.

En effet, il s'agit de souligner qu'un aménagement des théories existantes ne suffit pas à prendre en compte toutes les causes et *a fortiori* les frontières de l'individu en développement repensées au prisme de l'environnement. Il devient alors nécessaire de repenser les concepts d'individu et de développement par le moyen d'un nouveau cadre théorique dans lequel une épistémologie de la complexité puisse être possible, et d'ouvrir à une connaissance des causes suffisantes pour déterminer les frontières de l'individu en développement.

Dès lors, plus qu'une pensée de l'être dynamique, nous pensons qu'une conception de l'interaction peut ouvrir à un tel cadre théorique nouveau. À cet égard, il est nécessaire de penser toutes les connexions qui permettent la formation de l'individu et le développement représente le domaine privilégié d'une telle entreprise, dans la mesure où il manifeste les interactions entre toutes les composantes, biotiques et abiotiques, de l'individu.

## **2. Etudier les symbioses pour définir un concept inclusif d'individu**

Les travaux menés en microbiologie et, plus spécifiquement, les recherches relatives aux associations symbiotiques et à leur fonctionnement, jettent une lumière nouvelle sur les interactions constitutives de l'individualité, tant elles montrent combien les entités dépendent des associations auxquelles elles appartiennent d'une part, et peuvent évoluer, se transformer du fait de ces associations d'autre part. L'étude de la microbiologie et des symbioses nous montre donc à la fois que l'individu spatial tel que nous le définissons traditionnellement doit être étendu au réseau qui compose l'individu et que la temporalité développementale nécessite la prise en compte d'échelles de temps différentes, qu'il s'agit ensuite de déterminer pour expliquer l'individualité.

Il s'agira donc, dans la dernière partie de ce travail, de montrer la pertinence du niveau de la microbiologie pour penser l'individu en développement : dans quelle mesure la prise en compte des associations symbiotiques est-elle déterminante pour la recherche en biologie du développement ? En quoi son application au domaine du développement nous permet-elle, plus

que dans les autres domaines, de déterminer une définition de l'individu en développement, qui prenne en compte tous les facteurs environnementaux, biotiques ou abiotiques, qui le constituent ? En d'autres termes, comment la microbiologie ouvre-t-elle à une définition de l'individualité en termes de communautés et d'écosystèmes ? (Chapitre 5).

### **3. La nécessité d'une pensée complexe de la causalité**

À partir de ces questionnements, il s'agit aussi de s'interroger sur les limites de l'ontologie portée par la synthèse moderne pour embrasser les données offertes par l'étude du développement et de l'individu au prisme des résultats de la microbiologie. En effet, si l'individu en développement inclut des communautés et écosystèmes, il devient nécessaire de compléter le modèle hiérarchique et généalogique traditionnellement utilisé pour penser l'évolution par un modèle qui tiendrait compte de la multiplicité des interactions constitutives de l'individu. Par là est soulignée également la nécessité d'outils qui permettraient de déterminer la richesse des causes qui expliquent l'individu en développement. Cette diversité des causes est-elle pleinement prise en charge par une pensée du complexe ? La biologie des systèmes peut-elle expliquer l'individu en développement afin d'en isoler les causes et d'en expliquer les interactions ? Quel(s) type(s) de système(s) faut-il adopter pour conserver la richesse du caractère dynamique de l'individu en développement ?

Ces questionnements doivent alors avoir des conséquences sur la définition de l'individu biologique. Est-il possible, souhaitable de conserver une définition unique de l'individu biologique ou une définition pluraliste peut-elle être adoptée, qui rendrait compte de la richesse des interactions expliquées ? (Chapitre 6).

### **4. Changer les modèles du développement**

Enfin, s'il est nécessaire d'expliquer les interactions qui constituent l'individualité à partir de l'analyse des associations symbiotiques, une dernière étape est nécessaire pour forger un cadre théorique adapté à ces analyses. En effet, si la microbiologie est une voie privilégiée pour penser l'individu en développement, alors il faut repenser les modèles du développement à l'aune de ces recherches. Il s'agit alors non seulement d'interroger d'un point de vue épistémologique la notion de modèle, en général et en biologie du développement, mais aussi de se demander si les unicellulaires ainsi que les symbioses peuvent constituer de bons modèles pour l'étude du développement. Comment définit-on un modèle en biologie du développement et quelles sont les limites des modèles existants ? À partir de ces analyses, les unicellulaires peuvent-ils constituer de bons modèles pour penser des mécanismes développementaux ou

représentent-ils seulement des outils pour ces recherches ? Dans quelle mesure les associations symbiotiques sont-elles représentatives de la manière dont se constitue l'individu en développement ? Quelles nouvelles voies de recherches peuvent être ouvertes par ce type de modèles ? Pour répondre à ces questions, nous analysons un modèle particulier, celui des symbioses à *Wolbachia*, à partir duquel nous élaborons une réflexion épistémologique sur le rôle des modèles en biologie du développement (Chapitre 7).



# Chapitre 5. Penser l'individu en développement à partir de la microbiologie et des symbioses

Ce chapitre a pour objectif de montrer que l'étude des interactions, en particulier les symbioses microbiologiques, offre de nouveaux outils conceptuels pour penser (les frontières de) l'individu en développement, en particulier en permettant d'intégrer efficacement l'environnement comme facteur de développement. Autrement dit, plus qu'un réarrangement des théories existantes pour penser les nouveautés conceptuelles apportées par l'étude du développement de l'individu, il s'agit de mettre en place de nouveaux outils, immédiatement adaptés à la question des interactions.

Pour ce faire, nous soutenons que les avancées permises par la microbiologie nous offrent les outils nécessaires à l'intégration de l'environnement d'une part, et des associations d'autre part, dans la compréhension du développement. Nous analysons à ce titre la question des symbioses, leur place prépondérante en biologie et plus spécifiquement la question des symbioses développementales, ainsi que leur caractère ubiquitaire.

Cette analyse nous permet de souligner deux points importants :

- 1) L'étude des symbioses par le biais du développement nous permet d'aller au-delà des définitions, déjà existantes, de l'individu, en montrant que l'influence des micro-organismes se joue à toutes les étapes de la formation de l'individu – pré et périnatales.
- 2) Le développement ouvre la voie à une pensée des associations et communautés, mais également des écosystèmes, « groupes » sur lesquels le consensus est généralement difficile à obtenir dans la mesure où ils se composent aussi d'éléments abiotiques. Nous soutenons que ces éléments sont également constitutifs de l'individu en développement.

À partir de là, il devient possible de penser l'individu en développement en dehors (quoique potentiellement en accord avec elle), de la théorie de l'évolution.



## **I. Microbiologie et symbiose permettent une meilleure approche de l'individu en développement**

Les chapitres précédents ont analysé les difficultés liées à la définition et la délimitation de l'individu en développement d'une part, et les solutions conceptuelles qui ont été pensées afin de mettre fin à une série de biais d'autre part. Nous avons notamment souligné que l'approche de la causalité du développement à travers la dualité entre une intériorité fondatrice et une extériorité permissive posait problème pour une prise en compte plus pertinente et proche de la réalité des processus développementaux et de leur spécificité, mais que les solutions théoriques proposées peinaient à satisfaire le programme qu'elles se donnaient, soit parce que la mise en pratique des solutions s'avérait difficile, soit parce que le niveau des gènes restait le niveau de référence à partir duquel il fallait penser l'individu en développement.

Or, si ces solutions ont ouvert la voie vers une pensée des relations de l'individu en développement avec son milieu, et par là de l'extension des frontières de l'individu, nous soutenons qu'elles doivent être repensées à l'aune d'une conception qui s'efforcera non pas de réformer les théories (de l'évolution, du développement, de l'hérédité) existantes pour les adapter aux facteurs environnementaux qui déterminent l'individu en développement, mais de fonder une conception nouvelle qui prendrait pour fondement les interactions constitutives de l'individu.

L'un des prismes par lesquels cette refonte de la conception du développement s'avère possible et pertinente est celui de la microbiologie. En effet, les recherches, relativement récentes, dans ce domaine tendent à souligner l'insuffisance des outils proposés par la Synthèse Moderne pour penser un certain nombre de concepts clés de la biologie. Dans le cas du développement, la microbiologie peut mettre en évidence le fait que la définition de l'individu en développement doit être repensée au prisme des interactions avec les micro-organismes, lesquelles représentent la règle et non l'exception en biologie.

Pour penser l'individu à partir des interactions qui le constituent, il apparaît nécessaire d'analyser les différentes formes d'associations dans lesquelles il peut être impliqué. Or, si l'environnement qui fonde l'individu ne se réduit pas aux symbioses dans lesquelles il peut être impliqué, les symbioses microbiennes, dans la mesure où elles représentent une forme d'association dominante dans la nature, constituent des cas paradigmatiques de la manière dont l'environnement peut influencer le développement de l'individu, et *a fortiori* sa définition. Nous

soutenons par là que l'approche par la microbiologie représente une voie par laquelle il est possible de fonder l'environnement comme facteur développemental à part entière.

## I. A. En finir avec le macrobiocentrisme

Qu'ils soient considérés du point de vue de l'évolution comme d'un point de vue anhistorique, les micro-organismes représentent la forme de vie dominante sur la planète. Du point de vue de l'évolution, les trois premiers milliards d'années de la vie sur la planète ont en effet été avant tout microbiens<sup>1</sup>. Le métabolisme des microbes est en outre bien plus diversifié que celui des macro-organismes ou macrobes<sup>2</sup> et ils utilisent un ensemble de ressources d'énergie organique et inorganique bien plus vaste que celui utilisé par les macrobes<sup>3</sup>. Qui plus est, les microbes sont impliqués dans le développement de la planète, comme le maintien de l'atmosphère oxygène par exemple, dont les macrobes, quant à eux, dépendent<sup>4</sup>. Ils peuvent survivre dans des conditions qui sont intolérables pour les plantes et les animaux, comme des températures élevées par exemple.

Si l'existence d'un monde microbien très diversifié a été perçue dès l'invention du microscope, les différentes technologies plus récentes, telles que l'amplification en chaîne par polymérase (une méthode d'amplification génique *in vitro*) ou encore les différentes méthodes de séquençage, ont révélé une densité de microbes encore plus importante que ce que l'on avait pu penser jusque-là, mais également un monde d'interactions complexes, au sein des microbes eux-mêmes, mais aussi entre micro-organismes et macro-organismes<sup>5</sup>. Lynn Margulis a souligné l'idée selon laquelle la prise en compte des micro-organismes est essentielle à la connaissance de la biosphère dans son intégralité, depuis sa structure moléculaire jusqu'à l'écosystème, tant l'impact des microbes y est important<sup>6</sup>.

---

<sup>1</sup> Conway Morris S (2003) *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe*, Cambridge University Press; Carroll SB (2001) Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity, *Nature* 409:1102–9

<sup>2</sup> Terme utilisé par O'Malley M, Dupré J (2007) Size doesn't matter: Towards a more inclusive philosophy of biology, *Biology and Philosophy* 22 (2):155-191, pour combler le vide conceptuel existant pour désigner les macroorganismes, là où le terme microbe est utilisé pour désigner les micro-organismes.

<sup>3</sup> Amend JP, Shock EL (2001) Energetics of overall metabolic reactions of thermophilic and hyperthermophilic Archaea and bacteria, *FEMS Microbiol Rev*; 25(2):175-243.

<sup>4</sup> Kasting JF, Siefert JL (2002) Life and the evolution of Earth's atmosphere, *Science*, 10;296(5570):1066-8.

<sup>5</sup> Gordon JI (2012) Honor thy gut symbionts redux, *Science* 336:1251–1253.

<sup>6</sup> Margulis L (1991) *Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis*, Cambridge, MA, The MIT Press.

Outre le caractère général de l'importance de l'étude de la microbiologie, l'implication de microbes dans le développement ou dans l'étude de processus développementaux est mise en évidence par de nombreuses études récentes<sup>1</sup>. Aussi la pertinence de la microbiologie se manifeste-t-elle par le biais des phénomènes de symbioses. Il existe de plus des symbioses « du développement », c'est-à-dire des symbioses impliquées en tant que mécanismes rendant possible un développement normal. Les mécanismes des associations symbiotiques sont divers, et viennent compromettre la définition étymologique de l'individualité (indivisible) ainsi que l'idée selon laquelle à un individu serait équivalent à son génome. Les symbioses reposent ainsi la question de l'ontogenèse de l'individu, et l'extension des modèles du développement au domaine de la microbiologie permet de souligner une dimension du développement dans laquelle ce dernier n'est pas le garant d'une forme d'autonomie de l'individu qui se forme<sup>2</sup>.

### **I. A. 1. Définition et répartition des associations symbiotiques**

Le terme de « symbiose »<sup>3</sup> a été utilisé pour la première fois en 1877 par le naturaliste allemand Albert Bernhard Frank (1839-1900), qui travaillait sur les mycorhizes et les lichens, et qui désigna la symbiose comme un cas où se trouve un habitat commun interne ou externe entre deux espèces séparées, quel que soit le rôle que les deux partenaires jouent<sup>4</sup>. La symbiose désigne alors très largement le fait de vivre ensemble. Cette définition sera reprise ensuite en 1879 par Anton De Bary, qui définit cette dernière comme l'état de fait qui résume les phénomènes de la vie en commun d'organismes d'espèces différentes<sup>5</sup>. À partir des travaux de De Bary, la symbiose devient essentiellement l'établissement d'une structure d'association entre deux organismes, comportant parfois même la création d'un organisme plus ou moins unifié. Cette structure peut alors disposer à des relations antagonistes comme bénéfiques, ce qui

---

<sup>1</sup> McFall Ngai M (2002) *art. cit.*; Gilbert SF (1985) *op. cit.*

<sup>2</sup> McFall-Ngai M *et al.* (2013) Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(9), 3229–3236.

<sup>3</sup> Pour une revue de la définition et de l'histoire des terme et phénomène de symbiose, voir l'ouvrage d'Olivier Perru (2007) *De la Société à la symbiose*, Paris, Vrin et celui de Jan Sapp (1994) *Evolution by Association: A History of Symbiosis*, NY, Oxford University Press, Pour une approche plus technique de la symbiose, voir Marc-André Sélosse (2009) *La Symbiose : structures et fonctions, rôle écologique et évolutif*, Paris, Magnard-Vuibert.

<sup>4</sup> Frank AB (1877) Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten, *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, vol. 2, pp. 123-200.

<sup>5</sup> Bary (de) A (1879) De la symbiose, *Revue internationale des sciences*, III, pp. 301-309.

importe, c'est qu'il y ait un minimum de vie en commun. Cette définition ne préjuge donc pas des échanges entre les organismes impliqués.

C'est dans son ouvrage *Les Commensaux et les parasites dans le règne animal* que Pierre-Joseph Van Beneden va préciser le type d'échanges possibles entre les organismes, et par là préciser le sens de mutualisme, considérant qu'à côté des parasites, il existe des organismes qui se procurent l'un à l'autre des services, et qu'il serait peu convenable de les appeler parasites ou commensaux<sup>1</sup>. Il convient donc, pour lui, de les appeler mutualistes. Proche de ce que nous entendons aujourd'hui par mutualisme, le terme désigne donc de manière générale un vivre ensemble à bénéfice réciproque.

Or si, à l'origine, les deux termes de symbiose et de mutualisme sont distingués, ce n'est pas toujours le cas dans l'usage que l'on fait des deux termes aujourd'hui. En effet, on peut dire aujourd'hui qu'il existe deux sens et deux usages du terme symbiose :

- Un sens large qui correspond à la définition première du terme, dans lequel la symbiose désigne deux organismes différents qui coexistent durablement au cours de leur vie. Sur le plan physiologique, leurs relations peuvent être très variables.
- Un sens strict qui ajoute une dimension physiologique et rend ambiguë la distinction entre mutualisme et symbiose. Dans cette définition, la symbiose désigne deux organismes différents coexistant durablement au cours de leur vie, et se procurant des bénéfices réciproques. Le mutualisme est donc tacitement compris dans ce sens de symbiose. En revanche tout mutualisme n'est pas symbiose au sens strict (par exemple, les insectes pollinisateurs ne vivent pas avec les fleurs bien qu'ils interagissent avec elles : c'est un mutualisme sans symbiose). Dans ce sens strict, la symbiose est donc un cas particulier du mutualisme<sup>2</sup>.

On entend plus précisément par mutualisme une association à bénéfice réciproque constante entre deux partenaires dont le degré d'intégration varie en fonction du type de transmission. Une transmission verticale (parentale) permet en général une intégration plus forte du symbiote et de l'hôte qu'une transmission horizontale par le milieu, quoique ce ne soit

---

<sup>1</sup> Beneden (van) PJ (1878) *Les Commensaux et les parasites dans le règne animal*, 2<sup>de</sup> éd., Baillière (1<sup>re</sup> éd. 1875).

<sup>2</sup> Sélosse MA (2009) *op. cit.* p. 21-22.

pas toujours le cas. Ce degré d'intégration peut ainsi conduire à rendre l'association obligatoire, ce qui est souvent le cas dans le mutualisme, quand bien même ce n'est pas une règle absolue.

En effet, il faut ici distinguer une association mutualiste seulement constante, c'est-à-dire facultative, d'une association permanente, obligatoire. Il est courant que le mutualisme soit considéré comme obligatoire, et de fait, une de ses caractéristiques définitionnelles sera le phénomène de régression qu'il engendre. Il arrive souvent en effet que le symbiote perde au cours du temps des fonctions remplies par son partenaire, suite à une répartition des tâches répondant au caractère trop coûteux du maintien d'une même fonction au sein des deux partenaires. Aussi des gènes devenus inutiles peuvent-ils disparaître, des fonctions de relations peuvent-elles être déléguées au partenaire externe de la symbiose : par exemple, la perte de la paroi bactérienne et de la mobilité cellulaire chez les plastes et les mitochondries. Ce type de régression rend l'association irréversible et nécessaire au partenaire qui a régressé<sup>1</sup>.

Dans ces cas de mutualisme, la présence continue d'un partenaire est à même de modifier l'évolution d'une espèce, en créant de nouvelles pressions de sélection. Lorsque l'influence évolutive de deux espèces est réciproque, il s'agit d'une coévolution, c'est-à-dire l'évolution de deux ou plusieurs taxons liés par des relations écologiques étroites, mais isolés génétiquement. Ces taxons exercent entre eux des pressions de sélection telles que l'évolution de chacun dépend partiellement de celle de l'autre. La coordination des cycles de développement des partenaires en est un exemple. Au cours de l'évolution, les individus les plus aptes à se développer de façon synchrone à l'autre tirent un meilleur profit de l'association et ont une meilleure valeur sélective<sup>2</sup>.

La coévolution aboutit parfois à des spéciations conjointes, c'est-à-dire au fait que l'apparition d'une espèce chez l'un des partenaires s'accompagne d'une nouvelle espèce de son symbiote, induisant une symétrie des arbres phylogénétiques des deux partenaires. Ces cas de symbiose mutualiste sont de fait les cas dans lesquels l'intégration des deux partenaires est la plus forte.

Le mutualisme englobe donc des caractéristiques diverses, qui sont fonction du degré d'intégration des deux partenaires. Or, lorsque cette intégration est élevée, impliquant donc des cas de coévolution voire de co-spéciation, une des caractéristiques du mutualisme est qu'il

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> *Ibid.*

résulte typiquement dans l'acquisition de nouvelles capacités par au moins un partenaire. Le mutualisme est ainsi considéré comme un facteur d'innovation et de nouveauté<sup>1</sup>.

On estime qu'il existe dans le corps humain, par exemple, dix fois plus de cellules d'origines microbiennes que de cellules somatiques et germinales humaines<sup>2</sup>. Il en est de même pour nos gènes dont ceux d'origine microbienne seraient cent fois plus nombreux que nos propres gènes<sup>3</sup>. Ces données conduisent à penser l'homme – en tant qu'organisme individuel – comme un composite de plusieurs espèces, dont le génome est en fait constitué aussi par les espèces microbiennes partenaires de l'organisme. Ce génome additionnel est désigné par le terme « microbiome »<sup>4</sup>, qui fonctionne comme un organe multifonctionnel supplémentaire et porte des processus métaboliques essentiels<sup>5</sup>. De fait, les études récentes concernant le rôle des microbes et les processus dans lesquels ils sont impliqués avancent qu'il est inexact de considérer les procaryotes exclusivement comme des organismes unicellulaires, tant ils vivent rarement isolés et tant ils sont souvent impliqués dans de multiples organisations, y compris avec les macro-organismes<sup>6</sup>.

Les microbes peuvent donc transmettre leur ADN à d'autres espèces, sous la forme de gènes fonctionnels entiers<sup>7</sup>, et ce parce qu'ils ont tendance, sous des conditions de stress ou de privation par exemple, à fusionner avec d'autres formes de vie. Certaines de ces associations sont transitoires là où d'autres deviennent permanentes. L'analyse de séquences de génome complètes montre donc que la plupart des formes de vie partagent environ un tiers de leurs gènes, y compris certains gènes qui codent pour des voies centrales du métabolisme<sup>8</sup>. Ceci explique en outre que beaucoup de gènes animaux soient homologues à des gènes de bactéries, soit qu'ils aient été transmis d'une génération à l'autre, soit qu'ils proviennent d'un transfert de

---

<sup>1</sup> Bordenstein SR *et al.* (2009) Parasitism and Mutualism in Wolbachia: What the Phylogenomic Trees Can and Cannot Say, *Mol Biol Evol*; 26(1): 231–241.

<sup>2</sup> Savage DC (1977) Microbial ecology of the gastrointestinal tract, *Annu Rev Microbiol*, 31:107-33; Berg RD (1996) The indigenous gastrointestinal microflora, *Trends Microbiol*, 4(11):430-5.

<sup>3</sup> Xu J, Gordon JI (2003) Honor thy symbionts, *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2;100(18):10452-9.

<sup>4</sup> En 2008 Le United States National Institutes of Health a mis en place, à côté du Human Genome project, le Human Microbiome project, dans le but de prendre en compte les partenaires microbiens de l'homme dans le catalogue du matériel génétique.

<sup>5</sup> Xu J, Gordon JI (2003) *op. cit.*

<sup>6</sup> O'Malley M, Dupré J (2007) *op. cit.*; Shapiro JA (1998) Thinking about bacterial populations as multicellular organisms, *Annu. Rev. Microbiol* 52:81–104; Kolenbrander PE (2000) Oral microbial communities: biofilms, interactions, and genetic systems, *Annu Rev Microbiol*, 54:413-37; Davey ME, O'Toole GA (2000) Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics, *Microbiol Mol Biol Rev*, 64(4):847-67.

<sup>7</sup> Margulis L, Sagan D (2003) *cop.* 2002, *Acquiring genomes: a theory of the origins of species*, New York, Basic books.

<sup>8</sup> McFall-Ngai M *et al.* (2013) Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences, *PNAS USA*, vol. 110 n° 9, 3229–3236.

gènes. En effet, le mélange des génomes animal et bactérien n'est pas simplement historique : les hôtes cooptent les gènes de leurs différents partenaires symbiotiques afin d'augmenter le potentiel de leur métabolisme, ou encore leur réponse aux changements de l'environnement.

À la suite de Lynn Margulis, Eugene Rosenberg utilise à ce titre le concept de « hologénome » pour décrire la combinaison des génomes des hôtes et des symbiotes et les phénomènes de variation dus à la symbiose<sup>1</sup>. L'hôte et sa population entière de symbiotes sont appelés « holobionte », et la combinaison du génome hôte et des génomes symbiotiques est appelée « hologénome ». Si ce concept recouvre en partie la description des interactions entre un hôte et ses symbiotes, il ne permet toutefois pas d'expliquer tous les ressorts de ces associations, et notamment les processus autres que génétiques qui permettent les associations<sup>2</sup>. Il rend possible en revanche la reconnaissance du caractère hétérogénomique, hétérogène signifiant initialement « extérieur à l'organisme », de tous les organismes, mettant en cause l'idée selon laquelle un individu est constitué par un génome unique. Par là, ce sont les frontières traditionnelles de l'individu qui sont remises en cause, dans la mesure où on considère que ce dernier est constitué par des éléments hétérogènes.

À partir de ces éléments, il est nécessaire d'analyser la manière dont les associations symbiotiques influent sur le monde biologique en général, puis sur le développement en particulier, afin de mettre au jour les mécanismes qui expliquent le caractère essentiellement dynamique, « interactif » de l'individu en développement.

## **I. A. 2. L'influence des symbioses sur l'évolution : l'apport de Lynn Margulis**

Si elle n'est pas la première à théoriser le phénomène de symbiose, Lynn Margulis a néanmoins joué un rôle important dans la prise en compte de ce phénomène pour comprendre l'évolution, d'une part, et le phénomène de spéciation plus précisément, d'autre part. Elle a repris entre autres les travaux de Lovelock<sup>3</sup> sur l'hypothèse Gaïa et défend notamment l'idée selon laquelle la Terre pourrait elle-même être considérée comme une vaste symbiose.

La fusion que représente la symbiose entre micro-organismes et macro-organismes peut se faire aussi bien par l'environnement que par la reproduction, et les microbes ainsi acquis

---

<sup>1</sup> Rosenberg E *et al.* (2007) The role of microorganisms in coral health, disease, and evolution. *Nat. Rev. Microbiol.* 5, 355-362.

<sup>2</sup> Nous analysons ces mécanismes plus loin dans ce chapitre.

<sup>3</sup> Lovelock J (2000) *Gaia: A New Look at Life on Earth*, Oxford University Press.

peuvent être hérités de génération en génération. Margulis y voit l'un des ressorts pour comprendre l'origine des espèces et le phénomène de spéciation, qu'elle caractérise comme « spéciation par symbiogenèse »<sup>1</sup>. Selon elle, les biologistes de l'évolution surévaluent le rôle des mutations dues au hasard au cours de l'évolution. En effet, l'idée dominante est que les variations héritées dérivent de changements dus au hasard dans la chimie des gènes. Comme ces changements s'accumulent dans le temps, ils déterminent le cours de l'évolution. Si Margulis ne remet pas le rôle du hasard dans l'évolution en question, elle souligne toutefois que l'accumulation de mutations ne conduit pas à de nouvelles espèces ni même à de nouveaux organes ou de nouveaux tissus. Elle entend ainsi montrer que la source majeure de variation héritée n'est pas la mutation aléatoire. Bien plutôt, la variation transmise qui conduit à de la nouveauté évolutionnaire provient de l'acquisition de génomes.

Cette idée conduit à relier ces phénomènes aux théories de Lamarck. Ainsi que ce dernier l'avancait, on peut dire que des traits acquis peuvent être hérités, non comme traits, mais comme génomes. Mais pour Margulis, Lamarck se trompait en pensant que cette acquisition était le destin de n'importe quelle caractéristique. Le seul caractère qui puisse être passé verticalement ou acquis horizontalement puis propagé à travers les générations est un caractère encodé dans les gènes. Cela signifie que les caractères capables de propagation dans l'environnement, d'acquisition et d'héritabilité pour les générations futures, tendent à être des gènes complets dans les génomes<sup>2</sup>.

Dans cette perspective, l'individualité ne peut provenir exclusivement de la diversification et de l'évolution sous forme de branches. Elle provient tout aussi fréquemment de l'intégration et de la différenciation d'êtres fusionnés, qui deviennent avec le temps individualisés et sélectionnés comme des tous.

### **I. A. 3. Un exemple de symbiose durable : les mitochondries**

La thèse de Margulis sur l'origine des cellules eucaryotes<sup>3</sup> fait suite aux travaux de Paul Portier (1918) et à ceux de Ivan Wallin (1925), et avance que les ancêtres des mitochondries, organites logés dans les cellules eucaryotes et représentant leur source principale d'énergie, sont elles-mêmes des bactéries qui ont été incorporées dans d'autres cellules bactériennes.

---

<sup>1</sup> Margulis L, Sagan D (2003) *op. cit.*

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> Sagan L (1967) On the origin of mitosing cells, *Journal of Theoretical Biology*, Vol.14, No.3, p. 225–274.



Selon cette idée, les cellules eucaryotes se seraient développées par l'intermédiaire d'une association symbiotique durable et héréditaire. C'est pour décrire ce processus que Margulis emploie le terme de « symbiogenèse », qui renvoie à l'idée selon laquelle les bactéries ancêtres des mitochondries se seraient reproduites à l'intérieur de leurs hôtes sans les tuer. L'hypothèse avancée par Margulis est la suivante : les ancêtres des mitochondries seraient des bactéries prédatrices, qui contrairement aux prédateurs les plus féroces, n'ont pas causé leur propre ruine en tuant leur hôte. Les hôtes auraient résisté à la bactérie, obligeant celle-ci à se contenter d'une partie de l'hôte – ses déchets – et transformant l'antagonisme premier entre les deux espèces en relation d'échanges mutuels<sup>1</sup>.

Les mitochondries sont ainsi définies comme le résultat d'une fusion entre espèces. Avec la découverte de l'ADN à l'intérieur des mitochondries des cellules eucaryotes dans les années 1970, l'origine bactérienne des mitochondries a été confirmée. L'empreinte génétique de cet ADN s'avère en effet plus proche de celle de certaines bactéries libres que celle du noyau des cellules eucaryotes, montrant qu'il est peu probable que les mitochondries soient synthétisées par la cellule. Qui plus est, les mitochondries possèdent une semi-autonomie, au sens où elles possèdent à la fois leurs propres gènes et leur propre mode de reproduction. En effet, elles se reproduisent par pincement et se divisent en deux, à un moment qui diffère d'une mitochondrie à l'autre d'une part, et du reste de la cellule d'autre part<sup>2</sup>. Cette découverte vient ainsi remettre en question la thèse de Weismann selon laquelle seul le noyau dans la cellule contient l'information héréditaire.

Ainsi, pour Margulis, si la force créative de la symbiose a produit des cellules eucaryotes à partir de bactéries, elle ne s'applique pour autant pas seulement à ce cas : tous les organismes plus larges ont une origine symbiogénétique. La symbiose est toujours partout, et possède un pouvoir de création de nouveauté. La fusion au niveau microscopique conduit à l'intégration génétique et à la formation d'individus toujours plus complexes. Or, certaines bactéries symbiotiques sont impliquées dans les mécanismes développementaux des organismes qui les hébergent, laissant à penser que les symbioses développementales constituent de bonnes interactions à partir desquelles penser l'individu en développement.

---

<sup>1</sup> Margulis L Sagan D (2002) *L'univers bactériel*, Paris, Seuil, p.138.

<sup>2</sup> *Ibid.*

## **I. B. Les micro-organismes dans le développement normal**

La détermination de certains processus développementaux à travers les associations symbiotiques est pertinente pour définir le développement. Qui plus est, loin d'être un phénomène à la marge, les symbioses développementales sont fréquentes, et témoignent de la nécessité de concevoir le développement autrement. À ce titre, concevoir l'individu en développement à partir du phénomène de symbiose apporte une réponse immédiate à ce que nous avons désigné par le problème de l'intégration de l'environnement dans les chapitres précédents. Cette section analysera ce phénomène et son extension.

### **I. B. 1. Les solutions proposées à partir de la microbiologie : le développement du système immunitaire**

De l'importance des micro-organismes et des symbioses dans la prise en compte de l'individualité biologique sont nées certaines analyses qui visent à préciser le concept d'individu. Parmi elles, l'idée selon laquelle l'immunologie fournit un nouveau critère d'individualité, par exemple, repose sur le double principe de l'établissement de frontières claires grâce à l'activité du système immunitaire et d'une activité de surveillance ou régulation, les deux s'appliquant aussi bien à des organismes multicellulaires, qu'à des plantes, ou encore des colonies<sup>1</sup>. Si l'immunologie constitue un bon exemple ici, c'est en outre parce que le développement du système immunitaire représente l'une des facettes du développement de l'individu. À ce titre, certaines bactéries symbiotiques jouent un rôle fondamental dans la mise en place de l'immunité chez certains de leurs hôtes. Les recherches en immunologie montrent, à l'instar de celles concernant le développement, que la construction d'un individu dépend dans une large mesure de l'intégration de facteurs ou entités exogènes, qui peuvent être transmis à la descendance.

Dans cette perspective, le rôle du système immunitaire consiste à exercer une surveillance sur les constituants hétérogènes du corps de l'entité considérée et à définir ainsi ce qui va être rejeté ou bien accepté par elle. Or, les mécanismes de tolérance des entités face à ces constituants hétérogènes montrent que l'individu se définit comme la somme de ces

---

<sup>1</sup> Pradeu T (2013) Immunity and the emergence of individuality, in Bouchard F and Huneman P (eds.) *From Groups to Individuals: Perspectives on Biological Associations and Emerging Individuality*, Cambridge, MA, MIT Press.

constituants divers, le tout sous le contrôle du système immunitaire. Le phénomène de rejet comme réponse du système immunitaire ne s'exprime donc pas contre un élément génétique étranger, mais contre l'expression de patrons moléculaires fortement différents de ceux auxquels le système immunitaire a eu affaire jusque là, qu'ils soient endogènes ou exogènes.

Dans cet exemple, ce qui compte comme un individu devra prendre en compte des constituants à la fois endogènes et exogènes, et donc les processus par lesquels les constituants exogènes sont tolérés voire requis par l'individu en question. Dans ce cas précis, les organismes et plus précisément encore les organismes multicellulaires représentent un cas spécial voire paradigmatique d'individualité biologique. L'immunologie apporte ici un critère d'individualité qui s'applique plus aisément à l'organisme considéré sous le critère de l'intégration fonctionnelle de ses constituants.

Toutefois, le critère d'individuation proposé par l'immunologie ouvrirait également la voie aux communautés qui doivent être prise en compte dans l'évolution. Il est ainsi possible de montrer comment et en quoi le critère d'immunogénicité peut être appliqué également au cas des « superorganismes » (organismes coloniaux) et à celui des unicellulaires<sup>1</sup>. En effet, des études récentes convergent vers l'idée selon laquelle il existe des cas de réponse immunitaire à l'échelle de la colonie chez les abeilles par exemple<sup>2</sup> : chaque abeille possède une réponse immunitaire propre, mais la réponse peut être plus forte lorsqu'elle a lieu au niveau de la colonie<sup>3</sup>. Par exemple, certaines abeilles ont pour fonction que contrôler l'entrée de la ruche et d'attaquer ou d'exclure d'autres abeilles, de la même ruche, mais qui seraient infectées. Cette immunité à l'échelle de la colonie peut légitimer l'idée d'une immunité sociale<sup>4</sup>.

De même, chez les unicellulaires, le constat que nombre de bactéries sont infectées par les virus a permis la description d'un système, dit système CRISPR-cas (Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats, désignant, en génétique, une famille de séquences répétées), qui semble représenter un système d'immunité adaptative rendant possible à la fois la reconnaissance de séquences virales et l'élimination des virus. Cette idée d'une immunité appliquée aux bactéries est renforcée par le fait que si la bactérie rencontre de nouveau le même virus, la réponse immunitaire est alors plus rapide<sup>5</sup>.

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Traniello JFA *et al.* (2002) The development of immunity in a social insect: Evidence for the group facilitation of disease resistance, *PNAS*, vol 99, n°10: 6837-6842.

<sup>3</sup> Cremer S, Armitage SAO, Schmid-Hempel P (2007) Social immunity, *Current Biology* 17: R693–R702.

<sup>4</sup> *Ibid*

<sup>5</sup> Barrangou R *et al.* (2007) CRISPR provides acquired resistance against viruses in prokaryotes, *Science* 315: 1709-1712.

Si cette définition montre en quoi l'immunité, et avec elle la physiologie, permettent de définir l'individu à partir de facteurs exogènes, nous soulignons que la biologie du développement peut aller encore plus loin dans la définition du concept en incluant non seulement les associations symbiotiques et les communautés, mais aussi les écosystèmes, c'est-à-dire des éléments abiotiques. À ce titre, le développement rend possible une définition plus intégrative de l'individu, et qui s'appliquerait en deçà et au-delà du niveau de l'organisme. Le développement permet aussi de déterminer les facteurs à la fois pré et péri-nataux qui participent de la constitution de l'individu, offrant une explication des mécanismes de construction de l'individu à des étapes plus étendues de cette construction. Nous insistons sur ces points dans les sections suivantes.

## **I. B. 2. Symbioses et développement normal**

Le niveau des symbioses et plus spécifiquement des symbioses impliquant des micro-organismes constitue ainsi un niveau essentiel à partir duquel le concept d'individu en développement peut trouver une définition adaptée à ce qui peut être observé dans la nature. Nous avons déjà mentionné le phénomène de symbiose, dans les chapitres précédents, afin de souligner la nécessité de prendre en compte l'environnement dans la causalité du développement. Ici, nous franchissons un pas supplémentaire en désignant les symbioses comme les outils à partir desquels il est possible de prendre en compte pleinement l'individu en développement. Il ne s'agit donc plus de faire des symbioses des exemples de facteurs environnementaux intervenant dans le développement, mais de les définir comme modèles à partir desquels une conception du développement devient possible. Ce faisant, nous définissons les communautés comme la base à partir de laquelle l'individu doit être repensé.

En effet, le développement normal peut dépendre de signaux qui sont extérieurs à l'organisme en développement<sup>1</sup>. De nombreux organismes ont ainsi rendu extérieure la source de certaines voies développementales. Cette source extérieure de facteurs développementaux est constituée surtout par des micro-organismes qui forment des symbioses avec d'autres espèces. Les données que l'on possède permettent d'affirmer que nombre d'étapes du

---

<sup>1</sup> Bessis A (2014) Microbial priming of plant and animal immunity : symbionts as developmental signals, 22(11), 607–613.

développement sont soumises à des signaux provenant de microbes<sup>1</sup>. On sait que dès les premiers stades de développement, des mécanismes sont mis en place, à l'aide de colonies bactériennes, pour protéger les œufs de l'effet de certains microbes<sup>2</sup>. À l'inverse, certains organismes ont besoin de bactéries afin de les protéger contre des pathogènes potentiels<sup>3</sup>.

De plus en plus de travaux suggèrent ainsi que les microbes peuvent agir directement sur le développement post-embryonnaire. De nombreux microbes sont acquis de manière horizontale, par le biais de transferts depuis l'environnement, et fournissent à leurs hôtes des fonctions développementales telles que la croissance<sup>4</sup>, la formation de tissus<sup>5</sup> ou encore l'activation du système immunitaire<sup>6</sup> par exemple. L'un des exemples les plus documentés de symbioses du développement est celui de l'influence des bactéries *Vibrio fischeri* sur le calamar *Euprymna scolopes*. Ce calamar est soumis à certains prédateurs la nuit, du fait de la lumière de la lune qui projette son ombre sur les fonds marins. Cependant, il possède un organe luminescent qui lui permet de générer une lumière mimant celle de la lune et ainsi de cacher son ombre, se préservant par là de ses prédateurs. Or, un tel organe ne se développe que grâce à certaines bactéries qui se trouvent dans l'environnement du calamar, appelées *Vibrio fischeri*, et qui permettent, par la lumière qu'elles apportent, d'augmenter la *fitness* du calamar. Le calamar est aposymbiotique, c'est-à-dire qu'il naît sans les bactéries. Celles-ci sont acquises secondairement par transfert horizontal à partir de l'environnement. Les bactéries contribuent à la formation d'un organe luminescent et se logent ensuite dans cet organe pour apporter à leur hôte une lumière suffisamment puissante pour mimer celle de la lune. Le calamar utilise la luminescence émise grâce à l'enzyme luciférase produite par les bactéries. La luciférase oxyde des composés organiques, entraînant la libération d'énergie libre sous forme de lumière. Les souches de bactéries *V. fischeri* adaptées au calamar *E. scolopes* possèdent un gène, *rcsS*, codant pour un système à deux composants RcsS, absent du génome des souches de la bactérie adaptées à d'autres poissons vivant dans des environnements marins similaires. Ce système permet ainsi

---

<sup>1</sup> Pradeu T (2011) A Mixed Self: The Role of Symbiosis in Development, *Biological Theory* 6(1): 80-88.

<sup>2</sup> Fraune S *et al.* (2010) In an early branching metazoan, bacterial colonization of the embryo is controlled by maternal antimicrobial peptides, *Proc Natl Acad Sci USA* 107(42):18067–18072.

<sup>3</sup> Hamdoun A, Epel D (2007) Embryo stability and vulnerability in an always changing world, *Proc Natl Acad Sci USA* 104(6): 1745–1750.

<sup>4</sup> Shin SC *et al.* (2011) Drosophila microbiome modulates host developmental and metabolic homeostasis via insulin signaling, *Science* 334(6056):670–674.

<sup>5</sup> Bouskra D, *et al.* (2008) Lymphoid tissue genesis induced by commensals through NOD1 regulates intestinal homeostasis, *Nature* 456(7221):507–510.

<sup>6</sup> Weiss BL, Maltz M, Aksoy S (2012) Obligate symbionts activate immune system development in the tsetse fly, *J Immunol* 188(7): 3395–3403.

la reconnaissance entre le calamar et les souches spécifiques de bactéries pouvant lui apporter la fonction bioluminescence.

Aussi a-t-on ici un bon exemple de la manière dont des facteurs environnementaux hétérogènes (des micro-organismes) peuvent jouer un rôle dans le développement – ici une organogenèse particulière. Le développement devient le lieu d'une individualité réévaluée à l'aune d'une forme de coopération entre les organismes, mais aussi de l'intégration de facteurs environnementaux au sein de l'entité qui se développe. Ces analyses des mécanismes physiologiques qui expliquent le développement – ici d'un organe – ne sont toutefois pas décorréelées des conséquences des symbioses au sein de l'évolution.

### **I. B. 3. Conséquences sur le concept d'adaptation.**

En effet, ces analyses rendent possible une conception nouvelle et fructueuse de la notion d'adaptation. Lorsque l'on analyse l'adaptation au sein de l'évolution, il est nécessaire de prendre en compte les unités individuelles les plus pertinentes. Or si l'organisme, en tant que tout autonome, continu et caractérisé par une intégration fonctionnelle certaine, semble un bon candidat pour penser l'adaptation, force est de constater, ainsi que nous l'avons vu, qu'il existe des individus qui ne sont pas continus, qui ont une intégration fonctionnelle transitoire, et qui ne sont pas autonomes. Cette perspective sur l'adaptation permet ainsi de distinguer l'unité de sélection et l'unité d'adaptation<sup>1</sup>.

Ici, la microbiologie en tant qu'elle déstabilise des entités dont on pensait qu'elles étaient des organismes stables, est un cas d'étude privilégié, dans la mesure où les symbiotes représentent des adaptations émergentes qui appellent une révision de l'unité de sélection elle-même. En effet, toutes les symbioses ne sont pas aisées à appréhender : parfois, les partenaires ne sont pas de la même espèce, ils peuvent changer pour une même espèce hôte. Si l'individu est ce qui doit pouvoir être identifié, compté, il convient de savoir ce qu'il faut suivre dans le temps, d'autant qu'il existe des cas de transferts latéraux de gènes qui impliquent que l'on ne suit pas les mêmes populations de réplicateurs à chaque génération<sup>2</sup>.

À ce titre, les gènes ne représentent donc pas des populations qui sont cohérentes dans le temps. Si l'on reprend l'exemple de la symbiose entre le calamar et les bactéries *Vibrio*

---

<sup>1</sup> Bouchard F (2010) Symbiosis, Lateral Function Transfer and the (many) saplings of life, *Biology and Philosophy*, Vol 25 (4) pp.623-641.

<sup>2</sup> *Ibid.*

*fischeri* analysé plus haut, il est possible de considérer que chaque organisme est une partie du système sélectionné, ce qui implique que l'individualité se définit comme étant ce qui répond à des pressions de sélection comme un tout. Cela signifie que la sélection peut agir sur un ensemble de parties non apparentées qui représentent de nouvelles unités d'adaptation. Dans ce cas, c'est l'unité d'adaptation, et non les organismes, qui constitue l'individu<sup>1</sup>.

Aussi, penser l'individualité biologique à partir des associations symbiotiques permet-il de suivre ce qui s'adapte et non ce qui est déjà présent dans l'organisme suivi, comme ses gènes par exemple. Ici, l'organisme peut être une unité d'adaptation, mais ne représente pas une unité qui constituerait de manière paradigmatique l'individu. La définition de l'individu en développement à partir de l'interaction s'accorde donc avec une définition évolutionnaire de l'individualité.

Par ailleurs, le cas de l'influence des symbioses sur le développement post-embryonnaire que nous avons analysé n'est pas isolé. Ce phénomène peut toucher non seulement des espèces différentes, mais aussi des phases développementales différentes, montrant que l'étude des symbioses développementales permet une définition large des mécanismes qui rendent raison de l'individualité biologique. C'est l'ubiquité de ce phénomène ainsi que les mécanismes qu'il sous-tend que nous entendons souligner dans la section suivante.

## **I. C. Un phénomène ubiquitaire**

L'influence des symbioses sur le développement peut être considérée comme un phénomène ubiquitaire, dans la mesure où elle touche l'ensemble des individus en développement, ainsi que l'ensemble des phases du développement. Si les travaux sur le sujet sont récents, il est néanmoins d'ores et déjà possible de montrer l'influence des microbes sur le développement par diverses voies. Aussi les études menées sur le microbiome par exemple sont-elles représentatives de la diversité et de la richesse de l'influence des micro-organismes sur le développement normal.

Des travaux ont en effet été menés pour déterminer l'influence des bactéries sur le développement chez l'homme. Plus spécifiquement, ont été analysés le rôle et les conséquences du microbiome sur le développement de l'homme. Le microbiome désigne l'ensemble des bactéries adaptées de manière durable soit à la surface soit à l'intérieur d'un organisme vivant.

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

Chez l'homme, le microbiome est encore peu connu<sup>1</sup>, mais les études sur le sujet permettent de conclure que les influences environnementales se produisant très tôt dans la vie ont un impact profond sur le développement futur de l'organisme, sa structure et son fonctionnement. Un facteur environnemental agissant durant une période sensible ou vulnérable du développement exerce des effets qui impactent la structure et la fonction des organes et qui parfois perdurent toute la vie. Le microbiome fait partie de ces facteurs environnementaux : immédiatement après la naissance, le nouveau-né est colonisé par une population de microbes divers<sup>2</sup>.

Or, dans la perspective d'analyser les effets du microbiome sur le développement, le développement fonctionnel du cerveau des mammifères est un cas intéressant, dans la mesure où il est sensible à la fois à des facteurs environnementaux externes et des facteurs environnementaux internes pendant la vie prénatale. Des études ont en effet montré des liens entre des maladies neuro-développementales telles que l'autisme<sup>3</sup> et la schizophrénie<sup>4</sup> et des infections pathogènes microbiennes pendant la période périnatale. Des expériences ont ainsi été menées sur des rats qui suggèrent que l'exposition à des pathogènes microbiens durant des périodes du développement similaires résulte dans des comportements anormaux tels que l'anxiété par exemple<sup>5</sup>.

Le microbiome intestinal pourrait ainsi affecter le développement normal du cerveau et les fonctions du comportement, et ce par la modulation de transmetteurs (comme la sérotonine ou la mélatonine) dans la flore par exemple<sup>6</sup>. Les résultats des analyses menées suggèrent que durant l'évolution, la colonisation de la flore intestinale a été intégrée à la programmation du développement du cerveau, affectant ainsi le comportement. Or, si certains de ces signaux sont apportés peu après la naissance, cela n'exclut néanmoins pas la possibilité de signaux qui seraient apportés dès l'embryogenèse<sup>7</sup>, alimentant l'hypothèse selon laquelle les symbioses pourraient aussi affecter les phases précoces du développement.

---

<sup>1</sup> C'est en 2007 qu'a été lancé le « Human microbiome project » par le National Institutes of Health aux Etats Unis. Pour une définition du projet, voir Turnbaugh PJ *et al.* (2007) *The human microbiome project. Nature*, 449, 804–810.

<sup>2</sup> Diaz Heijtz R *et al.* (2011) Normal gut microbiota modulates brain development and behavior, *Proc Natl Acad Sci U S A*, 108(7):3047-52.

<sup>3</sup> Finegold SM, *et al.* (2002) Gastrointestinal microflora studies in late-onset autism, *Clin Infect Dis* 35 (Suppl 1):S6–S16.

<sup>4</sup> Mittal VA, Ellman LM, Cannon TD (2008) Gene-environment interaction and covariation in schizophrenia: The role of obstetric complications. *Schizophr Bull* 34:1083–1094.

<sup>5</sup> Sullivan R *et al.* (2006) The International Society for Developmental Psychobiology annual meeting symposium: Impact of early life experiences on brain and behavioral development, *Dev Psychobiol* 48:583–602.

<sup>6</sup> Diaz Heijtz *et al.* (2011) *op. cit.*

<sup>7</sup> *Ibid.*



En effet, si beaucoup d'exemples de symbioses développementales touchant des stades avancés du développement – développement post-embryonnaire – ont été documentés, peu d'études ont été menées, en revanche, sur le rôle des microbes durant le développement embryonnaire normal. Or, beaucoup d'organismes invertébrés acquièrent des micro-organismes par la lignée germinale maternelle<sup>1</sup> laissant la possibilité à des associations symbiotiques de se développer, sans qu'aucune enveloppe ou autre mécanisme ne vienne faire barrage aux microbes. L'influence de micro-organismes sur le développement embryonnaire rend ainsi encore plus fondamentale la dépendance de certains organismes pour leur construction même.

Cet exemple souligne donc la construction de l'individu en développement par des facteurs divers, ainsi que l'interdépendance de ces facteurs. Se joue ici le moyen de penser la communauté plus que la substance, ainsi que la formation plus que la fixité. On le voit ; si la question des frontières de l'individu trouve une redéfinition par ces analyses, elle dépend, pour être traitée efficacement, du présupposé selon lequel c'est à partir des interactions mêmes que l'individu doit être pensé.

À partir de ces études, il est donc possible de souligner que l'étude des symbioses permet d'inclure dans le concept d'individu en développement à la fois les entités exogènes qui participent à la construction et au maintien de l'individualité, et des entités situées en deçà et au-delà de du niveau de l'organisme. Leur influence, parfois précoce, se joue à tous les stades de la formation de l'individu, les rendant indispensables à une étude complète des facteurs qui le constituent. Dès lors, outre l'inclusion de facteurs exogènes dans la construction de l'individu, l'analyse des symbioses développementales permet de déterminer les mécanismes et causes précis, et ce dès le début de la formation de l'individu, qui participent de la définition de l'individu biologique. Le développement, compris à partir de la microbiologie, devient donc un moyen plus inclusif et précis pour penser l'individu biologique.

Qui plus est, la question des communautés s'ouvre plus largement avec celle des symbioses et de l'étude de leur influence sur le développement, permettant ainsi la prise en compte d'une individualité élargie à la faveur des éléments qui la constituent, et ainsi une réponse aux difficultés posées par l'intégration du milieu dans le concept d'individu. Nous soutenons notamment qu'outre l'ouverture à la coopération et les associations, pensées aussi

---

<sup>1</sup> Serbus LR *et al.* (2011) A feedback loop between *Wolbachia* and the *Drosophila* gurkenmRNP complex influences *Wolbachia* titer, *J Cell Sci* 124(Pt 24):4299–4308.

dans d'autres domaines que celui du développement, les symbioses développementales rendent possible une pensée des écosystèmes, l'individu en développement intégrant de fait des facteurs exogènes divers.

## II. Définition d'un concept plus inclusif de l'individu biologique

Ce que soulignent les symbioses du développement, c'est l'idée selon laquelle l'individu se développe en tant que collaboration entre cellules animales et microbes. Le développement devient ainsi le lieu d'une communication entre espèces différentes, ainsi que d'une relation entre facteurs endogènes et facteurs hétérogènes. Les symbioses du développement représentent à ce titre un exemple paradigmatique de la manière dont des facteurs environnementaux peuvent représenter des composants essentiels et constitutifs du développement normal, remettant en cause la conception autonome, endogène, internaliste, de l'individu en développement.

Aussi les notions d'intérieur et d'extérieur, traditionnellement utilisées pour séparer l'individu de son environnement perdent ici leur sens pour définir l'individu, remettant en cause les frontières spatiales habituellement attribuées à ce dernier. Il devient dès lors nécessaire de prendre en compte, pour définir le développement, la coopération entre différentes espèces et entre différents organismes. Il est possible, pour ce faire, de redéfinir le développement comme co-développement<sup>1</sup>, dans la mesure où beaucoup d'organismes ont rendu la source de certains de leurs signaux de développement extérieure. On peut donc référencer les interactions intimes qu'acquièrent certains organismes avec les symbiotes nécessaires à leur développement sous le concept de co-développement, production d'un nouvel individu à travers les interactions coordonnées de plusieurs espèces de génotypes différents. De tels schémas co-développementaux peuvent être sélectionnés. La symbiose serait ainsi une source majeure de nouveauté dans l'évolution<sup>2</sup>.

Un examen plus précis de la situation dans laquelle l'individu étudié est un ensemble de cellules avec des génotypes différents révèle ce que Scott Gilbert appelle « épigénèse interspécifique », concept qui souligne le rôle joué par le(s) symbiote(s) et le fait que l'œuf ainsi fécondé n'est pas une entité auto-organisée, se créant de manière autonome. Le concept de co-développement, qui signifie que les cellules d'une espèce ont la capacité d'assister la construction normale du corps d'une autre espèce, vient ainsi compléter celui de

---

<sup>1</sup> Gilbert SF (1985) *op. cit.*; Gilbert SF, Epel D (2008), 1<sup>st</sup> ed, *op. cit.*

<sup>2</sup> *Ibid.*

« hologénome »<sup>1</sup> qui soulignait l'hétérogénéité génomique des individus sans rendre compte de l'intrication qui se joue au niveau des mécanismes développementaux. Tout organisme peut ainsi être défini comme le produit génétique hétérogène de constituants endogènes et exogènes<sup>2</sup>.

Nous soutenons toutefois que, si le concept de co-développement permet de souligner l'intrication des différentes causes dans la construction de l'individu, il n'est pas encore suffisamment ouvert ni suffisamment précis pour penser tous les facteurs que le développement englobe, et ce pour deux raisons : premièrement, il laisse de côté des facteurs abiotiques là où l'individu en développement peut être pensé comme un écosystème ; deuxièmement, il ne souligne pas suffisamment l'idée selon laquelle c'est la communauté qui définit le niveau fondamental de l'individu en développement.

En effet, à la lumière des analyses que nous venons de faire, l'individu devient une communauté d'organismes se comportant comme un écosystème. Contrairement à la théorie de la sélection de groupe, dans laquelle le groupe est généralement conçu comme un individu, il s'agit ici de concevoir l'individu comme un groupe. La nature pourrait sélectionner des relations plutôt que des individus ou génomes. Ce que nous considérons généralement comme un « individu » peut être une communauté multispécifique<sup>3</sup>. Cette conception se fonde, en partie, sur les travaux de Sober et Wilson qui définissent l'individu comme une entité fonctionnellement intégrée et dont l'intégration tiendrait à la communauté du destin face aux pressions de sélection. Autrement dit, ce qui fonctionne comme un tout est, dans cette perspective, un individu. Si cette définition vise à inclure les colonies, telles que les insectes sociaux, elle ouvre également à la pensée de communautés multispécifiques, quoique la question de la sélection au niveau de plusieurs espèces ne fasse pas consensus<sup>4</sup>. Toutefois, nous pensons que l'analyse du développement, si elle ne s'oppose pas aux critères d'individualité pensés par l'évolution, permet, en elle-même, et relativement à des facteurs non touchés par la sélection naturelle, une ouverture aux communautés et écosystème, pour lesquels elle fournit un critère d'individualité. Ainsi penser l'individu en développement à partir des associations symbiotiques ouvre-t-il à une analyse approfondie des ressorts des communautés.

---

<sup>1</sup> Rosenberg E (2007) *op. cit.*

<sup>2</sup> Gilbert SF (1985) *op. cit.*

<sup>3</sup> Sober E, Wilson DS (1998) *Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, New York, Harvard University Press.

<sup>4</sup> *Ibid.*

## II. A. La possibilité de penser pleinement les communautés

Outre la possibilité de penser de manière plus adéquate les changements spatiaux et temporels qui touchent les individus biologiques, la prise en compte des associations symbiotiques répond à l'exigence d'une pensée cohérente des communautés et différents phénomènes d'appariements de divers organismes.

Nous avons en effet montré que les recherches en microbiologie ouvraient la voie vers la nécessité de penser, au sein même du concept d'individu, les communautés et les tous formés par les interactions avec les composantes environnementales. Or, la pensée des interactions plus que celle de la substance permet de faire de l'environnement une composante à part entière du développement et de l'individu, permettant par là de donner du sens aux concepts d'altruisme, de coopération et d'écosystème. C'est ce que cette section entend analyser.

Il semble y avoir déjà, chez Darwin, une discussion sur les associations biologiques et une sélection au niveau de la communauté<sup>1</sup>. La question de savoir s'il existe chez Darwin une pensée de la compatibilité de la coopération et de la sélection naturelle est très largement discutée dans la littérature contemporaine. Parmi les exemples traités par Darwin dans *L'Origine des espèces*, celui qui concerne les insectes neutres semble le plus discuté parmi les commentateurs. C'est au chapitre 8 de son ouvrage que Darwin traite la question des insectes neutres, telles que les fourmis ouvrières, dont la stérilité sert plus la communauté que l'individu. Or, dans le chapitre 8, Darwin semble bien voir le cas des insectes sociaux comme une manifestation de sélection naturelle au niveau de la communauté<sup>2</sup>. Pourtant, pendant longtemps, les comportements altruistes, mais aussi les communautés comme les symbioses, ont été considérés comme des mystères par le néodarwinisme, et ce notamment en raison de l'absence de pensée d'une sélection de groupe, la sélection naturelle portant sur les organismes.

---

<sup>1</sup> Comprise par Darwin comme regroupement d'organismes sociaux provenant de la même espèce.

<sup>2</sup> Ratnieks FL, Foster KR, Wenseleers T (2011) Darwin's special difficulty: the evolution of "neuter insects" and current theory, *Behavioral ecology and sociobiology*, 65(3), 481-492. Il est intéressant de noter toutefois que sur ce sujet, Gayon, J (1992), Gayon J (1992) *Darwin et l'après-Darwin (une histoire de l'« Hypothèse » de sélection naturelle)*. *Histoire des idées, théorie politique et recherches en sciences sociales*, Éditions Kimé pp.78-79 et Ruse, M (1980) Charles Darwin and group selection, *Annals of Science*, 37(6), 615-630, parlent plutôt de sélection familiale dans la mesure où Darwin ne fait pas tant appel au bien de la communauté qu'aux parents des individus stériles. La sélection familiale consiste ainsi dans le fait que la sélection agit sur les parents des individus stériles si les traits de ces individus sont bénéfiques à la communauté. Selon cette interprétation, c'est la capacité à produire des individus stériles qui est sélectionnée, et qui peut être transmise.

## II. A. 1. L'altruisme

L'altruisme évolutionnaire définit un trait altruiste comme un trait qui procure un bénéfice à autrui alors qu'il est coûteux pour celui qui le manifeste. L'altruisme est dit évolutionnaire dans la mesure où les bénéfices et coûts sont exprimés en termes de *fitness* et donc mesurés à l'échelle d'une génération, au moins<sup>1</sup>.

L'altruisme évolutionnaire comme les associations et donc *a fortiori* la symbiose supposent que la *fitness* des individus concernés est plus faible que celle des autres. La question de l'altruisme trouve ainsi un renouveau dans la question des transitions évolutionnaires, puisque ces dernières représentent la manière dont les organismes se regroupent, par étapes, afin de former des individus de niveau supérieur. Chaque étape représente une division du travail – et ce notamment dans le domaine de la reproduction – engendrant notamment la stérilité de certaines parties par rapport à d'autres. Par exemple, la stérilité est considérée comme une forme d'altruisme évolutionnaire puisque les individus stériles agissent pour la *fitness* des autres en ne procréant pas.

En 1964, Hamilton propose une explication à ces différents cas avec le modèle de la « sélection de parentèle », qui consiste à considérer non plus la *fitness* des organismes, mais celle des allèles impliqués dans les comportements<sup>2</sup>. Dès lors, la *fitness* de l'individu qui a un comportement dit altruiste sera plus faible que celle de l'individu qui s'abstient de manifester ce comportement. Toutefois, si l'individu à « sauver » est un frère du premier, alors il partage 50% de gènes en commun avec lui, en plus des gènes de l'espèce qui sont communs à tous les individus d'une même espèce. Autrement dit, dans une population formée par des individus qui se trouvent être des proches parents, l'individu altruiste se reproduisant moins que les autres, transmettra moins ses gènes altruistes aux descendants. Toutefois, parce que les autres individus de la population sont des proches parents qui donc ont plus de chance de porter eux aussi ces gènes altruistes, alors le comportement altruiste favorise la transmission de ces gènes chez les autres, même s'il nuit à la transmission des gènes personnels de l'individu altruiste. Hamilton propose alors une formule, qui, lorsqu'elle est vérifiée, montre que l'altruisme se répand dans une population<sup>3</sup> :

---

<sup>1</sup> Sur ces définitions et la différence entre altruisme évolutionnaire et l'altruisme au sens rationnel, voir Paternotte C (2014) Coopération et altruisme, in Hoquet T, Merlin F (eds) *op. cit.*

<sup>2</sup> Hamilton WD (1964) The Genetical Evolution of Social Behaviour, *J. Theoret. Biol* 7, 1-16. L'intuition de la sélection de parentèle se fait toutefois dès 1932 par Haldane. Haldane JBS (1932) *The Causes of Evolution*, Princeton University Press.

<sup>3</sup> Hamilton WD (1964), *op. cit.*

$$r.b > c$$

Dans cette formule, b représente le bénéfice procuré par le trait altruiste, c, le coût personnel de ce trait, et r le coefficient de parenté c'est-à-dire le degré de similarité génétique des individus en interaction, calculé relativement au degré de similarité génétique moyen de la population.

Un second moyen de favoriser l'altruisme est ce que Trivers nomme les interactions réciproques<sup>1</sup>, et qui correspondent au fait qu'aider autrui peut être bénéfique, si, de par les interactions répétées que j'ai avec lui, il est susceptible de me rendre la pareille plus tard, ou bien, si, indirectement, je reçois de l'aide d'un tiers<sup>2</sup>. Cette idée fonctionnant beaucoup à l'aide de la mémoire, fonctionne en réalité surtout dans les populations dont l'évolution cognitive est élevée. En réalité, en dehors de l'espèce humaine, il n'en existe que peu d'exemples<sup>3</sup>.

Souligner les phénomènes d'altruisme, c'est donc en creux rendre nécessaire leur prise en compte pleine et entière au sein de l'évolution, et considérer toute coopération comme pertinente pour analyser l'individualité biologique et les communautés. Il apparaît donc nécessaire de prendre en compte communautés et écosystèmes, qui échappent par ailleurs en partie à une ontologie substantialiste.

## II. A. 2. La coopération

La prise en compte de la microbiologie ainsi que des différents types de symbioses comme niveau fondamental de l'individualité indique que l'activité cellulaire tend vers la formation d'associations, quelles que soient les formes de ces associations. Analyser l'individu comme interaction et non plus comme entité met l'accent sur le caractère coopératif plus que sur l'aspect compétitif des individus étudiés. La coopération est ainsi un mécanisme robuste, varié et qui n'est pas, contrairement à ce que semble laisser penser le néo-darwinisme, rare<sup>4</sup>.

Les microbes constituent donc ici de bons modèles pour analyser la coopération et ses mécanismes. Le comportement coopératif chez les microbes sert de nombreuses fins : la défense contre les prédateurs et les changements environnementaux, comme la présence

---

<sup>1</sup> Trivers R (1971) The Evolution of Reciprocal Altruism, *Quarterly review of Biology*, 46: 35-57.

<sup>2</sup> Alexander RD, (1987), *The Biology of Moral Systems*, New Brunswick and London, AldineTransactions, A Division of Transaction Publishers.

<sup>3</sup> Bshary R, Grutter AS (2006) Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism, *Nature*, 441: 975-978.

<sup>4</sup> Lyon P (2007) From quorum to cooperation: lessons from bacterial sociality for evolutionary theory, *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*; 38(4):820-33.

d'antibiotiques par exemple<sup>1</sup> ; l'accès à des ressources et niches nouvelles que les cellules isolées ne peuvent obtenir<sup>2</sup> ; un échange génétique plus efficace via le transfert latéral de gènes, permettant par exemple de trouver des solutions fonctionnelles aux problèmes environnementaux nouveaux<sup>3</sup>.

Les myxobactériées sont de bons modèles pour examiner la coopération<sup>4</sup>. Elles ont en effet des cycles de vie complexes qui manifestent des comportements sociaux. Dans des conditions de famine, les cellules *M. xanthus* s'agrègent pour former un corps unicellulaire composé de cellules différenciées, et cette agrégation passe par un processus développemental dont l'étape ultime est la sporulation. Or, seules 10 à 20% des cellules de la population initiale vont se transformer en myxospores et ainsi survivre pour se reproduire. 65 à 90% des cellules initiales se détruisent en rompant leur enveloppe cellulaire<sup>5</sup>. Si la fonction de cette destruction ne fait pas consensus encore, il a été montré que les fragments cellulaires apportent du carbone et de l'énergie pour le développement<sup>6</sup>.

Les travaux de Gregory Velicer et de ses collègues à la fin des années 1990, qui visaient à se demander quelles pourraient être les conséquences si des bactéries normalement sociales étaient soumises à une pression de sélection favorisant la compétition<sup>7</sup>, montrent ainsi que si une bactérie sociale peut en effet perdre sa capacité à participer à un comportement coopératif, la capacité de sporulation est plus importante lorsqu'elle est entourée de coopérateurs. En revanche, dans des conditions dans lesquelles la coopération est supposée avoir évolué, les tricheurs ne parviennent pas à dominer les populations qui coopèrent, mais regagnent la capacité à coopérer<sup>8</sup>. La sélection naturelle favorise donc ici le renforcement de la socialité. Ces analyses montrent également que la compétition, égoïste, peut être une impasse évolutionnaire chez un microbe social.

---

<sup>1</sup> Fux CA et al (2005) Survival strategies of infectious biofilms, *Trends Microbiol*, 13(1):34-40.

<sup>2</sup> Branda SS, Vik S, Friedman L, Kolter R (2005) Biofilms: The matrix revisited, *Trends Microbiol* 13:20-26.

<sup>3</sup> Ochman H, Moran NA (2001) Genes lost and genes found: evolution of bacterial pathogenesis and symbiosis, *Science* 11; 292(5519):1096-9.

<sup>4</sup> Velicer GJ et al. (2000) Developmental cheating in the social bacterium *Myxococcus xanthus*, *Nature*, Vol. 404, 598-601, Velicer GJ et al. (2002), Rescue of Social Motility Lost during Evolution of *Myxococcus xanthus* in an Asocial Environment, *Journal of Bacteriology*, vol. 184, n°10, p. 2719-2727.

<sup>5</sup> Dworkin M (1996) Recent advances in the social and developmental biology of the myxobacteria, *Microbiol Rev*, 60(1): 70-102.

<sup>6</sup> Shimkets LJ (1999) Intercellular signaling during fruiting-body development of *Myxococcus xanthus*, *Annu Rev Microbiol*. 53:525-49.

<sup>7</sup> Velicer GJ et al. (2000) *op. cit.*

<sup>8</sup> Lyon P (2007) *op. cit.*

Qui plus est, dans la littérature, beaucoup de réflexions sur l'individualité sont énoncées en termes de coopération. L'individu devient alors une unité avec une forte coopération, et peu de conflit entre ses parties, l'idée étant de souligner qu'un individu manifeste des adaptations, et qu'il n'est pas beaucoup perturbé par des adaptations à un niveau plus bas, autrement dit, qu'il y a peu de conflit<sup>1</sup>. L'adaptation devient l'aspect clé de la définition de l'individu : une entité est un individu si ses parties travaillent ensemble dans la perspective de l'intégration du tout, et si cette intégration produit beaucoup de coopération et peu de conflit. Selon David Queller et Joan Strassmann<sup>2</sup>, si le niveau de coopération est fort et celui de conflit faible, il est possible de parler d'individu. À l'inverse, lorsque les niveaux de coopération et de conflit sont forts, émerge alors le modèle d'une société. La compétition renvoie à un niveau de conflit fort pour un niveau de coopération faible. Enfin, les groupes manifestent un degré de compétition et de coopération faibles. Parce qu'ils pensent l'individualité en termes de coopération, les auteurs emploient d'ailleurs le terme d'organismalité pour désigner l'individu, ce dernier désignant de prime abord le caractère indivisible d'une entité. Organismalité permet ainsi de rendre compte de l'intégration adaptative de l'entité analysée, tout en insistant sur le caractère processuel de l'individualité.

Le problème de cette perspective est qu'en limitant la place de la compétition dans la définition de l'individualité, elle prend en compte les individus multicellulaires, ainsi que les unités non similaires telles que les cellules bactériennes, les eucaryotes, les symbioses, mais elle ne rend pas compte des communautés ni des écosystèmes, dans lesquels le degré de compétition est trop important. Nous pensons au contraire que les communautés et écosystèmes doivent être pris en compte par une définition de l'individualité.

## II. B. Les colonies et écosystèmes

Pour penser l'individualité au niveau des colonies et des écosystèmes, il peut être utile de penser l'intégration fonctionnelle des parties de la communauté en question. Il s'agit alors de penser l'individualité comme le tout qui réagit en fonction des pressions de sélection de l'environnement. Cette intégration fonctionnelle semble pertinente aussi pour penser les colonies<sup>3</sup>. Toutefois, le développement nous offre une voie pour penser la connectivité des

---

<sup>1</sup> Queller D, Strassmann J (2009) *op. cit.*

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> McShea DW, Venit E (2002) Testing for bias in the evolution of coloniality: A demonstration in cyclostome bryozoans, *Paleobiology* 28: 308-327.



parties ainsi que les interactions entre tous les composants, qui ne se réduise pas au critère sélectif, même s'il ne s'y oppose pas.

En effet, une communauté correspond à l'ensemble de tout ou partie des populations qui interagissent dans un environnement donné. Les communautés sont définies à partir des éléments biotiques qui les composent. Un écosystème correspond à l'ensemble fonctionnel de toutes les communautés ainsi que de leur environnement abiotique.

Un bon exemple d'écosystème sont les nids des termites, et plus spécifiquement des termites champignonnistes, qui établissent des symbioses avec le champignon *Termitomyces*. Les termitières se manifestent souvent sous la forme de grands nids pouvant atteindre plusieurs mètres de haut. L'architecture complexe du nid implique des fonctions physiologiques, et Martin Lüscher décrit le fonctionnement du nid comme une machinerie coloniale fonctionnant comme le cœur et les poumons<sup>1</sup>. Le métabolisme de la colonie réchauffe et humidifie l'air afin de réduire sa densité, ce qui force l'air à circuler à travers le nid et les tunnels, lieux privilégiés d'échange de chaleur et de gaz respiratoires. La symbiose ici a son importance, dans la mesure où le champignon pré-digère les restes de végétaux (lignine et parfois cellulose) afin de les rendre plus facilement assimilables par les termites.

La relation mutualiste a permis aux deux espèces d'explorer des niches qui ne leur étaient pas accessibles auparavant. Qui plus est, la symbiose est devenue obligatoire pour les termites qui ont besoin d'ingérer le champignon pour digérer la cellulose présente dans leur source première de nourriture. Scott Turner insiste ainsi sur le fait que le nid est un trait de la colonie de termites<sup>2</sup>. Dans un tel cas, il est nécessaire d'inclure des matériaux non biologiques dans notre conception de l'individualité. Ce trait étant abiotique, et pouvant être passé d'une génération à l'autre, il est ici plus approprié de parler de trait de l'écosystème plutôt que de trait de la communauté<sup>3</sup>. C'est l'écosystème dans son ensemble qui est sujet aux pressions de sélections extérieures.

Ce qui nous intéresse dans cet exemple, est que là encore, l'analyse du développement, ainsi que l'ontologie à laquelle il ouvre, permettent de saisir mieux ce cas et de comprendre les mécanismes de l'individualité de l'écosystème. En effet, la capacité de ce système à conserver son équilibre de fonctionnement, c'est-à-dire son homéostasie, peut être conçue, dans la colonie *M. michaelseni*, comme un problème de morphogenèse du nid. De fait, si les mécanismes de

---

<sup>1</sup> Lüscher M (1961) Air conditioned termite nests, *Scientific American* 205(1): 138-145.

<sup>2</sup> Turner JS (2001) On the Mound of *Macrotermes michaelseni* as an Organ of Respiratory Gas Exchange, *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(6), 798-822.

<sup>3</sup> Bouchard F (2009) *op. cit.*

morphogénèse du nid peuvent être reliés aux stimuli fonctionnels qui les rendent possibles, alors l'homéostasie devrait émerger de l'ensemble. Turner propose ainsi un modèle dans lequel la plupart des traits du nid peuvent être expliqués par des changements dans la translocation de la terre par les ouvrières<sup>1</sup>. Il fait alors l'hypothèse selon laquelle le biais dans la translocation serait porté par les ouvrières qui transportent la terre et lié à un gradient de pCO<sub>2</sub>, l'accroissement du nid étant lié à la distribution des gaz respiratoires.

Autrement dit, l'homéostasie dans la colonie est liée à la régulation de la composition de l'atmosphère du nid, et est rendue possible par une modification adaptative de l'architecture du nid, afin de rendre l'énergie du vent captée pour la ventilation adéquate au taux de gaz respiratoires échangés dans le nid. Dans la situation la plus simple, cette adéquation est atteinte par une augmentation de la hauteur du nid<sup>2</sup>. Ainsi, la hauteur du nid augmente à mesure que le taux métabolique de la colonie s'accroît. La morphogénèse du nid est alors étroitement liée à l'état physiologique de la colonie. Dans le cas d'une inadéquation entre la ventilation et la respiration, les termites construisent, à la surface du nid, une nouvelle surface.

Pour Turner, cette homéostasie peut être considérée comme émergente dans la mesure où au départ, les intérêts génétiques et physiologiques des termites et du champignon sont divergents. De fait, ce n'est pas une homéostasie sociale dans laquelle les intérêts des partenaires sont congruents (comme c'est le cas pour les abeilles par exemple). En effet, l'élément qui perturbe le taux de dioxyde de carbone dans le nid est le champignon, mais ce sont les termites qui œuvrent pour la régulation de l'atmosphère du nid. Les termites gagnent donc à être dans une relation symbiotique avec le champignon, mais ce dernier gagne aussi, du fait de la régulation de l'atmosphère, qui supprime leur compétiteur principal, *Xylaria*, pour la symbiose avec les termites. Ce type d'homéostasie est ainsi appelé émergent<sup>3</sup>. De plus, cette homéostasie semble renforcer la symbiose entre *Macrotermes* et *Termitomyces*.

Dès lors, à partir de cette analyse, il nous est possible de conclure que le développement constitue un critère inclusif des causes de la construction de l'individu. Il permet de traiter tous les facteurs qui rendent compte des communautés, et offre ainsi des outils efficaces pour penser l'intégration de ces facteurs dans les mécanismes de production d'un individu. À ce titre, il

---

<sup>1</sup> Turner JS (2000) *The Extended Organism: The Physiology of Animal-built Structures*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

<sup>2</sup> Turner JS (2001) On the Mound of *Macrotermes michaelseni* as an Organ of Respiratory Gas Exchange, *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(6), 798–822.

<sup>3</sup> Paracer S, Ahmadjian V (2000) *Symbiosis: An Introduction to Biological Associations*, Oxford, Oxford University Press.

permet non seulement de considérer les éléments hétérogènes comme constitutifs de l'individu, mais aussi d'inclure des facteurs abiotiques, proposant une définition du concept d'individu ouverte aux écosystèmes et sont indépendante, quoique compatible avec elle, de l'évolution.

## **II. C. Conclusion**

À partir de ces analyses sur la pertinence du niveau de la microbiologie et des associations symbiotiques pour penser l'individu en développement il est donc possible de montrer que ce sont les interactions qui doivent être prises en compte pour penser l'individualité, ces dernières permettant de s'abstraire de l'ontologie et des théories existantes pour fonder l'individu sur de nouvelles bases théoriques.

Or, une telle conception nécessite de mettre en place des outils pratiques pour déterminer les causes précises permettant à la fois de délimiter et d'expliquer le réseau de relations qui constitue l'individu.

L'idée selon laquelle la prise en compte des relations constitutives de l'individu que l'on considère est première nécessite une analyse en réseau, afin de mettre en exergue les nœuds de causalité qui dessinent l'individualité et afin de représenter – de la manière la plus juste possible – le caractère dynamique de l'être ainsi que les diverses connexions qui permettent de l'expliquer. Cette représentation du vivant diffère de celle – en arbre et hiérarchique – héritée du darwinisme et conservée par la Synthèse Moderne. Elle ouvre également la voie à une pensée de la complexité, que nous analysons dans le chapitre suivant.



# Chapitre 6. Conséquences d'une pensée de l'interaction sur la causalité complexe de l'individu en développement

L'analyse de l'individu en développement à partir de la question des interactions rend nécessaire la mise en place d'une ontologie, ou d'un cadre théorique, qui se fonderait sur ces interactions. À ce titre, le modèle hiérarchique proposé par la Synthèse Moderne à la suite des travaux de Darwin, et qui présente les relations entre les entités à partir de lignées verticales généalogiques, ne permet pas d'inclure les autres formes de relations, « horizontales » et qui proviennent notamment de l'étude des caractéristiques des symbioses et de leur transmission. Il est donc nécessaire de compléter ce modèle par un modèle en réseau, dans lequel tous les types d'interactions seraient pris en compte.

À cette redéfinition théorique doit alors s'ajouter une définition, pratique, de la manière dont les interactions causales peuvent être modélisées et analysées. À ce titre, les systèmes complexes semblent fournir une base pertinente à partir de laquelle penser les interactions complexes à l'œuvre dans le développement. Toutefois, les modèles traditionnels utilisés par les systèmes complexes apparaissent encore comme des modèles hiérarchiques, dont la principale caractéristique serait, qui plus est, de donner du sens à l'idée d'une auto-organisation du système étudié, idée dont nous avons vu qu'elle s'appliquait mal à l'individu en développement.

Il est alors nécessaire de laisser la question des fonctions et dispositions des traits étudiés dans un système complexe, au profit d'une conception relationnelle des propriétés du système. Un tel changement de conception rend de fait possible la prise en compte de systèmes dynamiques non hiérarchiques qui embrassent les différents niveaux d'interactions et rendent compte de la complexité de l'individu en développement.

Enfin, une conséquence de ces analyses est de fonder un concept d'individu qui serait défini comme l'ensemble des interactions qu'il comporte, et dont on aurait connaissance. Une telle définition dépend ainsi du degré de connaissance du système d'une part, et de la théorie à partir de laquelle le système est étudié d'autre part, faisant de l'individu un concept pluriel, dont le développement, défini par les interactions avec l'environnement, donnerait une définition précise.

## **I. Conséquences de la prise en compte des interactions sur les modèles évolutionnaires**

Les analyses du chapitre précédent ont mis l'accent sur la nécessité de penser les relations entre les différentes entités constitutives de l'individu comme fondement à partir duquel le concept d'individu doit être repensé. De fait, plus qu'un problème de considération et de délimitation des frontières de l'individu et du développement, ce sont les interactions entre les divers éléments qu'il est nécessaire d'analyser.

Réévaluées à l'aune de l'interaction, l'individualité, le développement et la définition qu'on en donne sont plus cohérents avec d'une part la nature et ce qui s'y produit, et d'autre part le rôle théorique nécessaire et attendu du concept d'individu. Une telle conception basée sur l'interaction et le processus permet ainsi de regrouper certains critères mis en avant dans la définition de l'individualité et de rendre la définition de l'individualité biologique plus cohérente.

Il s'agit donc ici de pouvoir prendre en compte les résultats des analyses en microbiologie, et notamment le fait que la nature manifeste une grande variété d'interactions entre différents organismes d'une part et entre ces organismes et leur environnement d'autre part. Dans ce contexte, le cadre de pensée porté par la Synthèse Moderne n'est pas adéquat à une prise en compte pleine et entière des phénomènes de symbioses par exemple, ni à celle des communautés et écosystèmes formés par les interactions entre divers éléments ou divers organismes. Or, c'est bien la formation de ces communautés ou individus nouveaux que l'étude du développement nous conduit à penser de manière plus approfondie.

Il devient donc nécessaire de penser les interactions causales qui ne sont pas incluses dans ce que nous considérons le plus souvent comme étant un individu, et qui permettraient une redéfinition des frontières temporelles et spatiales de l'individu, tout en soulignant que les facteurs pris en compte sont instructifs pour l'individu en développement, et non permissifs seulement. Il s'agit alors de penser l'individu et le développement dans toute leur complexité.

La prise en compte de la microbiologie et des associations symbiotiques montre que certains processus, qui impliquent souvent des interactions causales entre des entités appartenant à des niveaux d'organisation différents ou agissant à des échelles de temps différentes, sont responsables non seulement de la déstabilisation d'entités préexistantes, mais aussi de l'émergence et de la stabilisation de nouvelles entités.

Cette idée a poussé certains chercheurs à considérer les entités microbiennes comme des tous fonctionnels plus ou moins stabilisés, et à souligner la pertinence de la mise en place d'une ontologie différente du modèle hiérarchique traditionnel, pouvant représenter un ensemble divers de processus. Une telle ontologie viendrait supplanter la représentation verticale et en arbre habituellement utilisée pour penser l'organisation évolutive<sup>1</sup>. Cette section analysera les insuffisances du cadre de pensée traditionnel pour aborder la question des interactions, ainsi que les caractéristiques d'un modèle qui insisterait sur les relations causales en réseau que manifeste l'individu en développement tel que nous l'avons défini auparavant.

## **I. A. Les insuffisances d'une représentation généalogique**

Prendre les interactions pour base de toute conception de l'individu et de l'évolution nécessite de mettre en place, pour les penser, un modèle qui tienne compte de tous les mécanismes de formation des individus et d'héritabilité. Autrement dit, il faut penser un système qui représenterait le dynamisme de certaines entités. À ce titre, le néodarwinisme, tout comme la Synthèse Moderne, s'ils ne sont évidemment pas complètement obsolètes, sont très limités dans leur capacité à embrasser tous les processus évolutifs. Il ne s'agit pas, pour autant, de remettre en cause le fait qu'il existe des aspects récurrents et stables dans le temps de la réalité, mais plutôt de considérer ces aspects de persistance comme étant le comportement régulier d'organisations dynamiques qui émergent du fait de l'interaction continue de processus<sup>2</sup>.

Or, cette perspective, pertinente pour l'évolution, l'est aussi pour le développement dans la mesure où l'étude du développement montre que le processus d'individuation provient d'une causalité complexe incluant des propriétés de l'environnement, et notamment des micro-organismes. Il s'agit alors par le biais du développement d'expliquer l'émergence de certaines entités, ou certaines communautés, et d'analyser les mécanismes par lesquels ces entités s'individuent.

Dans cette perspective, les entités réelles sont celles qui peuvent avoir un pouvoir causal. Des entités complexes sont réelles si elles peuvent avoir des pouvoirs causaux qui ne sont pas seulement des agrégats de pouvoir causaux de leurs parties. Les organismes, par exemple,

---

<sup>1</sup> Baptiste E, Dupré J (2013) Towards a processual microbial ontology, *Biol Philos*, 28:379–404.

<sup>2</sup> Dupré J (2012) *Processes of Life: Essays in the Philosophy of Biology*, Oxford University Press.

peuvent faire des choses qu'aucune de leur partie ne peut faire seule<sup>1</sup>. Il s'agit ainsi de concevoir les êtres vivants comme étant fondamentalement les conséquences de processus mêlés divers, ce qui implique que toute entité conçue par la biologie est alors une entité dynamique.

En effet, si le problème est de penser l'individu en tant qu'entité qui se développe, alors force est de constater que lorsque nous utilisons un ensemble de propriétés pour décrire le stade adulte d'un organisme par exemple, nous abstrayons une tranche de temps particulière de ce processus développemental. L'entité « fixe » ainsi définie ne tient pas compte de la manière dont les entités étudiées émergent, sont maintenues et stabilisées dans le temps.

Dans ce contexte, l'ontologie standard par laquelle la Synthèse Moderne conçoit l'évolution est hiérarchique. C'est une hiérarchie dans laquelle les entités à chaque niveau constituent les entités des niveaux supérieurs<sup>2</sup>. Cette ontologie prend pour modèle la figure de l'arbre, qui renvoie à l'idée qu'à travers le temps évolutionnaire, les entités se répliquent ou sont répliquées, ce processus de réplication produisant les séquences reproductives d'entités similaires qui constituent les lignées. Ce modèle, vertical et généalogique, laisse donc de côté de nombreux mécanismes et de nombreux individus, puisqu'il ne prend pas en compte les interactions qui forment de nouveaux individus. Le problème des arbres généalogiques, tels qu'ils sont présentés depuis Darwin et par la Synthèse Moderne, est qu'en présentant un seul ancêtre pour chaque lignée, ils peinent à décrire toutes les relations qui animent les populations eucaryotes sexuées. À cette image de l'arbre, il est nécessaire de substituer un modèle qui traiterait à la fois les liens généalogiques et verticaux, et les liens horizontaux entre les entités étudiées.

## **I. B. La nécessité d'un nouveau modèle**

Ainsi que nous l'avons vu dans le chapitre précédent, la prise en compte de la microbiologie à grande échelle vient bouleverser la structure standard des interactions et lignées dans la mesure où cette dernière ne prend pas en compte des mécanismes comme le transfert latéral de gènes par exemple. Or, le transfert latéral de gènes est endémique parmi les formes microbiennes<sup>3</sup> et il peut intervenir entre des individus qui sont pourtant distants si on les analyse

---

<sup>1</sup> Dupré J, O'Malley MA (2009) Philosophical Themes in Metagenomics, in Marco D (eds) *Metagenomics: Theory, Methods and Applications*, Hethersett, Norwich, Horizon Scientific Press, 183-208.

<sup>2</sup> Dupré J (2013) *op. cit.*

<sup>3</sup> Doolittle WF (1999) Phylogenetic classification and the universal tree, *Science*, 284(5423):2124-9.



à partir des branches de l'arbre tel qu'il est conçu par le darwinisme<sup>1</sup>. De même, chez les eucaryotes, le transfert de gènes endosymbiotique (par les organelles) n'est pas pris en compte par le modèle généalogique<sup>2</sup>. Le modèle standard de l'ontologie évolutionnaire ne prend ainsi pas en charge le monde microbien, et devient peu pertinent pour une compréhension de son fonctionnement<sup>3</sup>. En effet, le modèle de l'arbre ne pouvant représenter ces types de transferts, ils sont la plupart du temps ignorés ou considérés comme secondaires<sup>4</sup>.

L'analyse même des symbioses et de leur fonctionnement entre dans le cadre de cette refonte du modèle généalogique<sup>5</sup>. Comme nous l'avons vu, les métazoaires typiques requièrent des symbiotes microbiens nombreux et divers pour fonctionner normalement. Les microbes eux-mêmes sont souvent impliqués dans des collaborations complexes comme les biofilms. La métagénomique analyse, dans cette perspective, des communautés entières d'organismes complexes qui interagissent dans des contextes écologiques divers<sup>6</sup>. Jo Handelsman définit en 1998 le métagénome comme le génome collectif d'un microbiote dans un environnement spécifique. La métagénomique analyse ainsi de larges portions d'ADN de microbes, collectés dans leur environnement naturel, afin d'analyser la biodiversité, les interactions fonctionnelles ou encore les relations évolutionnaires<sup>7</sup>. Il s'agit par ce biais d'étudier les systèmes dans lesquels les microbes sont impliqués, afin de les expliquer.

La microbiologie des systèmes montre ainsi, par les recherches qu'elle entreprend sur le microbiome notamment, que les symbioses sont la norme de l'évolution, dans la mesure où elles sont adaptatives et robustes face aux perturbations environnementales<sup>8</sup>. Ces entités nécessitent donc une prise en compte nouvelle qui rende compte de leur caractère dynamique. De fait, et ainsi que nous l'avons montré, l'ensemble du système symbiotique nécessite d'être considéré comme la référence basique de l'individu en développement. Le problème de la

---

<sup>1</sup> Brown JR (2003) Ancient horizontal gene transfer. *Nat Rev Genet*, 4:121-132.

<sup>2</sup> Dagan T, Martin W (2006) The tree of one percent, *Genome Biology*, 7:118.

<sup>3</sup> Rivera MC, Jain R, Moore JE, Lake JA (1998) Genomic evidence for two functionally distinct gene classes, *Proc Natl Acad Sci USA*, 95:6239-6244 ; Martin W (1996) Is something wrong with the tree of life? *Bio Essays*, 18:523-527.

<sup>4</sup> *Ibid.*

<sup>5</sup> O'Malley MA (2015) Endosymbiosis and its implications for evolutionary theory, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112: 10270–10277.

<sup>6</sup> Handelsman J *et al.* (1998) Molecular biological access to the chemistry of unknown soil microbes: a new frontier for natural products, *Chem Biol*, 5(10):R245-9.

<sup>7</sup> Dupré J (2013) *op. cit.* Chapitre 11.

<sup>8</sup> Oda K, Kitano H (2006) A comprehensive map of the toll-like receptor signaling network, *Mol Syst Biol*, 2:2006.0015.

structure en arbre tient alors au fait qu'elle privilégie un type de relations, vertical, et un type d'entités, celles qui possèdent une cohérence généalogique<sup>1</sup>.

La mise en place d'une structure non généalogique, quelle que soit la forme qu'elle puisse prendre<sup>2</sup> permet de comprendre et illustrer le rôle et la place des micro-organismes dans le développement de l'individu et dans l'évolution. En effet, même en l'absence de transfert latéral de gènes, la branche de la lignée génétique ne peut pas être directement traduite en une branche de lignée cellulaire. Des mutations interviennent à différentes échelles de temps, et il en est de même pour les divisions cellulaires.

Aussi une proposition alternative de modèle consiste-t-elle, pour représenter un système qui inclurait à la fois les microbes à de multiples niveaux et des processus divers de connexions et interactions, en une représentation en réseau, quand bien même une telle représentation reste imparfaite, dans la mesure où elle est incapable de donner une conception autre que statique des processus affectant les entités biologiques<sup>3</sup>. La proposition revient donc à remplacer la structure unidimensionnelle hiérarchique de l'évolution par une structure multidimensionnelle dans laquelle les interactions processuelles entre les entités microbiennes pourraient être modélisées de manière explicite.

Si les représentations en arbre et en réseau s'opposent, l'une représentant la descendance à partir d'un ancêtre commun et l'autre prenant pour fondement une multiplicité, il n'en reste pas moins qu'elles ne sont pas exclusives l'une de l'autre. Un modèle en réseau souligne seulement que toutes les entités qui évoluent ne sont pas nécessairement liées entre elles par des relations généalogiques, comme c'est le cas pour les virus par exemple ou encore les cellules<sup>4</sup>. Il s'agit alors de penser la diversité du vivant dans toute son extension. Dans le cas des symbioses par exemple, les systèmes de transmission qui interagissent pour le développement sont nombreux et différents pour les hôtes et les symbiotes. Du fait de cette

---

<sup>1</sup> Dagan T, Martin W (2006) *op. cit.*

<sup>2</sup> Dupré J, O'Malley MA (2009) *op. cit.* ; Baptiste E *et al.* (2012) Evolutionary analyses of non-genealogical bonds produced by introgressive descent, *Proc Natl Acad Sci U S A*, 109:18266–72; Holland BR, Jermin LS, Moulton V (2006) Improved consensus network techniques for genome-scale phylogeny, *Mol Biol Evol*, 23:848-855 ; Huson DH, DeZulian T, Klöpper T, Steel MA (2004) Phylogenetic supernetworks from partial trees, *IEEE/ACM Trans Comput Biol Bioinform*, 1:151-158 ; Huson DH, Bryant D (2006) Application of phylogenetic networks in evolutionary studies, *Mol Biol Evol*, 23:254-267 ; Rivera MC, Lake JA (2004) The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes, *Nature*, 431:152-155.

<sup>3</sup> Dupré J, O'Malley MA (2009) *op. cit.*

<sup>4</sup> Corel E *et al.* (2016) Network-Thinking: Graphs to Analyze Microbial Complexity and Evolution, *Trends in Microbiology*, 24(3):224-37.

hétérogénéité, l'explication des causes des phénotypes des associations est complexe, notamment si elle est entreprise par les méthodes traditionnelles. Appliquer un modèle en réseau permet de déterminer quels traits proviennent des interactions complexes ainsi que la manière dont ils impliquent les facteurs microbiens, génétiques et épigénétiques<sup>1</sup>.

D'autres propositions, comme celle d'un modèle graphique en cercle<sup>2</sup>, ont été avancées, pour prendre en compte les phénomènes d'endosymbiose et de transfert latéral de gène<sup>3</sup>. Il s'agit par là d'ouvrir la représentation à des entités qui, quoique différentes, pourraient avoir un rôle similaire dans la causalité du réseau, mais également à des entités qui, quoiqu'homogènes, peuvent être impliquées dans des processus causaux différents. Enfin, ce type de modèle permettrait de penser des entités stabilisées et de déterminer les processus, évolutionnaires et développementaux, qui ont rendu cette stabilisation possible. L'un des enjeux de ce modèle est la recherche des mécanismes de stabilisation. Plus fondamentalement, la stabilisation dans le monde microbien indique que les entités sur lesquelles travaillent les scientifiques ne sont que partiellement stables, leur stabilité dépendant des processus qui soutiennent l'intégration fonctionnelle de leurs parties<sup>4</sup>. Ainsi pour John Dupré par exemple, l'individu typique est une collection de cellules de différents types, organisées pour coopérer, maintenir leur structure et reproduire des structures similaires<sup>5</sup>. Un individu est ainsi une communauté intégrée par le biais de son métabolisme qui comprend divers segments de lignées différentes.

Toutefois, si une telle représentation est nécessaire à la conception d'une nouvelle ontologie qui prenne les interactions pour fondement, elle ne suffit pas à les modéliser pleinement, et doit s'accompagner des moyens pour s'abstraire d'une conception statique et représenter les réseaux de causalité. C'est la complexité de ces causes qui doit être pensée pour mettre fin aux difficultés que nous avons soulignées dans les chapitres précédents. En déterminant la fonction de chaque constituant du système étudié, il est alors possible de penser l'intégration du tout et ainsi d'expliquer l'emboîtement des formes qui constituent l'individu en développement.

De plus, afin de modéliser et expliquer les communautés dans leur ensemble ainsi que les facteurs environnementaux qui expliquent le développement, il nous est apparu nécessaire,

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Dagan T, Martin W (2006) *op. cit.*

<sup>3</sup> Rivera MC, Lake JA (2004) The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes, *Nature*, 431:152-155.

<sup>4</sup> *Ibid.*

<sup>5</sup> Dupré J (2013) *op. cit.* Chapitre 9.

comme nous l'avons mentionné auparavant, de ne pas fonder l'individu en développement sur la théorie de l'évolution uniquement. À ce titre, il s'agit pour nous de montrer, dans la suite de ce chapitre, comment les chaînes et réseaux de causalité peuvent être appréhendés pour le développement en lui-même, quand bien même ces définitions s'appliquent aussi aux entités soumises à la sélection naturelle.

## **II. L'analyse de la complexité des interactions causales : un modèle pour penser l'individu en développement**

Ainsi que nous l'avons montré dans ce travail, le constat opéré par certains chercheurs est que la complexité est endémique en biologie et que les modèles qui utilisent seulement une composante causale, comme les effets de la variation génétique par exemple, ou bien un seul niveau d'interactions, ne donnent que des renseignements partiels<sup>1</sup>. À ce titre, l'insistance sur les interactions pour rendre compte de l'individualité biologique prend source dans la pensée des systèmes complexes. Or, c'est à cette complexité qu'il faut s'intéresser afin de caractériser le développement et l'individu de manière opérante.

Pour ce faire, nous définissons, dans cette section, les conditions d'une pensée de la complexité telles qu'elles se sont développées dans l'histoire, ainsi que leurs conséquences sur la prise en compte des fonctions des divers acteurs étudiés. Nous soulignons ensuite les limites de cette conception, et déterminons les ajustements qu'elle requiert pour qu'elle puisse être adaptée aux interactions développementales constitutives de l'individu.

### **II. A. La nécessité d'un pluralisme explicatif**

Si l'individu en développement comprend des interactions dont il faut rendre compte, alors les seuls systèmes explicatifs dans lesquels une telle conception est possible sont les systèmes complexes, entendus comme modèles d'une explication qui considère tous les facteurs causaux à l'œuvre dans l'entité à l'étude. Parce que le développement se définit comme le lieu d'une interconnexion de différentes causes qu'il faut savoir isoler mais aussi relier les unes aux autres, il est nécessaire de l'analyser à partir de modèles adéquats.

---

<sup>1</sup> Mitchell SD (2004) Why integrative pluralism? E:CO Special Double Issue Vol. 6 Nos. 1-2 pp. 81 – 91.

À ce titre, la pensée du complexe s'est fondée à partir du constat de l'inefficacité de certains systèmes explicatifs à rendre raison de la complexité. Il s'est alors agi de fonder une conception mécaniste de la causalité pour déterminer de manière précise le lien entre les différents facteurs à expliquer. Dans ce contexte, une telle pensée mécaniste qui prendrait en compte un lien causal entre les deux parties de l'explication a supplanté l'un des systèmes d'explication les plus utilisés en épistémologie, le modèle déductif-nomologique de Hempel, fondé sur l'idée selon laquelle le lien entre l'*explanans* et l'*explanandum* est sémantique<sup>1</sup>.

Or, l'idée selon laquelle il est nécessaire d'expliquer le lien causal entre chacune des parties de l'entité à expliquer s'applique de manière adéquate aux systèmes manifestant plusieurs connexions dont il faut rendre compte. Dès lors, et ainsi que nous l'avons vu, il est nécessaire dans le cas du développement de l'individu de déterminer les différents facteurs causaux afin d'éviter un réductionnisme qui ne rendrait pas parfaitement raison de la construction de l'individu, mais aussi afin d'éviter la tentation d'une conception holiste qui ferait obstacle à une détermination précise des causes.

Il s'agit donc de pouvoir déterminer de quoi le phénomène dépend. À cet égard, l'objectif n'est plus la constitution de lois, mais plutôt de modèles ayant pour but d'exprimer les relations de dépendance causale de ce qui est modélisé. Avec l'idée de modèle est soulignée l'importance de déterminer les rôles de chaque élément. Une fois les rôles identifiés, il devient possible d'établir de quoi dépend réellement le phénomène correspondant. Il s'agit donc d'établir des responsabilités dans un système. Par là, on cesse de s'intéresser à la réduction des théories les unes aux autres pour s'intéresser aux relations entre le système et ses composants. La question devient celle de la dépendance entre les individus, les systèmes et les composants<sup>2</sup>. L'idée d'une pensée systémique de la causalité apparaît donc comme un outil pertinent pour déterminer les relations et réseaux causaux au sein d'un système donné. Dans le cas de l'individu en développement, elle rendrait possible aussi bien l'isolement des causes que la connaissance de leurs interactions, rendant plus claires les délimitations spatiales et temporelles de l'individu étudié, ainsi que les facteurs qui expliquent la construction de l'individu.

De plus, une conception systémique de la complexité, parce qu'elle permet de délimiter chaque facteur, distingue chacun des niveaux d'explication pertinents pour la connaissance du

---

<sup>1</sup> Hempel CG, Oppenheim P (1948) Studies in the Logic of Explanation, *Philosophy of Science*, XV: 135–175.

<sup>2</sup> Bechtel W, Richardson RC (2010) *Discovering complexity: Decomposition and localization as strategies in scientific research*, Second Edition, Cambridge, MA, MIT Press/Bradford Books.

phénomène étudié. Ainsi, dans de tels modèles, les niveaux d'explication se complètent et donc ne se remplacent pas. Il existe donc un pluralisme explicatif qui permet de déterminer de manière précise les causes à l'œuvre dans le système. Ce pluralisme, loin de constituer une forme d'explication arbitraire, est le gage d'une explication de tous les niveaux d'interactions, dont nous avons vu, dans le cas de l'individu en développement, qu'ils sont nécessaires à une connaissance de l'entité étudiée.

Qui plus est, dans ce type d'explications, le mécanisme n'est pas absolutisé mais plutôt pensé dans son contexte, ce dernier étant nécessaire à l'explication<sup>1</sup>. Dans le cas de la détermination de l'individu en développement, ce type de modèle pourrait ainsi rendre possible la prise en compte des facteurs environnementaux au sens large, incluant les symbiotes, micro-organismes, mais aussi composants abiotiques dans le cas des écosystèmes.

Il s'agit alors de déterminer la nature des interactions et des facteurs qu'il est nécessaire d'étudier. À ce titre, les travaux menés sur les systèmes complexes se sont efforcés, pour la plupart, de caractériser les dispositions des propriétés étudiées afin de rendre compte de la hiérarchie à l'œuvre dans les systèmes étudiés. Il s'est agi de définir les fonctions de chacun des agents du système étudié, le tout formé par les différents niveaux devenant alors délimité par l'intégration de chacune des fonctions.

## **II. B. La complexité dans l'évolution : penser la fonction des agents causaux**

En biologie, la plupart des travaux sur la complexité ont été appliqués, par le biais de la théorie de l'évolution, à la définition du vivant et de ses relations. Il s'agit alors d'expliquer la fonction que chaque composant du système étudié, afin de pouvoir décrire le fonctionnement du système lui-même.

Nous analyserons, dans cette section, la définition classique de l'organisation et de la fonction des systèmes et leur application. Nous montrerons qu'ils peinent à trouver une définition de l'organisation qui puisse s'abstraire de l'idée d'une intentionnalité dans le système, puis analyserons les possibilités offertes pour sortir d'une telle définition des agents causaux.

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

## II. B. 1. Définition des fonctions d'un système

La définition d'une fonction au sein d'un système a donné lieu à une littérature riche sur le sujet<sup>1</sup>, et n'est pas sans poser certaines difficultés<sup>2</sup>. L'analyse fonctionnelle fait sens notamment dans le cas de certaines réalités qui ont une structure hiérarchisée qui se prête à ce genre de décomposition analytique. Plus généralement, dans le cadre des systèmes complexes, il est possible de définir une entité fonctionnelle comme une entité dont la présence contribue à l'auto-régulation de quelque entité à laquelle elle appartient.

Néanmoins, et de manière plus précise, il est possible de distinguer une dimension téléologique<sup>3</sup> – qui vise à expliquer l'existence du trait étudié – et une dimension normative de la fonction – qui vise à expliquer les effets que le trait est supposé produire, dans le présent<sup>4</sup>. La première de ces deux approches définit la fonction par le biais de son histoire causale : les effets passés du trait étudié expliquent sa présence actuelle, et ce causalement<sup>5</sup>. La seconde approche n'explique plus les fonctions par leurs effets, mais la production d'une capacité par l'entité étudiée. Parmi ces définitions se trouve la théorie systémique de Robert Cummins<sup>6</sup> qui affirme que pour rendre raison des relations fonctionnelles, un schéma théorique qui ne soit pas fondamentalement historique est requis. Il propose ainsi la définition suivante d'une fonction : x fonctionne comme un  $\phi$  dans S (la fonction de x dans S est de  $\phi$ ) par rapport à une analyse A de la capacité de S à  $\psi$  si et seulement si x est capable de faire  $\phi$  dans S et A rend compte de manière appropriée et adéquate de la capacité de S à  $\psi$  en faisant appel, pour une part, à la capacité de x à  $\phi$  dans S.

Selon Cummins, on attribue des fonctions lorsqu'on est engagé dans un certain type de processus explicatifs, en particulier dans l'explication d'un système. Dans ce cas, il faut expliquer une capacité de haut niveau  $\psi$  par des relations hiérarchiques de dépendance. Il s'agit alors de tenter de déterminer de quels facteurs dépend la capacité du système à faire quelque

---

<sup>1</sup> Voir Ricqlès A, Gayon J, en collaboration avec Mossio M (Eds.) (2009) *Épistémologie de la catégorie de fonction : des sciences de la vie à la technologie*, Presses Universitaires de France.

<sup>2</sup> Mossio M, Saborido C, Moreno A, Fonctions : Normativité, Téléologie et Organisation, in Ricqlès A, Gayon J, en collaboration avec Mossio M. (Eds.) (2009) *op. cit.*

<sup>3</sup> Buller DJ (1999) *Function, Selection, and Design*, Albany, New York, SUNY Press, 1-7.

<sup>4</sup> Hardcastle VG (2002) On the normativity of functions in Ariew AR, Cummins R, Perlman M (Eds.) *Functions*, Oxford, Oxford University Press, p. 144-156.

<sup>5</sup> Wright L (1973) Functions, *Philosophical Review*, 82, p. 139-168.

<sup>6</sup> Cummins R (1975) functional analysis, *The Journal of Philosophy*, Vol. 72, N° 20, pp. 741-765.

chose. Chaque fois qu'un facteur contribue, par son activité, à expliquer celle du système, il est possible de lui prêter une fonction.

Si ces deux approches de la fonction ne semblent pas exclusives l'une de l'autre, une troisième voie consiste à étudier l'auto-organisation des systèmes et à la définir comme porteuse des caractères téléologiques et normatifs des fonctions<sup>1</sup>. Il s'agit alors d'insister sur le caractère auto-maintenu des systèmes ainsi que sur la différenciation organisationnelle<sup>2</sup>. Dans cette définition, un trait possède une fonction s'il contribue au maintien de l'organisation du système, s'il est produit et maintenu par des contraintes exercées par cette organisation et si le système est différencié – c'est-à-dire si les structures qu'il produit sont différentes et contribuent au maintien du système<sup>3</sup>.

C'est donc l'idée d'une auto-organisation qui semble guider les recherches autour de la notion de fonction, et qui explique le rapprochement entre les études sur ce sujet et celles sur les systèmes complexes, lesquels nécessitent la prise en compte de la fonction de chaque composante du système. Penser la complexité est donc apparu comme indispensable à une conception pertinente et adéquate de l'évolution, cadre théorique duquel a émergé une définition du complexe.

## **II. B. 2. Application aux systèmes complexes : le problème de l'intentionnalité**

Aussi, en biologie de l'évolution, les notions de complexité et de systèmes complexes ont-elles cherché à comprendre l'organisation des systèmes vivants à partir de la notion d'auto-organisation héritée des travaux de Kant<sup>4</sup>, pour qui la notion d'auto-organisation permet de distinguer le vivant de l'inanimé et par là d'expliquer ce qu'est un organisme. Or, s'il semble nécessaire de définir le concept de fonction au sein d'une analyse des systèmes complexes, il n'en reste pas moins que la notion d'auto-organisation pose problème. En effet, comme nous l'avons souligné dans les chapitres antérieurs, une conception qui penserait l'organisme comme tout intégratif et auto-maintenu, héritée de l'organicisme, n'est pas adéquate pour définir

---

<sup>1</sup> Mossio M *et al.* (2009) *op. cit.*

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> *Ibid.*

<sup>4</sup> Fox-Keller E (2007) The disappearance of function from "self organizing systems" In Boogerd FC, Bruggeman FJ, Hofmeyr JHS, Westerhoff HV (Eds), *Systems Biology*, Elsevier.



l'individu biologique, tant parce que qu'elle suppose une intentionnalité dont la définition pose problème, que parce qu'elle n'ouvre pas à la dimension relationnelle en réseau dont nous avons vu qu'elle était indispensable à une conception de l'individu en développement.

Dès lors, les travaux sur les systèmes complexes posent le problème d'un soi qui serait le tout de l'organisation du système. Il s'agit alors de tenter de penser l'organisation d'un système en dehors de l'idée d'un contrôle par une entité directrice dont la définition semble poser problème. Référence est alors souvent faite à une intentionnalité qui permettrait d'expliquer l'idée d'auto-organisation, dans la mesure où elle porterait et étendrait des fonctions qui rendraient possible l'organisation du système.

Dans ce contexte, et pour dépasser les difficultés liées à la définition d'un système intentionnel, Evelyn Fox Keller propose de laisser de côté l'intentionnalité au profit du concept d'agent, un attribut que, selon elle, nous partageons avec beaucoup d'autres organismes, sinon tous. Il s'agit de penser l'individu comme ce qui modèle son environnement et en même temps construit des entités qui étendent sa fonctionnalité et peuvent donc être considérées comme des extensions de lui-même. Les systèmes seraient ainsi modelés par les activités combinées de tous les composants individuels. Ces activités prennent leur source à l'intérieur des composants individuels, mais manifestent leurs effets à l'extérieur, le système définissant un soi composite<sup>1</sup>.

À ce titre, et pour préciser à la lumière de ces réflexions la notion de système complexe, il est notable que, dans ses travaux de 1962 notamment, Herbert Simon avance l'idée d'une évolution par composition comme alternative à la sélection naturelle et à l'auto-organisation : si des systèmes hétérogènes stables, initialement assez simples, fusionnent en des systèmes composites qui sont eux-mêmes stables (chimiquement, mécaniquement, thermodynamiquement), de tels systèmes composites peuvent en retour apporter les bases pour une construction à venir. Par la répétition, le processus donne naissance à une structure hiérarchique et modulaire dont Simon dit qu'elle est la signature des systèmes avec une complexité organisée<sup>2</sup>.

Il s'agit donc pour Simon de mettre l'accent sur la stabilité ou la persistance du système, laquelle insuffle la direction au système. La stabilité ici est celle de systèmes ouverts sur l'extérieur. La complexité organisée manifeste ainsi une architecture de composition

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Simon HA (1962) The architecture of complexity, *Proceedings of the American Philosophical Society*, Vol. 106, No. 6, pp. 467-482.

hiérarchique (ou modularité) dans laquelle un système est composé de sous-systèmes inter-reliés, chacun étant lui-même hiérarchique dans sa structure.

La modularité est alors expliquée en termes de quasi-décomposabilité<sup>1</sup>, représentant l'idée selon laquelle la fréquence des interactions entre les éléments de chaque sous-système doit être deux fois plus grande que celle des interactions entre les sous-systèmes eux-mêmes. Pour Simon, la nouveauté advient dès lors par la composition/combinaison, puis se développe par les nouvelles interactions que la proximité des parties rend possibles. Elle est finalement intégrée par la sélection, sa stabilité relative étant renforcée. Il s'agit donc de définir une stabilité acquise avec un temps suffisamment long pour permettre un processus de co-adaptation mutuelle à travers des forces de sélection<sup>2</sup>. Or, cette définition semble s'appliquer aux phénomènes de symbioses, lesquels manifestent bien une co-adaptation qui peut se mesurer par leur persistance dans le temps.

Qui plus est, Simon rapproche systèmes complexes et développement, pour la similarité des conclusions que l'on peut en tirer : selon lui, les organismes multicellulaires qui se développent ont la même structure hiérarchique ou modulaire que celle des systèmes formés par composition. Or, c'est une telle structure qui permet le potentiel pour une évolution rapide. Dès lors, penser l'individu en développement nécessiterait l'explication de la structure hiérarchique formée par la composition des éléments inhérents à l'entité étudiée. Pour ce faire, il est indispensable de distinguer les propriétés que possèdent les composants et celles qui émergent de leurs interactions. L'individu en développement se fonderait sur une telle émergence<sup>3</sup>.

Une telle conception s'applique alors de manière adéquate au problème des transitions évolutives que nous avons évoqué plus haut dans notre travail. Nous avons vu en effet que le modèle le plus largement utilisé pour penser les événements majeurs de l'évolution est celui des transitions évolutives. Ce modèle, qui a pour but d'expliquer la hiérarchie dans l'organisation du vivant, se fonde sur la manière dont l'information génétique, l'hérédité et la réplication sont organisées. Il explique également les transitions par l'avantage sélectif immédiat qu'elles permettent pour les répliqueurs individuels. L'explication – darwinienne – s'applique à chaque transition et permet la compréhension de nouvelles unités de sélection.

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Wimsatt WC (1974) Complexity and Organization, in Schaffner KF, Cohen RS (eds) *Boston Studies in the Philosophy of Science*, Vol. 20, D. Reidel, Dordrecht, 67–86.

<sup>3</sup> Callebaut W, Rasskin-Gutman D (2005) (eds.) *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*, Cambridge, MIT Press.

On le voit, une telle définition des systèmes complexes et des fonctions qui les composent pose divers problèmes : la notion de fonction semble dans un premier temps difficilement détachable d'une forme d'intentionnalité et de finalité dont la définition pose problème dans la définition de l'individu en développement. De plus, de tels modèles proposent une définition hiérarchique des systèmes, dont nous avons vu qu'elle se prêtait mal à la prise en compte de tous les types d'interactions composant l'individu en développement. Enfin, le problème d'une théorie hiérarchique est qu'elle privilégie de nouveau la multicellularité.

Il est donc nécessaire de substituer à une telle définition un modèle plus dynamique, et qui tiendrait compte à la fois des propriétés dispositionnelles du système telles qu'elles sont définies par les approches que nous venons d'étudier, mais également des propriétés relationnelles de l'individu en développement.

## **II. C. Les limites de cette approche et la perspective métabolique**

Si les systèmes complexes, tels qu'ils ont été pensés par le biais d'une modularité, constituent une base pertinente pour penser les interrelations au sein d'un système, ainsi que les fonctions liées à ce système, il n'en reste pas moins que la modularité telle qu'elle est héritée de la pensée de Simon reste un modèle hiérarchique qui prend pour base les organismes multicellulaires.

À cet égard, il est nécessaire de mettre l'accent sur les propriétés relationnelles d'un tel système afin d'ouvrir la pensée systémique aux réseaux de causes telles que nous les avons définis plus haut. Il s'agit donc à la fois d'insister sur les relations et le caractère dynamique des systèmes en développement.

### **II. C. 1. Les propriétés relationnelles**

Pour penser au plus juste les systèmes complexes, il est donc nécessaire de concevoir les propriétés et les constituants de ces systèmes au sein du système plus large dont ils font partie. Le comportement du tout n'est en effet jamais pleinement déterminé par celui des parties ni pas leurs interactions. À ce titre, il est important de distinguer les différents types de propriétés d'un système, et surtout de souligner que les caractéristiques dont un système dispose ne sont pas seulement déterminées par les propriétés du système.

Nombre de ces propriétés sont en réalité relationnelles, c'est-à-dire qu'elles dépendent aussi des propriétés des systèmes avec lesquelles elles sont en relation, comme l'environnement par exemple<sup>1</sup>. Les capacités d'une chose peuvent donc être considérées comme dépendantes de la relation entre la chose et l'environnement dans lequel elle existe. À cet égard, la biologie des systèmes s'est développée comme un système collaboratif entre plusieurs disciplines afin de proposer des explications intégrant divers processus et diverses causes. Et c'est bien une analyse du développement comme intégration de propriétés relationnelles qu'il est nécessaire de mettre en place afin de déterminer chacune des causes déterminantes dans la construction de l'individualité. La pensée des réseaux signifie que l'on s'intéresse plus aux relations entre les entités qu'aux entités elles-mêmes. Cette conception permet alors de s'abstraire de l'idée d'un soi dont il faudrait expliquer l'intentionnalité en même temps que les fonctions.

Aussi, s'il est possible de distinguer deux grandes orientations dans la biologie des systèmes – une tendance « *bottom-up* », tendance réductive qui entend construire une compréhension plus générale par une intégration graduelle de l'information à partir de données moléculaires, et une tendance « *top-down* » qui insiste sur la nécessité de partir d'un niveau d'organisation plus élevé et donc de principes plus généraux ou lois contraignant le comportement des constituants – la majorité des chercheurs voient la nécessité d'un compromis entre ces deux tendances. Les propriétés des parties requièrent une explication à la lumière d'une approche *bottom-up*, réductive ; mais une approche *top-down* est requise pour comprendre leur comportement réel et pour identifier les capacités qu'il faut expliquer<sup>2</sup>.

Toutefois, le problème, y compris dans une voie qui tiendrait un compromis entre ces deux approches, est que le niveau d'organisation à partir duquel on cherche à décrire le fonctionnement du système doit s'ouvrir progressivement à des structures intermédiaires plus larges encore pour prendre en compte tous les composants qui pourraient rendre raison du système analysé.

La biologie du développement, en tant d'une part qu'elle est une discipline qui s'efforce de répondre à la question de savoir comment un organisme fonctionne, et d'autre part qu'elle rend possible conception de systèmes complexes dans lesquels il s'agit de penser l'intégration d'une individualité augmentée, requiert donc une pensée des systèmes dynamique qui

---

<sup>1</sup> Dupré J (2013) *op. cit.*, chapitre 8.

<sup>2</sup> *Ibid.*

expliquerait les interactions causales et une dépendance mutuelle entre les parties, comme critère disponible pour individuer les entités biologiques<sup>1</sup>.

## II. C. 2. Les systèmes dynamiques

À la lumière des analyses que nous avons faites au début de ce chapitre et dans le chapitre précédent, il est nécessaire de penser la causalité de l'individu en développement à partir d'un niveau qui serait propre au développement d'une part, et qui tiendrait compte à la fois des phénomènes de symbioses et des écosystèmes. À ce titre, Brandon et McShea affirment que tout système peut devenir plus complexe dans le temps<sup>2</sup>. Ils avancent ainsi que dans chaque système évolutionnaire dans lequel on trouve de la variation et de l'hérédité, il existe, en l'absence de contrainte, une tendance à l'augmentation de la diversité et de la complexité. Ils définissent alors la complexité comme le nombre de parties ou degrés de différenciation au sein des parties. Cette définition diffère de la complexité organisationnelle ou fonctionnelle. Elle est une réponse à la question de savoir comment la nature génère la variation sur laquelle la sélection opère. La description permise est alors celle de la structure d'un organisme, et non celle de ses fonctions.

Il s'agit donc de trouver une définition de la complexité qui s'applique à l'idée de la causalité en réseau que nous avons définie plus haut. Dans ce contexte, une perspective métabolique permettrait une conception moins hiérarchique de l'individualité et des transitions et par là moins focalisée sur les multicellulaires. Elle vise à prendre en compte les interactions plus que la hiérarchie. Elle rend raison de la symbiogenèse comme de l'acquisition des mitochondries ou des plastides par exemple. Elle permet également de fournir une explication des phénomènes liés à l'écologie, ce qui n'est pas le cas dans une théorie qui se focalise sur la formation de nouvelles unités de sélection<sup>3</sup>.

Une conception dynamique des systèmes étudiés permet donc d'analyser, en pratique, les avancées conceptuelles permises à la fois par la DST et l'éco-évo-dévo et par les données de la microbiologie, qui affirment que les symbioses sont la règle dans l'évolution et pour le développement. Si l'approche des systèmes complexes a permis de nombreuses avancées dans

---

<sup>1</sup> Sober E (2000) *Philosophy of Biology*, Westview Press.

<sup>2</sup> McShea DW, Brandon RN (2010) *Biology's first law*, The University of Chicago Press.

<sup>3</sup> O'Malley MA, Powell R (2016) Major problems in evolutionary transitions: how a metabolic perspective can enrich our understanding of macroevolution, *Biology & Philosophy*, Volume 31, Issue 2, pp 159–189.

la modélisation des réseaux génétiques en biologie du développement<sup>1</sup>, elle nécessite d'être complétée par une approche multi-niveau qui intégrerait l'explication de phénomènes développementaux qui ne sont pas expliqués par une approche mécanique seule.

À cet égard, les travaux de Sandra Mitchell s'efforcent de définir différents degrés d'interactions entre les causes au sein d'un système. Si les représentations scientifiques sont des idéalizations, elles représentent des caractéristiques partiales et partielles des individus, plus que les individus eux-mêmes en tant qu'agents causaux complexes. Un individu peut ainsi être décrit avec justesse par le biais de différentes théories, suivant le domaine dans lequel on le pense et la manière dont on le pense ; suivant qu'on le pense comme expression phénotypique d'un ensemble de gènes par exemple ou comme membre d'un écosystème. Il ne s'agit donc pas, pour comprendre et définir l'individu, d'unifier chacun des niveaux théoriques disponibles, mais bien de déterminer le niveau d'explication pertinent en fonction du contexte dans lequel l'analyse se place.

L'auteure propose ainsi trois types d'intégration :

1. Les règles mécaniques, qui peuvent être utilisées pour déterminer quantitativement les effets joints des processus causaux indépendants additifs, expliqués par des théories différentes. Ce type d'intégration semble convenir à des causes additives qui opèrent sur les mêmes entités, à des périodes de temps similaires. Il s'agit donc de penser les entités linéaires.
2. L'unification théorique locale, qui consiste à développer des modèles dans lesquels un certain nombre de caractéristiques d'un processus complexe sont modélés conjointement.
3. L'intégration concrète, explicative, qui s'appliquerait aux cas de très haute complexité, lorsqu'un nombre important de facteurs quasi-indépendants participe à la structuration d'un processus biologique, croisant les dimensions spatiales et temporelles ainsi que les disciplines. C'est le cas des écosystèmes complexes par exemple<sup>2</sup>.

Dès lors, il devient possible de prendre un compte de manière précise chacun des facteurs causaux à l'œuvre dans le développement de l'individu, afin de définir l'individu étudié. Qui plus est, si une telle définition peut être propre aux systèmes en développement, elle n'est toutefois pas incompatible avec une approche évolutionnaire de la complexité.

---

<sup>1</sup> Jaeger J *et al.* (2015), *op. cit.*

<sup>2</sup> Sandra D Mitchell (2004) *op. cit.*

En effet, l'idée d'une biologie évolutionnaire des systèmes, qui permettrait la combinaison des modèles mécaniques et d'une structure évolutionnaire multi-niveau, constitue un outil pertinent pour penser le dynamisme des systèmes développementaux tels que nous les avons définis<sup>1</sup>. Une telle perspective permet en outre de mettre fin à la dichotomie entre causes prochaines et causes ultimes<sup>2</sup> développée par Mayr, puisqu'elle rapproche les questions mécaniques posées par la physiologie et le développement des questions évolutionnaires<sup>3</sup>. Le but d'un tel système explicatif est alors de combiner l'explication et la prédiction, en modélisant les mécanismes étudiés à la lumière de la temporalité évolutionnaire dans laquelle ils opèrent<sup>4</sup>.

Elle permet de dépasser les limites des méthodes comparatives traditionnelles aux niveaux moléculaire ou morphologique. En effet, le constat opéré est qu'il est nécessaire de déterminer la manière dont les systèmes étudiés interagissent entre eux et ce à différentes échelles, que ces systèmes soient définis au niveau de l'organisme ou de l'environnement. Une telle conception est, ainsi que nous l'avons vu, un prérequis nécessaire à la détermination des causes et à leur modélisation<sup>5</sup>. Elle sous-tend également une détermination claire des éléments pertinents pour le système.

Il devient par là possible de penser les différents niveaux d'organisation d'un système en les expliquant à la lumière des différentes échelles de temps, de manière à inclure les divers niveaux d'héritabilité manifestés par le modèle<sup>6</sup>. Mais il devient possible également de mesurer le rôle de l'environnement sur le développement, afin de penser l'écologie, le développement et l'évolution ensemble<sup>7</sup>.

L'une des approches proposées par Johannes Jaeger consiste notamment à prendre pour objet d'étude la configuration spatiale de divers systèmes développementaux dans leur environnement respectif, afin de comprendre au plus juste l'évolution des systèmes développementaux. Cette approche n'a toutefois pas pour but de mener à une seule théorie, qui pourrait être ensuite universalisée. Elle corrobore une conception pluraliste des méthodes et *a fortiori* des systèmes étudiés.

---

<sup>1</sup> O'Malley MA, Soyer OS, Siegal ML (2015) A Philosophical Perspective on Evolutionary Systems Biology, *Biol Theory*, 10:6–17.

<sup>2</sup> Mayr E (1961) *op. cit.*

<sup>3</sup> Laland KN *et al* (2013) Niche construction, innovation and complexity, *Environmental Innovations and Societal Transitions*, 11.

<sup>4</sup> Papp B *et al*, (2011) Systems-biology approaches for predicting genomic evolution, *Nat. Rev. Genet.*, 12, 591–602.

<sup>5</sup> Jaeger J *et al.* (2015) *op. cit.*

<sup>6</sup> Crombach A *et al.* (2012) Efficient Reverse-Engineering of a Developmental Gene Regulatory Network, *PLOS*.

<sup>7</sup> Jaeger J *et al.* (2015) *op. cit.*

C'est notamment ce pluralisme, et les possibilités heuristiques qu'il porte, sur lequel nous insisterons dans la dernière section de ce chapitre, qui tire les conséquences de ces analyses pour la définition du concept d'individu.

### **III. Conséquences sur le concept d'individu biologique**

L'étude des causes du développement à travers les systèmes complexes, compris comme la voie d'une explication relationnelle des facteurs causaux qui constituent l'individualité permet donc à la fois de définir les interactions constitutives de l'individu en développement, mais aussi les différents niveaux auxquels il est pertinent de définir l'individu.

Aussi ces analyses conduisent-elles à deux idées, que nous développerons dans la section suivante :

1. Ce qu'est un individu dépend de la connaissance des interactions au sein du système étudié.
2. L'individu est un concept pluriel dont la pluralité dépend, entre autres, de la théorie à partir de laquelle il est étudié.

#### **III. A. L'individu en développement comme ensemble d'interactions**

Nous avons souligné le fait que nombre des études menées pour ouvrir l'individu aux relations qui le constituent portaient des théories existantes pour les appliquer, dans un second temps et plus largement, aux communautés voire aux écosystèmes. Nous avons montré les insuffisances de ces méthodes et la nécessité, pour repenser l'individu biologique, d'adopter le point de vue des communautés et écosystèmes, niveau pertinent lorsque l'on analyse le développement. En étudiant la complexité des causes à travers la biologie des systèmes, il apparaît donc possible de fonder un concept d'individu qui dépende de la connaissance des interactions qui le constituent.

À la lumière de ces analyses, il est alors possible de considérer l'individualité comme un ensemble dont la reconnaissance dépendrait du savoir relatif aux interactions qui le constituent. Le problème de l'individualité biologique devient donc celui de savoir ce qui, au sein d'un ensemble, interagit de manière cohésive ou non. À ce titre, il devient possible de constituer un concept d'individu qui premièrement ne fasse pas de l'organisme un individu typique et deuxièmement ne soit pas d'abord fondé sur un critère évolutionnaire, quand bien même un ensemble pourrait constituer une unité de sélection. Il devient possible d'appliquer le



concept d'individu en développement à des entités, tels que les écosystèmes, qui ne sont pas affectées par la sélection naturelle comme le sont les communautés par exemple. En effet si, comme nous l'avons montré, certains critères de définition de l'individualité soulignent la possibilité d'une sélection au-delà du niveau de l'organisme, en s'efforçant de penser les rapports entre la coopération et le conflit au sein des communautés étudiées, reste qu'une sélection au-delà du niveau de l'espèce est difficile<sup>1</sup>, notamment du point de vue de la détermination de la *fitness* des communautés<sup>2</sup>. Quant aux écosystèmes, la présence, dans leur constitution d'éléments abiotiques, rend difficile leur considération en termes d'unités de sélection, puisque la sélection ne s'applique pas *stricto sensu* à ces éléments.

À partir de l'idée selon laquelle la question des écosystèmes doit être prise en compte par une conception de l'individualité, Philippe Huneman propose, en se fondant sur la théorie des systèmes complexes proposée par Simon, et plus spécifiquement sur le concept de quasi-indépendance<sup>3</sup>, un concept faible d'individualité, qui dépendrait de la théorie disponible pour analyser le système étudié. En effet, les interactions qui définissent l'individualité et leur importance ne peuvent être déterminées qu'à partir d'une théorie qui définira ce qu'il importe de compter comme interaction ayant du poids ou non. La définition qu'il donne du « concept faible » s'apparente donc à un schéma formel permettant d'isoler un ensemble d'interactions qui définirait l'individu dans le domaine étudié<sup>4</sup>.

Or sur la base de l'idée selon laquelle l'individu biologique dépendrait de la connaissance, au sein d'un domaine, des interactions qui le constituent, et en s'appuyant sur l'idée selon laquelle mesurer les interactions permet de souligner la cohésion d'un système et de déterminer les causes du système, il est possible de formuler un concept d'individu qui s'appliquerait aux communautés et écosystèmes, même si la sélection n'opère pas sur tous les éléments. Il s'agit alors de montrer qu'au sein d'un ensemble d'interactions entre des entités, certaines sont plus cohésives que d'autres. La robustesse du système permettrait alors d'expliquer la persistance de l'individu dans le temps.

---

<sup>1</sup> Damuth J, Heisler IL (1988) Alternative formulations of multilevel selection, *Biology and Philosophy*, Volume 3, Issue 4, p. 407–430.

<sup>2</sup> Huneman P (2014) Individuality as a theoretical scheme, *Biological Theory*, Volume 9, Issue 4, p. 361–373.

<sup>3</sup> Simon H (1980) *The sciences of the artificial*, Cambridge, MIT Press. L'idée de quasi-indépendance affirme qu'étant donné un système, un sous-système est quasi-indépendant si les interactions entre ses composants sont plus fortes que celles entre les éléments extérieurs.

<sup>4</sup> Huneman P (2014) *op. cit.*

À titre d'exemple, les études menées sur le microbiome adoptent un point de vue écologique, dans lequel toutes les interactions et tous les composants sont étudiés afin de caractériser certains processus et certains traits de l'individu en développement. Il s'agit donc, dans cette perspective, de partir de l'idée selon laquelle l'individualité comporte nécessairement plusieurs niveaux<sup>1</sup>, et de celle selon laquelle la détermination des réseaux de relations qui la constituent représente le critère par lequel il est possible de la définir.

On le voit, en mettant l'accent sur l'interaction, cette définition ouvre également à la question des frontières spatiales et temporelles de l'individu, dans la mesure où elle doit distinguer les différents interactants, leur position, l'échelle de temps dans laquelle ils agissent. Mais cette définition implique également un pluralisme, le concept d'individu dépendant à la fois du système d'interactions étudiés et de la théorie à partir de laquelle il est étudié.

### **III. B. L'individu pluriel**

En définissant l'individualité à partir des interactions qui la constituent, on voit que ce qu'est un individu est hétérogène, puisqu'il peut changer en fonction de la manière dont sont envisagées les interactions, et donc de la théorie à partir de laquelle les recherches sont entreprises. L'individu biologique serait donc pluriel, mais la pluralité, loin d'être le signe d'une absence de fondement, tiendrait davantage aux voies par lesquelles les interactions fondatrices de l'individu seraient étudiées.

À cet égard, le développement prend en considération ces interactions, à tous niveaux. Durant le processus développemental tel que nous l'avons défini, des individus transitoires existent. De fait, en étudiant les ensembles de cellules impliqués dans le développement ou encore les processus environnementaux, épigénétiques, symbiotiques, le développement manifeste des variables propres à distinguer les individus. Cela permet de comprendre l'emboîtement de l'individu ainsi que les formes transitoires qu'il peut revêtir. Il devient alors possible de prendre en compte à la fois les entités non stabilisées, et qui ne sont en général pas considérées comme des individus, mais aussi les individus stabilisés, en fonction de la robustesse du système et de leur permanence dans le temps. Ces individus stabilisés sont alors considérés comme des unités de sélection, le critère des interactions et celui de la sélection trouvant ici un point d'accord.

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

De fait, si le concept d'individu tel qu'il est traditionnellement pensé ne nous est pas apparu comme étant fondateur d'une définition du développement, le développement, et les interactions qu'il comporte représentent une théorie efficace à partir de laquelle il est possible de fonder un concept d'individu qui tienne compte de l'ouverture à l'environnement et aux interactions avec des facteurs biotiques et abiotiques. Autrement dit, la causalité développementale permettant de penser les transitions constitutives de l'individualité dans toute l'extension de leur milieu, elle devient le lieu privilégié d'une définition précise du concept, propre au développement, mais compatible, voire complémentaire avec la définition évolutionnaire de l'individu. Dans le contexte de ces analyses, les traits de l'individualité ne sont pas réduits aux facteurs génétiques qui les causent, mais d'un autre côté, une détermination des causes et de leurs connexions devient possible, qui ne soit pas holiste et donc difficile à tenir dans la pratique.

### **III. C. Conclusion**

De l'idée selon laquelle il est nécessaire de penser l'individu en développement à partir des interactions et de refonder une ontologie et un cadre théoriques nouveaux pour embrasser ces définitions, il nous est apparu nécessaire de repenser la complexité des systèmes en développement à travers une conception en réseau ou « métabolique », qui éviterait à la fois les travers d'une définition hiérarchique de la complexité et d'une conception centrée sur les multicellulaires.

En repensant une horizontalité des systèmes complexes, et en prenant pour fondement la variation du vivant plus que son intégration fonctionnelle, il devient possible de s'abstraire d'une conception des systèmes comme auto-organisés et de mettre en place une analyse relationnelle des propriétés étudiées.

Qui plus est, une telle analyse permet non seulement de mettre fin au primat de l'organisme comme individu typique, définition dont nous avons vu qu'elle ne s'accordait pas avec les conséquences des travaux menés en microbiologie, mais aussi d'inclure, dans la définition de l'individu, des éléments traditionnellement rejetés de l'individualité parce que la sélection naturelle ne semble pas opérer sur eux. Cette définition intègre ainsi les écosystèmes, dont la biologie du développement détermine la formation. Les conséquences de l'analyse du développement à travers la microbiologie et les symbioses conduisent donc à la définition d'un individu pluriel, dépendant de la connaissance des interactions qui le constituent.

Aussi s'agit-il, dans un dernier temps, de compléter ce schéma théorique par une refonte des modèles à partir desquels le développement est conçu. En effet, si la microbiologie, et plus spécifiquement les symbioses, nous permettent de repenser l'individu en développement sur la base des interactions multiples qui le constituent, alors microbes et symbioses constituent les modèles à partir desquels la biologie du développement peut trouver une impulsion nouvelle. C'est cette question que nous analyserons dans le dernier chapitre de ce travail.



# Chapitre 7. Repenser les modèles du développement : le cas des bactéries

## *Wolbachia*

L'accent mis sur les interactions pour penser l'individu en développement nécessite de modifier les outils à travers lesquels le développement est expliqué. Si la prise en compte des interactions à travers la pensée des systèmes est l'un des moyens de cette refonte, s'y ajoute la nécessité de modifier les modèles à travers lesquels est pensé l'individu en développement.

En effet, d'un point de vue épistémologique, la notion de modèle est importante, en ce qu'elle révèle les partis-pris adoptés en matière de représentation. D'un point de vue expérimental, elle souligne la nécessité de s'entendre autour de certains critères de définition des modèles, afin de rendre la pratique la plus aisée possible. Dans les deux cas, il est nécessaire de s'accorder aussi sur des compromis qui rendent le choix des modèles irrémédiablement discutable.

Nous analysons ici la définition du concept d'organisme modèle en général, puis en biologie du développement plus particulièrement, ce qui nous conduit à mettre en évidence, dans le domaine du développement, la prépondérance, parfois implicite, du critère de manipulation des modèles sur le critère de la représentation. Nous proposons de réévaluer la pertinence des modèles microbiens et montrons que cette analyse permet d'étendre la représentativité des modèles tout en conservant une manipulation aisée.

Nous étudions ainsi les possibilités offertes par les micro-organismes pour analyser les processus développementaux tels que le contrôle du noyau, la différenciation et les comportements développementaux.

Nous soutenons donc qu'il est nécessaire de mettre en place une analyse multi-niveaux qui tienne compte de tous les modèles, analyse qui doit ensuite s'ouvrir à une prise en compte des phénomènes de symbioses. Ce faisant, nous interrogeons, à partir de l'exemple des symbioses à *Wolbachia*, la possibilité pour des associations symbiotiques de constituer de bons modèles pour l'étude des interactions développementales, dont nous avons vu qu'elles doivent constituer le fondement même des recherches sur l'individu en développement. L'analyse des mécanismes manifestés par ce système modèle permet alors de souligner que les interactions symbiotiques ouvrent la représentativité des modèles et rendent possible une extension des connaissances sur l'individu en développement.

## I. Les biais impliqués par l'approche « organisme modèle » du développement

Si l'étude de l'individu en développement à travers le prisme des symbioses et plus largement des apports de la microbiologie permet de remédier aux différents travers rencontrés en biologie du développement, comme le macrobiocentrisme et le substantialisme, et si une autre approche de la causalité, qui rendrait compte de la complexité des systèmes individuels, rend possible une détermination plus précise de l'individu en développement à travers les interactions qui le constituent, il est nécessaire de compléter la réflexion sur l'individu en développement par une refonte des modèles utilisés dans ce domaine.

En effet, les organismes modèles utilisés pour l'étude des mécanismes ou processus d'un domaine donné constituent les fondements empiriques et épistémologiques à partir desquels la discipline en question se forme et se développe. À cet égard, le choix des organismes modèles est capital pour guider les recherches présentes et futures<sup>1</sup>. Or, les modèles en biologie du développement se focalisent sur des organismes multicellulaires, lesquels ne permettent pas de rendre compte de toute la diversité des entités qui se développent d'une part, et laissent de côté la question de l'environnement et des symbioses d'autre part.

Si la littérature sur les organismes modèles est importante et si elle souligne dans une large mesure les différentes critiques que l'on peut adresser au concept même de modèle d'une part, et aux modèles utilisés dans les différentes disciplines d'autre part, l'approche d'une discipline par les modèles qu'elle utilise permet néanmoins souligner les difficultés que pose le choix de certains types de représentation, et de réfléchir à l'impact d'un changement de modèle sur la pratique de la science.

Interroger les modèles utilisés en biologie du développement permet d'interroger les présupposés de la discipline. En effet, l'approche par organismes modèles a été déterminante en biologie du développement et a conduit la discipline vers la recherche de principes communs généraux, voire universels, du développement. Pour autant, les progrès permis par une telle approche ne sont pas exempts de présupposés qu'il est nécessaire de discuter. Nous voudrions montrer dans cette section que les organismes modèles utilisés en biologie du développement ont favorisé une définition du développement centrée sur les organismes multicellulaires d'une

---

<sup>1</sup> Burian RM (1993) How the choice of experimental organism matters: Epistemological reflections on an aspect of biological practice, *Journal of the History of Biology*, 26(2), 351–367.

part, et sur certains mécanismes du développement d'autre part, qui doivent être complétés par d'autres phénomènes et processus. Nous montrerons également qu'un changement de perspective sur les modèles, ou tout au moins une ouverture de la discipline vers d'autres modèles, permet à la fois une méthode de recherche plus fructueuse et une nouvelle définition du développement ainsi que du domaine de recherche attenant.

En effet, c'est dans le contexte physiologique de la biologie du développement que l'approche « système modèle » a émergé. Dans la tradition anatomique, le choix de l'organisme était dominé par les questions particulières posées et la disponibilité de l'organisme en question. Dans beaucoup de cas, la disponibilité saisonnière de l'organisme dictait le choix des chercheurs<sup>1</sup>. Avec l'émergence de la physiologie, la variété qui se trouve dans la nature devait être diminuée pour que les populations testées soient aussi semblables que possible. Cette identité des populations était une précondition nécessaire pour effectuer des expérimentations contrôlées et pour comparer les résultats dans les différents laboratoires. C'est pour cette raison également que les animaux commencèrent à être croisés dans les laboratoires.

Très peu d'organismes sont cependant capables de se développer en laboratoire<sup>2</sup>. Aussi de tels organismes sont-ils choisis notamment pour leur aptitude à se développer en dehors de toute influence environnementale. L'oursin, le vers plat, et les grenouilles par exemple font partie de ces organismes dont le développement ne nécessite pas de conditions environnementales complexes. Certains peuvent se développer directement dans l'eau de mer, d'autres n'ont même pas besoin d'être nourris pour se développer normalement. De même, le poulet a toujours constitué un bon organisme modèle dans la mesure où ses œufs contiennent en eux-mêmes toutes les données environnementales dont ils ont besoin, et parce que la domestication a rendu leur temps d'incubation à la fois rapide et uniforme<sup>3</sup>.

Aussi, l'influence de l'environnement ainsi que les signaux environnementaux ont-ils été progressivement exclus du contexte physiologique de l'embryologie. De plus, si la tradition physiologique du développement a amorcé l'étude de ce dernier à travers des systèmes modèles, c'est l'entrée de la génétique du développement qui a systématisé cette pratique, choisissant les modèles en fonction des mécanismes génétiques analysés.

---

<sup>1</sup> Gilbert SF (2003) *op. cit.*

<sup>2</sup> Bolker JA (1995) Model systems in developmental biology, *BioEssays* 17(5):451-455.

<sup>3</sup> Gilbert SF (2003) *op. cit.*; Bolker JA (1995) *op. cit.*; Gachelin G (éd.) (2006) *Les organismes modèles dans la recherche médicale*, Paris, PUF.



## **I. A. Le problème de la représentation des organismes modèles**

Parmi les problèmes épistémologiques que pose la notion de modèle se trouve celui de la représentation des organismes modèles. En effet, les organismes choisis sont supposés représenter des groupes plus larges, dont ils partagent les mécanismes, lesquels, une fois analysés, peuvent être appliqués plus largement. Or, le problème de la représentation s'est confronté, dans l'histoire de la biologie, et plus spécifiquement de la biologie du développement, à celui de la manipulation des modèles choisis.

Notre thèse est ici que la substitution du critère de la manipulation à celui de la représentation a coupé la recherche en biologie du développement de certains modèles qui sont pourtant pertinents pour l'analyse des étapes du développement. Nous interrogerons dans cette section les problèmes liés à ce parti-pris épistémologique et en étudierons les conséquences.

### **I. A. 1. De la généralité des étapes du développement**

Une hypothèse courante à propos des organismes modèles du développement est qu'ils représentent des groupes d'animaux plus grands. Une source de confiance pour traiter les organismes modèles comme exemplaires provient d'une inférence inductive à partir de la découverte de modèles de conservation de certains phénomènes développementaux au cours de l'évolution. Si tous ou la plupart des organismes modèles des métazoaires partagent des caractéristiques développementales, alors tous ou la plupart des métazoaires partageront ces caractéristiques<sup>1</sup>.

Par l'approche organisme modèle, les biologistes du développement ont donc souligné la possibilité de mettre en lumière des principes généraux du développement, qui, trouvés au sein d'un organisme modèle, traduiraient la présence de ces principes chez les autres organismes. Cette idée selon laquelle le développement pourrait recouvrir des principes généraux est notamment sous-tendue par l'existence d'étapes de base dans le développement des vertébrés par exemple. Ces étapes ont été étudiées à partir de la grenouille *Xenopus laevis*, organisme modèle du développement. Chez cet organisme, l'œuf non fécondé est une cellule de taille importante comportant une région supérieure (le pôle animal) et une région inférieure

---

<sup>1</sup> Bolker JA (1995) *op. cit.*; Love, AC, Travisano M (2013) Microbes modeling ontogeny, *Biology & Philosophy* 28: 161–188.

(pôle végétal). Après la fécondation de l'œuf et la fusion des noyaux mâle et femelle, commence le clivage, c'est-à-dire les divisions mitotiques pendant lesquelles les cellules ne grossissent pas. À mesure des clivages successifs, les cellules deviennent donc de plus en plus petites. Au terme d'environ douze cycles de divisions, l'embryon, ou *blastula*, consiste donc en un grand nombre de petites cellules en interaction les unes avec les autres, et dont certaines sont déjà en partie spécifiées, comme les futurs types tissulaires par exemple. Se forment ainsi le mésoderme, l'endoderme et l'ectoderme, ce dernier formant à la fois l'épiderme de la peau et le système nerveux, et les deux autres étant destinés à former les organes internes<sup>1</sup>.

Durant l'étape suivante, appelée gastrulation, l'endoderme et le mésoderme, qui se situaient à la surface de l'embryon, se déplacent vers l'intérieur et établissent la structure générale du corps du têtard. Peu après la gastrulation, l'ectoderme forme un tube (le tube neural) qui donne naissance au cerveau et à la moelle épinière. Dans le même temps, d'autres organes sont spécifiés à l'endroit où ils doivent se trouver mais se développeront seulement lors de l'organogenèse, où des cellules spécialisées comme les muscles, le cartilage ou les neurones, se différencient<sup>2</sup>.

Ainsi, l'existence d'étapes du développement pouvant être généralisées à d'autres organismes a favorisé l'idée selon laquelle il existerait de grands principes du développement, sous-tendus par des mécanismes moléculaires, et qui pourraient servir de point de départ à une théorie générale du développement, représentative pour un grand nombre d'organismes.

## **I. A. 2. Le problème de la représentation**

Or, l'approche par organisme modèle souligne l'extension de la représentativité des mécanismes du développement chez certains organismes vers une partie des autres organismes. En effet, la notion d'organisme modèle renvoie à l'idée d'organismes façonnés, modifiés, en vue d'une recherche, c'est-à-dire préparés en laboratoire à certaines conditions d'expérimentation. Elle renvoie également à la notion de simplicité d'utilisation. L'organisme étudié est un bon modèle pour l'étude de tel organisme ou tel phénomène s'il est suffisamment « simple », c'est-à-dire si sa manipulation et sa préparation en laboratoire sont aisées et

---

<sup>1</sup> Gilbert SF (2013, 1985) *op. cit.*

<sup>2</sup> *Ibid.*

permettent de réduire ses caractéristiques singulières, et ce en vue de recherches qui offriront la possibilité d'une extrapolation des résultats à d'autres organismes<sup>1</sup>.

Cette notion renvoie aussi à l'étude systématique d'un groupe de phénomènes dans le but de soumettre la représentation du vivant à une forme de rationalité tendant vers l'universalité, et qui suppose l'idée d'organismes standardisés dont le génome a fait l'objet d'un programme de séquençage exhaustif. Ainsi en est-il par exemple des drosophiles utilisées par les généticiens, et plus récemment par les biologistes du développement, dont les caractéristiques génétiques ainsi que le contrôle de l'environnement sont maîtrisés grâce aux programmes de séquençage du génome. Or, si la standardisation génétique n'est pas, au départ, absolument nécessaire à la définition d'un organisme modèle, elle représente néanmoins un atout pour minimiser la variabilité individuelle et ainsi permettre une généralisation des résultats à d'autres organismes, de sorte que l'acceptation moderne de la notion d'organisme modèle en fait un critère important<sup>2</sup>.

Ainsi est-il possible de distinguer deux plans de définition du concept : un plan technique, renvoyant à la standardisation, et un plan épistémique, renvoyant à la possibilité pour le modèle en question d'offrir des perspectives de connaissance biologique qui vont au-delà de lui-même. Ce second plan de définition implique souvent la standardisation et de fait une certaine simplicité dans l'étude des organismes en question.

À ces éléments de définition s'ajoute une autre distinction qui vient préciser le concept. En effet, le langage usuel utilise deux tournures de phrases pour parler de modèle : « modèle de » et « modèle pour » (*model of / model for*). Il n'existe pas véritablement de règle dans l'utilisation de l'un ou de l'autre terme, mais la distinction entre les deux renvoie à l'idée qu'un modèle peut jouer deux rôles : le « modèle de » représente une classe de phénomènes de manière vraiment générale là où le « modèle pour » ou « pour l'étude de », renvoie à un instrument quasi indépendant qui peut être utilisé pour concevoir de nouvelles expériences, poser de nouvelles questions et guider de nouvelles sortes de manipulations sur le système lui-même<sup>3</sup>. Les deux tournures renvoient donc à une forme de représentation différente, la première étant une représentation large là où la seconde cible des mécanismes plus précis.

Dans tous les cas, le concept d'organisme modèle entraîne la mise de côté de certains paramètres d'études, soit parce qu'il recherche une représentativité générale qui favorise des

---

<sup>1</sup> Gachelin G. (éd.) (2006) *op. cit.*

<sup>2</sup> Gayon J (2006) Les organismes modèles en biologie et en médecine In Gachelin G. (éd.) *op. cit.*

<sup>3</sup> Fox-Keller E (2002) *op. cit.*

mécanismes standards, soit parce qu'il cherche une manipulation simple, se coupant ainsi de certains phénomènes ou mécanismes. Or, dans le cas du développement plus particulièrement, cette conception favorise des biais de recherches qui ont des conséquences à la fois sur la définition du développement et sur celle de l'individu en développement.

## I. B. Manipulation *versus* représentation

Du point de vue plus particulier du développement en effet, on sait que la plupart de la recherche en biologie du développement est réalisée sur un nombre restreint d'organismes que l'on peut facilement contrôler génétiquement, manipuler, ou encore qui ont trait à la biomédecine humaine. Les exemples les plus fréquents d'organismes modèles en développement sont la souris *Mus musculus*, la mouche *Drosophila melanogaster* ainsi que le ver *Caenorhabditis elegans*. Mais plus généralement, il existe six modèles standard du développement (*C. elegans*, *Drosophila*, *Brachydanio*, *Xenopus*, *Gallus*, et *Mus*)<sup>1</sup>. La question de savoir dans quelle mesure il est pertinent de concentrer autant d'efforts de recherche sur un si petit nombre d'organismes fait toujours débat mais il existe un consensus autour de l'idée selon laquelle ces modèles sont clairement identifiables en tant que tels. L'une des raisons généralement données pour justifier le choix d'un modèle est que l'investissement déjà réalisé sur ces modèles les rend plus attractifs que d'autres organismes proches mais dont on ne sait rien ou seulement peu de choses. De plus, il est souvent avancé que les techniques de manipulation moléculaire disponibles pour ces organismes viennent contrebalancer le problème des biais impliqués dans leur choix<sup>2</sup>.

Les critiques ont ainsi questionné la mesure dans laquelle les modèles utilisés étaient représentatifs des autres espèces, notamment parce qu'il existe un biais concernant la manière dont ils sont choisis, comme le développement rapide et le temps court de génération, et parce qu'il existe des présomptions sur la conservation des fonctions des gènes et des réseaux de régulation. Par exemple, *C. elegans* n'est pas représentatif des nématodes en termes de formation de patrons et de spécification des cellules<sup>3</sup>, et il y a des divergences sur les rôles

---

<sup>1</sup> Slack JMW (2006) *op. cit.*

<sup>2</sup> Slack JMW (2006) *op. cit.*; Love AC, Travisano M (2013) *op. cit.*

<sup>3</sup> Shulze J, Schierenberg E (2011) Evolution of embryonic development in nematodes, *EvoDevo* 2:18.

fonctionnels supposément conservés des gènes *Hox* dans le développement des différents tissus<sup>1</sup>.

Une réponse à cette critique est qu'il existe des mécanismes génétiques centraux qui sont conservés et partagés par tous les métazoaires, même s'il y a des différences radicales dans les phénomènes développementaux<sup>2</sup>. Slack liste ainsi trois couples de catégories de représentation pour un organisme modèle : la disponibilité et le coût, l'accès (la facilité à obtenir toutes les étapes du développement) et la micromanipulation, et enfin les cartes génétiques et génomiques<sup>3</sup>. Si l'on compare les avantages et inconvénients des modèles actuellement utilisés, une idée semble se dessiner : la facilité de manipulation contrebalance les problèmes de représentativité. Les outils de la biologie moléculaire sont méthodologiquement réductionnistes, et ces méthodes réductionnistes se sont avérées efficaces pour examiner les relations causales complexes de l'ontogénie.

Aussi pour comprendre le primat, parfois implicite, du critère de manipulation dans le choix des organismes modèles du développement, est-il possible de distinguer entre organisme exemplaire et substitut (*surrogate*)<sup>4</sup>, le premier servant à la recherche de base en exemplifiant un groupe plus large et le second correspondant aux modèles faits pour donner un accès expérimental indirect à des phénomènes sinon inaccessibles (comme les modèles murins pour les maladies psychologiques humaines telles que la schizophrénie par exemple). Or, la plupart des biologistes du développement considèrent leurs modèles comme des exemples et non des substituts, bien qu'il semble que le critère de manipulation ait pris le pas, dans le choix des modèles, sur celui de la représentation.

Le problème de la représentativité des organismes modèles en biologie du développement tient donc en partie au fait que les modèles ne prennent pas en compte les facteurs environnementaux dont nous avons vu qu'ils étaient pourtant déterminants pour le développement. Ce faisant, ils omettent également une partie des organismes qui se développent, tels que les organismes unicellulaires. C'est pourquoi il est nécessaire de nous interroger, dans la section suivante, sur la pertinence de considérer les micro-organismes

---

<sup>1</sup> Zhao Y, Potter SS (2002) Functional comparison of the *Hoxa4*, *Hoxa10* and *Hoxa11* homeoboxes, *Developmental Biology* 244:21-36.

<sup>2</sup> Ankeny RA, Leonelli S (2011) What's so special about model organisms? *Studies in History and Philosophy of Science* 42:313-323.

<sup>3</sup> Gayon J (2006) *op. cit.*

<sup>4</sup> Bolker JA (2009) Exemplary and surrogate models: two modes of representation in biology, *Perspectives in Biology and Medicine* 52(4):485-499.

comme modèles pour le développement afin de penser une nouvelle conception des processus développementaux, qui inclurait l'environnement et les symbioses.

## **II. Les micro-organismes comme modèles en biologie du développement**

Dans cette section, nous montrerons que l'hypothèse selon laquelle les micro-organismes pourraient constituer de bons modèles pour penser le développement, entendu comme interaction de phénomènes causaux divers incluant ceux de l'environnement, est à la fois possible et nécessaire. Nous interrogerons les moyens d'une telle conception, puis montrerons en quoi les phénomènes de symbioses semblent pertinents et paradigmatiques pour étudier le développement et en forger une nouvelle conception.

Nous avons vu que l'utilisation systématique, en biologie du développement, d'organismes modèles sur lesquels les données disponibles étaient nombreuses avait été critiquée, notamment dans la mesure où les organismes en question n'étaient pas nécessairement représentatifs des autres organismes ou espèces. Le critère de la facilité de manipulation venait alors contrebalancer celui de la représentation. Si l'on ajoute à l'idée d'une primauté du critère de manipulation le fait que l'une des raisons les plus citées pour le choix d'un organisme modèle est la conservation de mécanismes cellulaires et génétiques, et non de phénomènes développementaux, et qu'il faut donc distinguer entre une représentation concernant les phénomènes développementaux et une représentation concernant les mécanismes cellulaires et génétiques<sup>1</sup>, alors il est possible de penser que les organismes unicellulaires peuvent constituer de bons modèles pour l'étude de certains mécanismes du développement.

Dans cette perspective, une approche multi-niveau qui utiliserait des modèles multicellulaires et unicellulaires pour comprendre le développement, suivant les mécanismes et phénomènes à étudier, est pertinente<sup>2</sup>. En effet, les unicellulaires, du fait de la simplicité de leur manipulation, peuvent servir de modèles pour comprendre certains mécanismes et le niveau de la microbiologie peut ainsi s'avérer pertinent dans le but d'éclairer certains processus. Une telle approche multi-niveau, en plus de permettre l'étude du développement de manière plus

---

<sup>1</sup> Love AC, Travisano M (2013) *op. cit.*

<sup>2</sup> *Ibid.*

approfondie, rendrait également possible un questionnement quant aux méthodes réductionnistes souvent corrélées à l'utilisation d'organismes modèles. Il s'agirait ainsi de mettre en place une forme de coordination de méthodes et modèles qui font appel soit à des méthodes réductionnistes, soit à d'autres types de méthodes<sup>1</sup>.

Qui plus est, il peut être intéressant de distinguer les mécanismes (génétiques, cellulaires) que les biologistes du développement cherchent à étudier et les phénomènes (comportements ou phénomènes morphologiques) qui entrent en compte dans l'étude du développement également mais qui font appel à d'autres types d'analyses, souvent non réductionnistes<sup>2</sup>. Par cette distinction, il s'agit de souligner que la représentation à l'œuvre dans le concept d'organisme modèle peut être étendue au-delà des mécanismes précis qui soutiennent le développement et qui peuvent différer d'un organisme à l'autre ou d'une espèce à l'autre. En prenant en compte des phénomènes du développement, il est possible d'étendre le champ de la représentativité et ainsi d'élargir les connaissances et recherches au sujet du développement.

Or certains organismes unicellulaires manifestent à la fois des mécanismes développementaux génétiques ou cellulaires et des phénomènes ou comportements développementaux. En effet, c'est chez les protistes que l'on voit apparaître des mécanismes tels que la différenciation cellulaire. Ces eucaryotes simples fournissent également les premiers exemples du contrôle exercé par le noyau sur la morphogenèse et du rôle d'intermédiaire joué par la surface cellulaire dans la coopération entre cellules individuelles<sup>3</sup>. Trois mécanismes/phénomènes développementaux manifestés par des unicellulaires sont ainsi intéressants à étudier : le contrôle exercé par le noyau, la différenciation cellulaire, et certains phénomènes comportementaux.

## **II. A. Le contrôle exercé par le noyau**

Pour analyser le contrôle exercé par le noyau et ses rapprochements possibles avec ce même contrôle chez les métazoaires, il est fructueux de se référer aux expériences de fragmentation de protistes<sup>4</sup> : quand des protistes divers sont fragmentés, la plupart des

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> Wilson EB (1896) *The Cell in Development and Inheritance*. Macmillan, New York.

<sup>4</sup> Gilbert SF (1985) *op. cit.*

fragments meurent, mais ceux qui contiennent le noyau sont capables de survivre et de régénérer complètement des structures cellulaires complexes.

À titre d'exemple, chez l'algue unicellulaire *Acetabularia*, composée d'un chapeau, d'une tige et d'un rhizoïde, le contrôle du noyau dans la morphogenèse de la cellule et le contrôle des interactions entre le noyau et le cytoplasme<sup>1</sup> ont été mis en évidence. Dans les années 1930, le biologiste allemand Joachim Hämmerling fait l'expérience consistant à échanger les noyaux entre deux espèces morphologiquement distinctes, *A. mediterranea* et *A. crenulata*. Lorsque le noyau d'une espèce est transplanté dans la tige d'une autre, le chapeau nouvellement formé présente les caractéristiques de celui du donneur, signifiant que le noyau contrôle le développement de l'algue. La formation du chapeau est un processus morphogénétique complexe qui comprend la synthèse de nombreuses protéines et leur localisation au sein de la cellule. Le noyau transplanté contrôle la synthèse de protéines spécifiques au chapeau et caractéristiques de l'espèce, mais plusieurs semaines sont requises pour la formation du chapeau (ce qui signifie que l'information pénètre dans le cytoplasme longtemps avant que le chapeau ne se forme). La formation du chapeau est contrôlée non seulement par des transcriptions nucléaires, mais aussi par un contrôle de la traduction des ARN cytoplasmiques<sup>2</sup>. Aussi, dans cet organisme, le développement est-il contrôlé à la fois au niveau de la transcription et de la traduction, de la même manière que chez les métazoaires.

Le contrôle exercé par le noyau n'est toutefois pas le seul mécanisme qui semble pouvoir trouver une explication par le biais d'une étude de certains micro-organismes. C'est aussi le cas de la différenciation par exemple.

## II. B. La différenciation

Le processus de différenciation cellulaire est intéressant du point de vue de la question du développement, dans la mesure où il fait partie de ces mécanismes du développement reconnus comme essentiels chez les différentes espèces. Or l'étude de ces mécanismes également est possible et même pertinente à travers l'étude de certains micro-organismes.

À ce titre, pour étudier la différenciation cellulaire, les bactéries du genre *Caulobacter* sont intéressantes, dans la mesure où elles manifestent un processus de différenciation du point

---

<sup>1</sup> Mandoli DF (1998) What ever happened to *Acetabularia*? Bringing a once-classic model system into the age of molecular genetics, *Int. Rev. Cytol.* 182:1–67.

<sup>2</sup> Kloppstech K, Schweiger HG (1975) Polyadenylated RNA from *Acetabularia*, *Differentiation* 4:115–123.



de vue de la morphologie cellulaire mais aussi de la fonction cellulaire<sup>1</sup>. *Caulobacter crescentus* est une petite bactérie unicellulaire qui se divise de manière asymétrique, produisant des cellules qui diffèrent les unes des autres par leur structure et leur fonction. C'est un système modèle pour les mécanismes de division cellulaire asymétrique. Les cellules de cette bactérie ont une structure unique, puisqu'elles possèdent un pédoncule qui permet à la cellule de s'attacher correctement à un substrat. Le pédoncule représente une extension de la cellule. C'est une structure qui ne croît pas, peut varier en longueur et peut être influencée par des facteurs environnementaux.

Or, le développement de ces cellules est intéressant puisqu'après l'élargissement du corps de la cellule, une division asymétrique intervient, produisant une cellule fille qui conserve le pédoncule, et une autre, mobile, qui développe un flagelle. L'intérêt de cette bactérie est ainsi qu'elle manifeste des processus de polarité et de différenciation similaires à ceux qui sont à l'œuvre chez les organismes multicellulaires. La facilité de manipulation de cette bactérie permet alors d'en faire un bon modèle pour l'étude de ces mécanismes chez les autres organismes. Or à côté de ces mécanismes développementaux, certains traits comportementaux s'avèrent particulièrement intéressants à étudier à partir de micro-organismes également.

## **II. C. Différenciation, molécules d'adhésion et comportement complexe**

En plus de l'étude de certains mécanismes précis, nous avons vu que le développement englobait également des phénomènes de formation de l'individu, c'est-à-dire des comportements complexes par lesquels l'individualité se forme par étapes. Ces transitions en individualité ne sont pas prises en compte par les organismes modèles classiques, dans la mesure où les processus qui les caractérisent ne sont traditionnellement pas considérés comme du développement. Toutefois, si le développement inclut bien, ainsi que nous l'avons montré dans les chapitres précédents, ce type de processus, il apparaît que certains organismes non standards soient des outils pertinents pour les analyser.

Parmi ces organismes se trouve l'amibe sociale *Dictyostelium discoideum*, organisme qui manifeste une forme d'organisation multicellulaire dérivée d'organismes unicellulaires et dont les patrons de développement conduisent à penser une convergence avec ceux présents chez les métazoaires. En effet, durant son cycle végétatif, cet organisme vit sous la forme

---

<sup>1</sup> Peberdy JF (1980) *op. cit.*

d'amibes solitaires et haploïdes (appelées myxamibes) qui se nourrissent de bactéries et se reproduisent par scissiparité. Quand ces amibes ont épuisé leur nourriture, des dizaines de milliers de cellules se rassemblent, formant des courants de cellules qui convergent vers un point central. Elles forment alors un agrégat conique, qui finit par absorber toutes les cellules en mouvement et s'aplatit pour former une sorte de limace. La limace (appelée pseudoplasmode ou *grex*) fait généralement 2 à 4 mm de long et est entourée d'une enveloppe visqueuse. Le *grex* commence ensuite à migrer, et lorsque la migration cesse, les cellules antérieures forment un pédoncule<sup>1</sup>. Celui-ci se forme quand les cellules antérieures centrales, cellules précurseurs du pédoncule, commencent à sécréter une enveloppe extracellulaire et forment un tube au travers du *grex*. Au cours de leur différenciation, les cellules précurseurs du pédoncule forment des vacuoles et augmentent de volume, faisant remonter la masse de cellules des deux tiers postérieurs du *grex*, qui sont les cellules précurseurs des spores. Les cellules du pédoncule meurent, mais les cellules postérieures, qui ont été déplacées vers le sommet du pédoncule, deviennent des spores. Ces spores sont dispersées, chacune formant une nouvelle myxamibe<sup>2</sup>.

Au-delà du processus de différenciation cellulaire, qu'il est intéressant d'étudier chez cet organisme pour comprendre les mécanismes développementaux, une question importante est celle de savoir comment des cellules individuelles peuvent s'associer pour former un organisme cohésif<sup>3</sup>. Ce problème se pose également pour les cellules embryonnaires et la solution chez les protistes semble la même que pour les embryons : des molécules permettent l'adhérence cellulaire et leur synthèse est contrôlée au cours du développement. En effet, tant qu'elles se multiplient sur un milieu bactérien, les cellules de *Dictyostelium* n'adhèrent pas entre elles. Toutefois, quand les divisions cellulaires s'arrêtent, les cellules acquièrent des propriétés d'adhérence qui vont s'amplifiant pour atteindre un maximum après huit heures de carence. L'adhérence initiale entre cellules est due à une glycoprotéine qui apparaît rapidement dans les cellules après l'arrêt de la croissance. Dès que cette première agrégation est réalisée, elle est rapidement stabilisée par une seconde molécule d'adhérence. Enfin un troisième système d'adhérence est activé, plus tard, au moment de la migration de la limace.

*Dictyostelium* a ainsi développé trois systèmes d'adhérence cellulaire dont les synthèses sont contrôlées indépendamment au cours du développement et qui sont nécessaires à la

---

<sup>1</sup> Loomis WF (2014) Cell signaling during development of dictyostelium, *Developmental Biology*, 391(1), 1–16.

<sup>2</sup> Kessin RD (2001) *Dictyostelium. Evolution, Cell biology and the Development of Multicellularity*, Cambridge, Cambridge University Press.

<sup>3</sup> Thompson CRL, Fu Q, Buhay C, Kay RR, Shaulsky G (2004) A bZIP/bRLZ transcription factor required for DIF signaling in Dictyostelium, *Development*, 131:513–23.

morphogenèse d'un organisme multicellulaire à partir de cellules individuelles. Or, les métazoaires utilisent également des molécules d'adhérence pour former les tissus et les organes des embryons. Si, pendant une partie de sa vie, *Dictyostelium* est un organisme multicellulaire qui ne forme pas de nombreux types cellulaires, et si les organismes multicellulaires plus complexes, eux, ne se forment pas par l'agrégation de cellules indépendantes à l'origine, il est cependant intéressant de constater que de nombreux principes rencontrés dans le développement de cet organisme simple sont les mêmes que ceux que l'on trouve chez les embryons des organismes plus complexes. La capacité pour des cellules individuelles à percevoir un gradient chimique est très importante pour la migration cellulaire et la morphogenèse au cours du développement de l'animal. Ainsi, dans tout le règne animal, les protéines de la surface cellulaire jouent-elles un rôle dans la cohésion des cellules et les molécules induisant la différenciation commencent à être identifiées chez les métazoaires<sup>1</sup>. Qui plus est, la combinaison d'une agrégation, d'une complexité morphologique, d'un comportement coordonné et d'une différenciation démontre que des traits développementaux multiples peuvent être présents simultanément chez un eucaryote simple<sup>2</sup>.

En outre, de tels processus développementaux complexes ne sont pas propres à *Dictyostelium discoideum*<sup>3</sup>, ou même aux eucaryotes<sup>4</sup>. Les bactéries *Myxococcus xanthus* par exemple, qui ont la capacité de se regrouper en essaim, manifestent nombre de traits phénotypiques semblables<sup>5</sup>. Le cas de l'amibe sociale est d'autant plus intéressant qu'il interroge de manière plus approfondie le problème de l'individu en développement. En effet, dans ce cas précis, il est possible de s'interroger sur l'unité de l'organisme et sur l'état dans lequel il peut être considéré comme un individu. Aussi, la mise en place de mécanismes et phénomènes développementaux semble-t-elle conférer à *Dictyostelium* une certaine unité et une certaine intégration que l'organisme ne possède pas à l'état premier.

Aussi les micro-organismes manifestent-ils à la fois des mécanismes et des phénomènes développementaux, qui sont plus aisés à étudier chez les microbes qu'ailleurs, du fait d'une manipulation moins contraignante. Le critère de représentation inhérent à la définition des

---

<sup>1</sup> Gibert SF (1985) *op. cit.*

<sup>2</sup> Love AC, Trivisano M (2013) *op. cit.*

<sup>3</sup> Queller DC and Strassmann JE (2009) *op. cit.*

<sup>4</sup> Shapiro JA (1998) Thinking about bacterial populations as multicellular organisms, *Annual Review of Microbiology*, 52:81-104.

<sup>5</sup> Whitworth DE (ed.) (2008) *Myxobacteria: Multicellularity and Differentiation*, Washington DC, American Society for Microbiology; Kraemer SA *et al.* (2010) Natural variation in developmental life-history traits of the bacterium *Myxococcus xanthus*, *FEMS Microbiology Ecology*, 73:226-233.

modèles en biologie peut ainsi être élargi, au-delà des mécanismes développementaux précis, aux phénomènes développementaux tels que le comportement ou la morphologie. La prise en compte des micro-organismes dans l'étude du développement offre ainsi une étude plus complète des processus développementaux, ainsi que des individus qui se développent.

Or dans la perspective d'ouvrir la conception du développement à tous les facteurs qui y contribuent et afin de souligner que l'environnement constitue un facteur développemental à part entière, il est nécessaire d'ouvrir l'étude de la représentation et des modèles du développement aux cas des associations symbiotiques dont nous avons vu qu'elles représentaient l'étalon à partir duquel il était possible de repenser l'individu en développement. Il s'agit ainsi pour nous d'appliquer les résultats de notre analyse épistémologique des symbioses et des modèles à un cas précis, celui des symbioses à *Wolbachia*, afin d'en déterminer la pertinence et les conséquences théoriques et pratiques.

### **III. Les symbioses du développement comme modèle : l'exemple des bactéries du genre *Wolbachia***

Ainsi que nous l'avons analysé dans les chapitres précédents, les symbioses constituent un fondement pertinent à partir duquel il est possible de penser à nouveaux frais la causalité du développement et *a fortiori* l'individu en développement. Nous avons analysé certaines associations symbiotiques pour leur influence sur les mécanismes de la reproduction et du développement.

Dans cette perspective, les associations symbiotiques avec les bactéries du genre *Wolbachia* offrent un cas d'étude pertinent pour penser la représentativité des symbioses pour l'étude du développement. Parce qu'elles manifestent un éventail de mécanismes développementaux relativement large, ces associations apparaissent comme de bons modèles et outils d'étude. En présentant le cas paradigmatique des bactéries du genre *Wolbachia*, nous analyserons la manière dont ces symbioses peuvent influencer le développement normal de leurs hôtes et nous étudierons les mécanismes de cette influence. Nous interrogerons ensuite la représentativité des symbioses à *Wolbachia* pour l'étude du développement et questionnerons la légitimité de les considérer comme des modèles du développement.

### III. A. Présentation de *Wolbachia pipientis*

*Wolbachia pipientis* est le nom donné à une bactérie intracellulaire découverte et analysée dans les organes reproducteurs du moustique *Culex Pipiens* par Marshall Hertig et Simeon Burt Wolbach en 1924<sup>1</sup>. Dans les années 50, Hannes Laven découvre que certains croisements intraspécifiques au sein des moustiques *Culex* sont incompatibles, c'est-à-dire qu'ils ne produisent que peu voire pas de descendance. Cette incompatibilité a été analysée, et Laven a émis l'hypothèse selon laquelle elle avait sa source dans le cytoplasme (c'est-à-dire qu'elle était héritée de la femelle et non du mâle)<sup>2</sup>. Cette idée a été reprise dans les années 70 par Janice Yen et A. Ralph Barr qui constatent que les mâles des souches infectées sont incompatibles avec les femelles de la même souche traitées par antibiotiques, alors que la réciproque est compatible : il existe donc une incompatibilité unidirectionnelle entre le sperme et l'œuf<sup>3</sup>.

*Wolbachia* est une bactérie intracellulaire qui se trouve dans le cytoplasme des cellules hôtes<sup>4</sup>. C'est d'ailleurs le seul milieu de culture actuellement disponible pour étudier ces endocytobiotiques qui sont non cultivables en dehors de leurs hôtes, même si des lignées cellulaires d'insectes infectées par *Wolbachia* ont pu être obtenues<sup>5</sup>. En effet, le seul système de culture *in vitro* possible est de maintenir *Wolbachia* dans les cellules d'insectes, ce qui implique des difficultés pour purifier la bactérie en grande quantité à partir des cellules hôtes<sup>6</sup>. Puisqu'on ne peut ni la cultiver, ni la manipuler génétiquement, il n'est pas possible de produire des mutants qui pourraient faciliter les études à son sujet. L'analyse comparative des génomes de *Wolbachia*, même si les génomes de toutes les souches n'ont pas encore été séquencés, permet toutefois de déterminer les caractères impliqués dans les dialogues entre l'hôte et le symbionte.

Des analyses réalisées à partir du gène 16S ADNr montrent que *Wolbachia* appartient aux bactéries à Gram négatif. Aujourd'hui, *Wolbachia* est considérée comme l'endoparasite le plus répandu sur terre, dans la mesure où elle infecte des vers nématodes filaires ainsi que de

---

<sup>1</sup> Hertig M, Wolbach SB (1924) Studies on rickettsia-like microorganisms in insects, *Journal of Medical Research*, 44: 329--74

<sup>2</sup> Laven H (1967) Speciation and evolution in *Culex pipiens* In Wright JW, Pal R, *Genetics of insect vectors of disease*, Elsevier, Amsterdam, 251-275.

<sup>3</sup> Yen J, Barr AR (1971) New hypothesis of the cause of cytoplasmic incompatibility in *Culex Pipiens*, *Nature*: 657-58.

<sup>4</sup> Werren JH (1997) Biology of *Wolbachia*, *Annual Review of Entomology*, 42(124), 587–609.

<sup>5</sup> O'Neill SL, et al (1997) *In vitro* cultivation of *Wolbachia pipientis* in an *Aedes albopictus* cell line, *Insect Mol. Biol.*, 6: 33-39.

<sup>6</sup> O'Neill SL, Hoffmann AA, Werren JH (1997) *Influential passengers: inherited microorganisms and arthropod reproduction*, New York, Oxford University Press.

nombreuses espèces d'arthropodes (crustacés, araignées, acariens, insectes). 70% des espèces d'arthropodes environ seraient infectées par la bactérie<sup>1</sup>.

L'influence de *Wolbachia* sur ses hôtes se situe à l'intersection de la reproduction et du développement. Ces bactéries affectent en effet le succès reproductif de leurs hôtes mais ont une influence sur le phénotype de l'embryon en développement également. Agissant par l'intermédiaire de mécanismes génétiques et épigénétiques, elles constituent un bon modèle à partir duquel penser les mécanismes de l'influence des micro-organismes sur le développement, ainsi que les conséquences sur la définition de l'individu en développement. Du fait de ses différents modes de transmission (parental et par le milieu), mais aussi du nombre et de la diversité de ses interactions avec d'autres organismes, ainsi que des mécanismes par lesquels la bactérie a une influence sur ses hôtes, *Wolbachia* représente un bon modèle pour l'étude des symbioses développementales.

Tout d'abord, le très vaste spectre d'hôtes que possède *Wolbachia* fait d'elle un objet d'étude particulièrement original et intéressant, permettant la spécification des relations entre les eucaryotes et les bactéries. En effet, la présence de *Wolbachia* chez de nombreuses espèces en fait un modèle particulièrement pertinent pour étudier la coopération interspécifique puisque la diversité des interactions entre *Wolbachia* et ses hôtes est sans comparaison, là où souvent, les associations symbiotiques sont relativement spécifiques entre les organismes concernés.

Outre ce spectre d'hôtes très vaste, une caractéristique intéressante de *Wolbachia* est que ses interactions particulières avec ses hôtes peuvent aller du mutualisme au parasitisme reproductif, même si la plupart des symbioses à *Wolbachia* s'avèrent être non mutualistes et facultatives<sup>2</sup>. La symbiose à *Wolbachia* présente ainsi des caractéristiques originales, qui en font un modèle pertinent concernant les interactions eucaryotes/bactéries. En effet, *Wolbachia* constitue un paradoxe dans le monde des bactéries symbiotiques, dans la mesure où en théorie, les bactéries symbiotiques transmises verticalement forment des associations avec leurs hôtes qui devraient évoluer vers le mutualisme puisque la survie et la reproduction de *Wolbachia* dépendent aussi de celles de l'hôte. Or, la valeur sélective des hôtes ne semble pas nécessairement augmentée, et au contraire, l'endosymbiose induit des altérations de la

---

<sup>1</sup> Bouchon D, Cordaux R, Grève P (2008) Feminizing *Wolbachia* and the evolution of sex determination in isopods in Bourtzis K, Miller TA, *Insect Symbiosis*, Boca Raton, FL, p. 273-294.

<sup>2</sup> Ishikawa H (2003) Insect symbiosis: an introduction, in Bourtzis K, Miller TA, *Insect Symbiosis*, Boca Raton, FL. 1-21.

reproduction de l'hôte qui se traduisent par des baisses de fécondité ou du nombre de descendants<sup>1</sup>.

En manifestant des caractéristiques qui recourent une majeure partie des mécanismes des associations symbiotiques, les symbioses à *Wolbachia* rendent possible une représentativité suffisamment large pour toucher un grand nombre de processus impliqués dans les symbioses du développement. À ce titre, elles se prémunissent de la critique que nous avons formulée plus haut à l'égard de la faible représentativité de certains organismes modèles.

Mais l'importance du spectre d'hôtes et des types de relations entre les hôtes et les bactéries ne sont pas les seuls éléments qui permettent de conclure à la capacité de représentation des symbioses à *Wolbachia*. L'étendue des effets de la bactérie sur le développement de ses hôtes en est un second élément.

### **III. B. Une influence au croisement du développement et de la reproduction**

Les bactéries du genre *Wolbachia* induisent en effet un éventail de phénotypes très large, et ce au croisement de la reproduction et du développement. Parmi les phénotypes induits, les effets de *Wolbachia* sur ses hôtes peuvent être bénéfiques ou non, mais tous ont la même conséquence : l'invasion de la population hôte par *Wolbachia*. La pertinence de leur analyse pour le développement tient alors à la variété et l'étendue des phénotypes induits par *Wolbachia* : la gamme d'interactions qu'elle entretient avec ses hôtes est extrêmement large et en fait un objet d'étude privilégié.

La relation entre *Wolbachia* et ses hôtes différents montre comment les symbiotes peuvent altérer le développement de leurs hôtes et comment les organismes peuvent évoluer vers une dépendance vis-à-vis de leur symbiote pour le développement normal. Trois cas peuvent être étudiés concernant les symbioses à *Wolbachia* : les associations obligatoires, les associations facultatives et les associations qui ont évolué pour devenir obligatoires. Dans les trois cas, les mécanismes riches et nombreux que la bactérie manifeste en font un cas d'étude privilégié pour l'étude de l'individu en développement.

---

<sup>1</sup> Stouthamer R, Luck RF (1993) Influence of microbe-associated parthenogenesis on the fecundity of *Trichogramma deion* and *T. pretiosum*, *Entomol, Exp. Appl.* 67: 183-192.

### III. B. 1. Les associations obligatoires

Les associations obligatoires des bactéries *Wolbachia* avec leurs hôtes se manifestent dans la symbiose avec des nématodes. Chez les nématodes filaires, aucune altération de la reproduction n'a été constatée. Au contraire, la présence de *Wolbachia* est nécessaire au développement de son hôte. Les premières études effectuées sur le nématode *Litomosoides sigmondontis* ont montré que l'élimination de *Wolbachia* par des traitements antibiotiques provoquait l'arrêt de croissance et la stérilité de l'hôte<sup>1</sup>. D'autres résultats ont ensuite confirmé les conséquences néfastes de l'élimination de *Wolbachia* sur la physiologie de l'hôte incluant l'inhibition de l'embryogenèse ou encore la mort des adultes<sup>2</sup>. Les bactéries sont alors nécessaires au développement normal de leur hôte. Aujourd'hui, on considère les relations entre *Wolbachia* et les nématodes filaires comme mutualistes.

C'est lorsque les associations sont facultatives que les symbioses semblent manifester les processus les plus larges et complexes.

### III. B. 2. Les associations facultatives

Dans les associations dites facultatives, *Wolbachia* induit plusieurs effets sur la physiologie reproductive et le développement de ses hôtes : les phénotypes induits conduisent notamment à l'incompatibilité cytoplasmique, la parthénogenèse, le *male-killing*, et la féminisation. Les effets de *Wolbachia* sur ses hôtes peuvent alors être bénéfiques ou pathogènes, mais tous rendent possible le développement de la bactérie dans les populations hôtes.

1. L'incompatibilité cytoplasmique se manifeste par une mortalité embryonnaire anormalement élevée dans la descendance issue de croisements entre mâles infectés et femelles non infectées (incompatibilité unidirectionnelle)<sup>3</sup>. Elle peut aussi se manifester lors de croisements entre mâles et femelles infectées par des souches différentes de la

---

<sup>1</sup> Hoerauf A *et al.* (1999) Tetracycline therapy targets intracellular bacteria in the filarial nematode *Litomosoides sigmondontis* results in filarial infertility, *J. Clin. Investigation* 103: 11-17.

<sup>2</sup> Taylor MJ, Bandi C, Hoerauf A (2005) *Wolbachia* bacterial endosymbionts of filarial nematodes, *Advances in Parasitology*, 60: 245-284.

<sup>3</sup> Moret Y, Juchault P, Rigaud T (2001) *Wolbachia* endosymbiont responsible for cytoplasmic incompatibility in a terrestrial crustacean: effects in natural and foreign hosts, *Heredity* 86: 325-332.



bactérie (incompatibilité bidirectionnelle). C'est une incompatibilité reproductive entre le sperme et l'œuf, qui tend à la mort de la cellule œuf (zygote) dans les espèces diploïdes ou à la production de mâles chez les espèces haploïdes.

Le mécanisme est double : la bactérie modifie le sperme et « sauve » ensuite l'œuf fécondé. La même souche de bactérie modifie le sperme en développement et est présente ensuite dans l'œuf pour sauver cette modification. Si le sauvetage échoue, il en résulte une incompatibilité entre l'œuf et le sperme. Deux modèles biochimiques généraux ont été proposés pour expliquer ce phénomène<sup>1</sup> : 1) *Wolbachia* générerait chez le mâle un produit qui perturbe le sperme dans l'œuf ou 2) la bactérie agirait dans le mâle comme un « évier » pour délier un produit nécessaire à la progression normale du sperme dans l'œuf<sup>2</sup>.

Dans tous les cas, l'incompatibilité cytoplasmique est associée à un défaut mitotique précoce dans l'œuf fécondé. Chez les haploïdes<sup>3</sup>, il en résulte une perte du génome paternel, alors que chez les diploïdes, le processus engendre la mort de l'embryon. Ce que montre ce mécanisme, c'est aussi que les femelles infectées deviennent dépendantes de *Wolbachia* pour leur succès reproductif. La reproduction et le développement « normaux » reposent sur le symbiote et non pas sur l'hôte seul.

2. Le second mécanisme par lequel la bactérie agit sur la reproduction et le développement de ses hôtes, la parthénogenèse thélytoque, se traduit par le développement de femelles exclusivement, chez certaines espèces d'hyménoptères, collembolés, thrips, acariens<sup>4</sup>. Chez ces espèces, les œufs fécondés (diploïdes) se développent habituellement en femelles alors que les œufs non fécondés (haploïdes) se développent en mâles. *Wolbachia* induit la diploïdisation des œufs non fécondés, qui se développent donc en femelles. Les femelles infectées produisent jusqu'à deux fois plus de filles que les femelles non infectées. Si des espèces normalement haploïdes infectées par *Wolbachia* sont traitées par antibiotiques, une progéniture mâle haploïde peut être produite. Mais ces mâles sont souvent incapables de se reproduire avec succès avec des femelles.

---

<sup>1</sup> Werren JH, Zhang W, Guo LR (1995) Evolution and phylogeny of *Wolbachia*: reproductive parasites of arthropods, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 261: 55-63.

<sup>2</sup> Charlat S, Calme C, Merçot H (2001) On the mod resc model and the evolution of *Wolbachia* compatibility types, *Genetics*, 159(4), 1415-1422.

<sup>3</sup> Une cellule est haploïde lorsque les chromosomes qu'elle contient se trouvent en un seul exemplaire, elle est dite diploïde lorsqu'il existe deux exemplaires de chacun de ses chromosomes.

<sup>4</sup> Stouthamer R, Kazmer DJ (1994) Cytogenetic of microbe associated parthenogenesis, consequences for gene flow in *Trichogramma* wasps, *Heredity* 73: 317-327.

Une hypothèse pour expliquer ce fait est que l'infection par *Wolbachia* pourrait aussi affecter la détermination sexuelle de l'hôte<sup>1</sup>. Les populations infectées par *Wolbachia* ont une *sex-ratio* biaisée en faveur des femelles, ce qui implique que la production de mâle est favorisée du point de vue de l'évolution. Or dans le cas des espèces haplodiploïdes néanmoins, un phénotype qui favorise la production de mâles est aussi un phénotype qui décourage la femelle de se reproduire avec un mâle, puisque seuls les œufs non fécondés se développeront en mâles. Aussi les mêmes gènes qui pourraient favoriser la production de mâles empêchent les femelles qui les portent de se reproduire avec des mâles<sup>2</sup>. De tels gènes, dits « virginaux », représentent un exemple important de la manière dont un symbiote peut influencer profondément l'évolution du développement chez son hôte<sup>3</sup>.

3. Un troisième moyen par lequel *Wolbachia* influence ses hôtes est appelé *male-killing*<sup>4</sup> et correspond à la mort des embryons mâles par destruction des chromosomes chez certaines espèces infectées (croisement d'une femelle infectée et d'un mâle sain)<sup>5</sup>.
4. Enfin, la féminisation se manifeste chez plusieurs espèces d'isopodes terrestres. En colonisant les ovocytes, *Wolbachia* permet la différenciation des embryons génétiquement mâles en femelles fonctionnelles capables de se reproduire et d'engendrer une descendance. Cette différenciation induit une *sex-ratio* biaisée en faveur des femelles. Néanmoins, le taux de transmission n'étant pas de 100%, la persistance de mâles dans les populations est maintenue.

Chez les isopodes, et plus spécifiquement chez le cloporte *Armadillidium vulgare*, *Wolbachia* contrôle presque totalement la détermination du sexe. *A. vulgare* se caractérise par une hétérogamétie femelle (WZ) et une homogamétie mâle (ZZ).

---

<sup>1</sup> Stouthamer R, Russell JE, Vavre F, Nunney L (2010) Intra-genomic conflict in populations infected by Parthenogenesis Inducing *Wolbachia* ends with irreversible loss of sexual reproduction, *BMC Evol Biol*, 10, 229.

<sup>2</sup> Kremer N *et al.* (2012) Influence of *Wolbachia* on host gene expression in an obligatory symbiosis, *BMC Microbiology*, vol. 12.

<sup>3</sup> Jeong G, Stouthamer R (2005) Genetics of female functional virginity in the parthenogenesis-*Wolbachia* infected parasitoid wasp *Telenomus nawai* (Hymenoptera: Scelionidae), *Heredity*, 94(4), 402–407.

<sup>4</sup> Hurst GDD *et al.* (1999), *Male-killing Wolbachia* in two species of insect, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1420), 735.

<sup>5</sup> Hurst G (1999) *Male-killing Wolbachia* in two species of insect, *Proceedings of the Royal Society* 266: 735-740.

Toutefois, le matériel génétique des mâles permet également le développement de caractères femelles, puisqu'en présence de *Wolbachia*, ils se développent en femelles fonctionnelles de phénotype ZZ<sup>1</sup>.

Dans cet exemple, *Wolbachia* empêche la différenciation des glandes androgènes qui permettent la synthèse de l'hormone androgène HA, responsable du développement des caractères sexuels mâles. La féminisation d'embryons mâles infectés pourrait donc résulter de l'inhibition précoce au cours du développement de l'expression et/ou de l'action de l'hormone HA ou de son récepteur, ce qui impliquerait un développement femelle par défaut<sup>2</sup>. Est mis en exergue ici le pouvoir des facteurs environnementaux sur le développement, dans la mesure où la capacité de *Wolbachia* à féminiser un mâle génétique signifie que, dans ce cas, la présence ou l'absence du symbiote est un facteur plus important dans la détermination du sexe que le sexe chromosomique.

Ces différents mécanismes par lesquels les bactéries *Wolbachia* influencent le développement de leurs hôtes nous permettent de saisir toute la richesse des symbioses pour étudier le développement. Le spectre de mécanismes qu'elles manifestent permet ainsi d'envisager les moyens par lesquels les symbioses peuvent influencer le développement normal.

À ces analyses s'ajoutent l'évolution des associations, c'est-à-dire la manière dont développement et évolution se croisent et interagissent à partir des symbioses.

### III. B. 3. L'évolution vers des associations obligatoires

Un troisième type d'association pour lequel l'analyse des bactéries du genre *Wolbachia* s'avère intéressante est ainsi l'évolution récente de certaines associations qui soulignent une forme de parasitisme, devenu obligatoire.

Ainsi, une infection continue par *Wolbachia* dans une population d'arthropodes peut-elle conduire à un changement évolutif dans le développement sexuel. À titre d'exemple, la capacité de *Wolbachia* à sauver les femelles *Drosophila melanogaster* stériles apporte des

---

<sup>1</sup> Juchault P, Rigaud T, Mocquard JP (1993) Evolution of sex determination and sex-ratio variability in wild populations of *Armadillidium vulgare* (Latr) (Crustacea, Isopoda): a case study in conflict resolution, *Acta Oecol.* 14: 547-562.

<sup>2</sup> *Ibid.*

outils supplémentaires pour étudier la manière dont l'hôte devient dépendant de son symbiote pour le succès reproductif. En effet, *Wolbachia* élimine la stérilité chez les femelles de *D. melanogaster* qui ont une mutation particulière du gène *sex-lethal (sxl)* qui implique l'impossibilité de produire des œufs. Or, *sxl* est un gène crucial pour la détermination sexuelle chez *Drosophila*, et il doit être activé pour le développement en femelle<sup>1</sup>. Bien que *Wolbachia* soit capable d'éliminer la stérilité chez ces femelles mutantes, elle est incapable de faire la même chose chez les mouches stériles à cause de la mutation d'un gène différent ou d'une mutation différente du gène *sxl*. La capacité de *Wolbachia* à sauver seulement les femelles présentant un certain type de mutation *sxl* suggère une interaction très spécifique entre *Wolbachia* et la protéine *sxl*. Une telle spécificité entre hôte et parasite indique que l'insecte et la bactérie ont co-évolué pour conférer à *Wolbachia* un rôle important dans l'ovogenèse de la mouche femelle<sup>2</sup>.

De plus, une étude de 2001 suggère que *Wolbachia* est indispensable à l'ovogenèse chez *Asobara tabida*, hyménoptère parasitoïde des larves de drosophile<sup>3</sup>. Cette dépendance de l'hôte à *Wolbachia* fait de la symbiose entre les deux partenaires une symbiose obligatoire alors qu'elle était considérée comme facultative auparavant. Les chercheurs supposent que cette dépendance ne tiendrait pas à une longue coévolution entre les deux partenaires comme on pourrait le penser<sup>4</sup>. Au contraire, la dépendance de l'hôte pourrait évoluer rapidement sans que les deux partenaires soient mutualistes au départ. Cette évolution rapide permet d'aborder la question des mécanismes à l'origine de la dépendance de l'hôte vis-à-vis de son symbiote, les hypothèses et résultats de ces analyses pouvant ensuite être extrapolés à d'autres dépendances symbiotiques<sup>5</sup>.

Qui plus est, le mutualisme est traditionnellement défini comme un facteur de nouveauté, le symbiote apportant des caractéristiques nouvelles à son hôte. Or, ce n'est pas le cas chez *A. Tabida*. La dépendance est considérée comme mutualiste et obligatoire, du fait de la dépendance de l'hôte vis-à-vis de *Wolbachia* pour l'ovogenèse, mais *Wolbachia* ne vient pas dans ce cas rendre possible la synthèse de certains éléments que l'hôte ne pourrait entreprendre

---

<sup>1</sup> Starr DJ, Cline TW (2002) A host parasite interaction rescues *Drosophila* oogenesis defects, *Nature* 4; 418(6893):76-9.

<sup>2</sup> *Ibid.*

<sup>3</sup> Dedeine F *et al.* (2001) Removing symbiotic *Wolbachia* bacteria specifically inhibits oogenesis in a parasitic wasp, *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 6247–6252.

<sup>4</sup> Dedeine F, Boulétreau M, Vavre, F (2005) *Wolbachia* requirement for oogenesis: occurrence within the genus *Asobara* (*Hymenoptera*, *Braconidae*) and evidence for intraspecific variation in *A. tabida*, *Heredity*, 95(5), 394–400.

<sup>5</sup> *Ibid.*

seul, du fait de son environnement. Plusieurs hypothèses sont alors plausibles pour expliquer cette dépendance. Dans toutes les relations entre un hôte et un symbiote, les deux partenaires peuvent posséder des fonctions communes redondantes. Dans ce cas de gènes double emploi, un des partenaires peut perdre la capacité à produire la fonction. Cette hypothèse est souvent utilisée pour expliquer la réduction du génome du symbiote mais l'hôte pourrait également subir cette perte, surtout lorsque le symbiote atteint des fréquences élevées dans les populations<sup>1</sup>. Cette première hypothèse pourrait être couplée à une seconde, qui consisterait à dire que l'hôte s'est adapté à la présence de *Wolbachia*. *Wolbachia* pourrait ainsi inhiber l'apoptose (mort cellulaire programmée), programme que les hôtes peuvent déclencher afin d'éliminer les parasites intracellulaires.

Ce cas de dépendance à *Wolbachia* dans le genre *Asobara* n'est pas unique. En effet, il a été montré récemment qu'une souche de *Wolbachia* est indispensable à la production de filles chez la guêpe *Asobara japonica*<sup>2</sup>. Cette nouvelle souche de *Wolbachia*, wAjap, a été trouvée chez toutes les populations présentant un biais de la *sex-ratio* en faveur des femelles sur les principales îles du Japon. L'utilisation de traitements antibiotiques sur ces populations montre que les femelles thélytoques traitées ne sont pas dépendantes de *Wolbachia* pour l'ovogenèse, comme c'est le cas pour *A. tabida*. Néanmoins, elles produisent exclusivement des mâles, ce qui montre que wAjap induit une parthénogenèse thélytoque.

Une analyse du comportement des individus infectés et de la production de la descendance chez les individus infectés montre que les mâles sont toujours fonctionnels du point de vue de la sexualité alors que les femelles n'attirent plus les mâles. Les femelles des populations thélytoques traitées continuent à ne pas attirer de partenaire, et cette absence d'attraction pourrait être due à des mutations dans le génome de la guêpe plus qu'à un effet direct de l'infection par *Wolbachia*. Les femelles thélytoques ne sont donc plus capables de se reproduire, ce qui rend *Wolbachia* obligatoire pour la production de filles dans les populations infectées. Les femelles infectées produisent des filles dans s'être accouplées là où les femelles aposymbiotiques produisent seulement des mâles<sup>3</sup>.

---

<sup>1</sup> *Ibid.*

<sup>2</sup> Kremer N *et al.* (2009) A new case of *Wolbachia* dependence in the genus *Asobara*: evidence for parthenogenesis induction in *Asobara japonica*, *Heredity* 103: 248–256.

<sup>3</sup> *Ibid.*

Le cas des bactéries *Wolbachia*, dont l'influence se situe au croisement de la reproduction et du développement, suggère donc que l'influence des bactéries symbiotiques peut se jouer également au niveau du développement embryonnaire précoce, et ce par la manipulation de facteurs génétiques et épigénétiques (comme les facteurs hormonaux par exemple). Ces bactéries apparaissent ainsi comme de bons modèles à partir desquels penser la symbiose développementale et ses conséquences devient possible.

### III. C. *Wolbachia* : un organisme modèle ?

*Wolbachia* se situe ainsi au carrefour de trois types d'usage possible des organismes. Représentant une forme de symbiose, elle participe en effet à une modélisation de cette dernière, mais ne satisfaisant pas les critères de définition d'un organisme modèle tels que nous les avons définis<sup>1</sup>, elle semble correspondre en réalité plus à une forme d'organisme expérimental voire d'outil plus qu'à un véritable modèle. Aussi est-il nécessaire de clarifier ces trois concepts en les distinguant, afin de déterminer le rôle et la fonction de *Wolbachia* au sein d'un processus d'exemplarité et de modélisation.

Rachel Ankeny et Sabina Leonelli utilisent le terme d'« organisme expérimental » afin de le distinguer du concept d'organisme modèle, plus contraignant et précis<sup>2</sup>. Selon ces deux auteures, l'organisme expérimental sert à l'exploration de questions spécifiques dans des contextes bien définis. De fait, il se distingue de l'organisme modèle à deux égards : son champ d'application est plus réduit et sa cible est restreinte à un phénomène spécifique. L'organisme modèle est supposé quant à lui permettre l'étude intégrative de processus communément trouvés chez d'autres organismes, voire la représentation et l'étude d'un organisme entier. Il engage des pratiques expérimentales, des normes sociales, des communautés scientifiques, qui seront-elles-mêmes des modèles pour les autres communautés<sup>3</sup>. À cet égard, il est possible de considérer que la grenouille a constitué un bon organisme expérimental pour étudier les propriétés des nerfs et des muscles, et ce, pendant longtemps. La modélisation ici est restreinte à des fonctions bien spécifiques, mais les critères du concept contemporain d'organisme modèle (la standardisation notamment) ne sont pas remplis.

---

<sup>1</sup> Voir début de ce chapitre.

<sup>2</sup> Ankeny RA, Leonelli S (2011) *op. cit.*

<sup>3</sup> *Ibid.*

Dans ce cadre définitionnel, *Wolbachia* échappe au critère technique de l'organisme modèle, puisqu'elle ne peut être reproduite à volonté, pour une étude de masse qui réduirait au maximum la variabilité individuelle. Son étude est contraignante et sa portée de fait limitée. La facilité d'utilisation requise par un organisme modèle fait défaut ici et semble constituer un frein à certaines recherches, ainsi qu'à l'extrapolation des résultats.

De ce fait, au-delà même du concept d'organisme expérimental dont la représentativité serait limitée à certaines fonctions bien spécifiques, *Wolbachia* semble être plus un outil expérimental qu'un organisme expérimental ou qu'un modèle. En effet, l'usage de la bactérie se fait dans un contexte pratique bien défini et *Wolbachia* apparaît comme un moyen d'application dans des contextes bien précis plus que le lieu de généralisations et d'analogies de grande portée. Et de fait, elle possède des caractéristiques qui laissent entrevoir des applications dans de nombreux domaines. Par exemple, elle est un outil intéressant pour transformer génétiquement des arthropodes, afin de modifier leur capacité à transmettre les maladies. Les chercheurs pensent en effet mettre au point différentes stratégies de lutte en se basant sur le contrôle de la symbiose (« Symbiose based control strategies<sup>1</sup> »), dans lesquelles il est notamment envisagé d'introduire des souches de *Wolbachia* chez des insectes ravageurs de cultures ou vecteurs de pathogènes humains<sup>2</sup> dans le but de remplacer ou réduire les populations et donc leur incidence<sup>3</sup>. Une autre approche, pour un but similaire, a consisté à utiliser une souche de *Wolbachia* qui réduit fortement l'espérance de vie des moustiques adultes : en introduisant à grande échelle cette souche dans les populations, il est possible de diminuer la survie des moustiques vecteurs d'agents pathogènes entraînant leur mort avant que le parasite qu'ils hébergent n'ait eu le temps de se développer<sup>4</sup>. Par exemple, introduire *Wolbachia* dans une population de moustiques vecteurs de la dengue causerait une réduction de la durée de vie des moustiques, et donc une diminution du taux de transmission de la maladie<sup>5</sup>. Cet exemple est en outre transposable à d'autres arthropodes vecteurs de maladies. *Wolbachia* serait donc un outil au service de l'application de certaines recherches bien précises.

---

<sup>1</sup> Rasgon JL (2008) Using predictive models to optimize *Wolbachia*-based strategies for vectorborne disease control, *Advances in Experimental Medicine and Biology* 627: 114-125.

<sup>2</sup> Dobson SL (2003) Reversing *Wolbachia*-based population replacement, *Trends in Parasitology* 19: 128-133.

<sup>3</sup> Bourtzis K (2008) *Wolbachia*-based technologies for insect pest population control, *Advances in Experimental Medicine and Biology* 627: 104-113.

<sup>4</sup> Brownstein JS, Hett E, O'Neill SL (2003) The potential of virulent *Wolbachia* to modulate disease transmission by insects, *Journal of Invertebrate Pathology* 84: 24-29.

<sup>5</sup> Turley AP *et al.* (2009) *Wolbachia* infection reduces blood-feeding success in the Dengue Fever mosquito, *Aedes aegypti*, *PLoS Neglected Tropical Diseases* 3: e516.

Il convient donc non seulement de distinguer organisme modèle et organisme expérimental, le premier remplissant des conditions techniques (standardisation) et épistémiques (inductions fécondes), là où le second réduit le champ de la modélisation à des fonctions très spécifiques, mais de distinguer aussi organisme expérimental et outil expérimental, le second ayant des visées pratiques (par opposition aux applications épistémiques requises par le concept de modèle) dans des domaines de sciences et expérimentations appliquées. Un outil expérimental peut être également un organisme expérimental voire modèle, à condition qu'il rende possible une connaissance sur des mécanismes précis, ou une connaissance généralisable à d'autres organismes. Dans cette perspective, les bactéries du genre *Wolbachia* remplissent les critères définitionnels de l'outil expérimental, sans satisfaire une modélisation susceptible d'ouvrir la perspective de connaissances nouvelles et étendues en biologie.

Néanmoins, si *Wolbachia* semble être avant tout un outil et si elle ne remplit pas les critères de définition d'un organisme modèle, il n'en reste pas moins que les possibilités offertes par son étude dépassent le champ pratique que l'on vient de mentionner. Certaines de ses caractéristiques en font ainsi un bon modèle pour l'étude de la symbiose chez les bactéries parasites de la reproduction, nous invitant à revoir le concept de « modèle », trop restrictif lorsqu'il est appliqué à la notion d'organisme modèle.

En effet, puisque les interactions entre *Wolbachia* et ses hôtes sont riches du fait d'un spectre d'hôtes varié et du fait des différents phénotypes induits, ces bactéries fournissent un système modèle pour étudier le rôle des deux partenaires dans l'expression du phénotype de l'interaction, tout en manifestant les moyens par lesquels se régulent les symbioses. Elles permettent aussi l'analyse des outils adaptatifs manifestés au sein de l'association. Ces analyses permettent alors de comprendre l'évolution entre eucaryotes et procaryotes. Ainsi, l'étude de ces phénotypes induits par la symbiose à *Wolbachia* peut se révéler tout à fait productive et intéressante pour l'analyse des bactéries parasites de la reproduction et du développement dans leur ensemble. Des inductions fécondes sont possibles à partir de l'étude de *Wolbachia*, et des généralisations à partir de l'étude de la symbiose à *Wolbachia* apparaissent fructueuses concernant la manière dont les bactéries parasites de la reproduction et du développement interagissent avec leurs hôtes. Ces interactions sont des systèmes modèles pour l'étude de l'évolution bactérienne, de l'évolution des symbioses elles-mêmes, ainsi que des relations entre les eucaryotes et les bactéries. Les conditions épistémiques de la conception de la modélisation semblent donc ici remplies dans la mesure où il est possible de généraliser les résultats de



l'analyse des interactions entre *Wolbachia* et ses hôtes à d'autres modèles d'interactions symbiotiques entre eucaryotes et bactéries ou procaryotes.

Plus qu'un outil nécessaire dans des contextes bien définis, nous pensons donc que *Wolbachia*, quoique techniquement non conforme à la définition d'un organisme modèle, peut et doit être considérée comme un modèle non pas seulement parce que son étude permettrait, elle aussi, une généralisation à d'autres organismes, ou à d'autres types de relations symbiotiques, mais surtout parce qu'elle permettrait de penser la variation. En effet, l'une des limites de la conception et de l'usage des organismes modèles tels qu'ils sont définis aujourd'hui est le caractère contingent de l'évolution biologique, qui ne semble pas pouvoir être modélisé, c'est-à-dire généralisé, rendu prévisible grâce à un modèle.

Si la réduction au minimum des variabilités est l'un des critères essentiels des organismes modèles, c'en est aussi une limite. En effet, penser un organisme modèle, au sens actuel du terme, c'est penser une entité dont la force de représentation réside dans une certaine forme de fixité, cette dernière étant garante d'une possibilité pour le chercheur de généraliser les résultats. Or, penser une fixité, avec tous les avantages théoriques que cela peut apporter, c'est aussi laisser de côté l'évolution des entités, et de leurs interactions. Ce rejet de l'évolution hors du champ de la modélisation retreint le concept d'organisme modèle et la portée qu'il pourrait avoir, et il semble que l'étude de certaines entités relativement nouvelles puisse permettre l'ouverture vers une nouvelle conception de la modélisation.

Le cas des bactéries *Wolbachia* est pertinent de ce point de vue également. Si, comme on l'a vu, elles peuvent être considérées comme de bons modèles pour l'étude intégrative des interactions eucaryotes/bactéries du fait de leurs caractéristiques étendues et complètes, elles constituent également de bons exemples de la variabilité temporelle et de l'évolution des symbioses. En effet, certaines évolutions de la bactérie sont récentes et originales. L'apparition récente, chez certaines symbioses à *Wolbachia*, d'une dépendance totale et d'une relation mutualiste, permet d'analyser ces mécanismes ainsi que l'évolution des interactions symbiotiques. Il semble alors possible de généraliser ces résultats à d'autres types d'évolution des relations symbiotiques afin de comprendre les mécanismes qui sont à leur origine. C'est donc la compréhension du mutualisme lui-même et de ses ressorts qui est en jeu ici. *Wolbachia* apparaît donc comme un bon modèle pour étudier les ressorts de l'évolution de la coopération interspécifique, et ce, du point de vue particulier de la reproduction et du développement. Il devient alors possible de comprendre les associations impliquées dans le développement par le biais de ce modèle.

Il ne s'agit pas ici de dire que les différents partenaires impliqués dans l'association symbiotique sont des organismes modèles pour l'étude de certaines fonctions mises en œuvre par la symbiose, mais que les mécanismes de l'interaction elle-même, ainsi que les modalités de la relation interspécifique, sont modélisables, c'est-à-dire généralisables à d'autres associations symbiotiques. Aussi l'étude de *Wolbachia* permet-elle d'ouvrir à des interrogations et recherches sur la nature des interactions entre les tissus hôtes et les bactéries symbiotiques pendant le développement, mais aussi sur les types d'interactions moléculaires qui sous-tendent les processus développementaux à l'œuvre, sur l'influence des bactéries sur le système immunitaire de l'hôte, ou encore sur l'extension des associations incluant des microbes et de leur influence sur le développement des animaux infectés<sup>1</sup>. Une réponse à ces questions par le biais de l'étude des bactéries du genre *Wolbachia* permettra ainsi l'ouverture de connaissances nouvelles dans le domaine de la biologie du développement et plus spécifiquement dans l'étude des associations symbiotiques et de leurs mécanismes.

### **III. D. Conclusion**

La refonte des modèles du développement par le biais d'une prise en compte des micro-organismes d'une part et des associations symbiotiques d'autre part contribue donc à une prise en compte des interactions constitutives de l'individu en développement. Aussi représente-t-elle une étape nécessaire dans la définition de l'individu biologique, dans la mesure où elle s'efforce de mettre fin à une conception qui serait centrée sur les multicellulaires d'une part, et sur la substance d'autre part.

En étudiant les interactions développementales à la lumière de nouveaux modèles, il devient donc possible de centrer la recherche sur l'explication des relations afin de lui donner une impulsion nouvelle, d'emblée ouverte sur l'environnement. L'application de nos analyses aux associations à *Wolbachia* nous permet donc de souligner la pertinence théorique et pratique de prendre les communautés, ainsi que les interactions complexes qui les constituent, pour étalon de l'individu en développement.

---

<sup>1</sup> McFall-Ngai M (2006) *op. cit.*



# Conclusion

Nous avons proposé dans ce travail une analyse du concept d'individu en développement. La question que nous posions était celle de savoir si le développement pouvait constituer une entrée pertinente pour la question de l'individualité biologique, et comment il pouvait le faire. Or, si l'entreprise d'une appréhension de l'individu par le biais du développement n'est pas nouvelle, elle a toutefois pris la forme, dans l'histoire de la biologie et de la philosophie de la biologie, d'une approche évolutionnaire du développement plus que d'une approche qui prendrait en compte les mécanismes propres au développement. Notre analyse s'est au contraire attachée à définir le développement pour lui-même afin de déterminer une définition de l'individu en développement qui ne soit pas d'abord évolutionnaire.

C'est pourquoi ce travail a pris la forme, dans un premier temps, d'une recension des difficultés et des biais liés aux deux concepts de développement et d'individu. Nous avons montré qu'il était nécessaire de sortir d'une conception substantialiste, adultocentriste et macrobiocentriste de l'individu en développement, et que c'est en s'attachant au problème de la causalité développementale qu'une telle avancée était possible. En effet, la manière dont le problème de la causalité a été abordé dans l'histoire de la biologie du développement a engendré une conception internaliste du développement, qui a pris la forme d'un préformationnisme persistant, représenté ultimement par le génocentrisme, et qui met l'accent sur l'autonomie de l'individu qui se développe. C'est pourquoi nous avons souligné la nécessité de réintroduire le milieu dans la causalité du développement, afin d'en déterminer les mécanismes de manière plus précise. Or, penser l'individu en développement à partir de la réintroduction des causes environnementales a constitué un problème récurrent dans l'histoire de la biologie, tant il est lié à l'idée d'un individu dynamique qui serait construit par les interactions avec son milieu.

À cet égard, l'une des tâches que nous nous sommes données dans ce travail était l'établissement d'une analyse critique des solutions qui ont été proposées au sujet de la causalité de l'individu en développement. Il est ressorti de notre analyse que si ces solutions ont permis des avancées majeures sur cette question, en déterminant des méthodes et outils pour penser l'influence de l'environnement sur le développement, elles ne parviennent toutefois pas à remplir le programme qu'elles se donnent, et notamment celui de sortir du génocentrisme. Les définitions de l'individu engendrées à partir de ces études sont qui plus est trop floues pour rendre possible une prise en compte précise des causes qui expliquent la formation de

l'individu. En outre, le problème de l'intrication des causes du développement porté par la DST conduit à une position holiste difficile à mettre en pratique.

Nous avons dès lors établi qu'il était nécessaire de partir de la question même des interactions et des communautés formées par l'association de l'individu et de son environnement afin de donner une définition plus précise de l'individu en développement. Plutôt que d'aménager les théories existantes pour chercher à y inclure ces associations, nous avons montré qu'il était nécessaire de changer le cadre théorique et ontologique à partir duquel l'individu est pensé. Fondées sur les avancées établies en microbiologie ainsi que sur les études épistémologiques qui leurs sont attenantes, nos analyses nous ont permis de montrer que le niveau de la microbiologie est le plus à même de penser l'individu formé par son milieu, dans la mesure où les symbioses avec des micro-organismes sont ubiquitaires lorsqu'il s'agit de comprendre le développement de l'individu. Ce faisant, nous avons montré les points suivants :

1. Le développement de l'individu ne peut être compris sans une analyse des associations symbiotiques qui l'expliquent. L'étude de ces associations permet alors non seulement de comprendre les nœuds causaux qui expliquent le développement, mais aussi de déterminer les facteurs précis qui entrent dans la formation même de l'individu.
2. Par là, c'est le niveau même de la communauté qui devient l'étalon de l'individualité biologique. En effet, il devient nécessaire de penser le tout formé par les associations pour comprendre le développement, de telle sorte que, s'il existe bien, du point de vue de l'évolution, une hiérarchie d'individus, l'organisme n'en constitue pas le type. Bien au contraire, l'individu typique serait la communauté formée par les associations symbiotiques.
3. Si la temporalité de l'individu en développement doit être ouverte et repensée à l'aune de l'intégration du milieu, une telle ouverture ne peut se faire qu'à partir de la prise en compte de toutes les échelles de temps. À cet égard, nous avons montré que l'étude du développement permet de rendre compte de toutes les échelles de temps auxquelles il est nécessaire de se référer pour comprendre l'individu biologique. En distinguant les échelles de temps développemental et évolutionnaire de tous les interactants, il est possible de discriminer entre les différents facteurs causaux et ainsi d'avoir une approche plus précise de l'individu.

4. En délogeant l'organisme de sa place d'individu typique et en faisant des communautés la référence de l'individu en développement, nous avons ouvert la définition de l'individu aux écosystèmes. En effet, nous avons montré que les composants de l'environnement qui expliquent la formation de l'individu peuvent aussi être abiotiques, de telle sorte que non seulement notre définition de l'individu ne prend pas l'organisme pour individu typique, mais elle ouvre à une définition écologique au sens large de l'individu, qui ne soit pas d'abord évolutionnaire. Nous avons montré à cet égard en quoi les composants abiotiques pouvaient participer de la formation et du maintien de l'individualité biologique entendue comme communauté.

De ces analyses s'est ouverte la nécessité de mettre en place les moyens et outils pour prendre en compte les données de la microbiologie. Nous avons souligné qu'il était indispensable de modifier le cadre théorique et ontologique porté par la Synthèse Moderne et qui maintient comme modèle de base une pensée généalogique de l'individualité. En présentant, à la suite des récentes études sur la microbiologie, un modèle en réseau qui tiendrait compte des différents processus par lesquels l'individualité peut se former, nous avons insisté sur la complexité des réseaux causaux et la nécessité de les penser à partir de systèmes complexes capables d'isoler mais aussi de relier les différents nœuds causaux expliquant l'individu.

L'individu en développement trouve dès lors une définition comme ensemble des interactions qui entrent dans sa composition, ce qui fait de lui un concept pluriel qui varie en fonction des interactions analysées. Le concept d'individu devient ainsi opérant dans le système d'interactions dans lequel il est analysé, en tant qu'il constitue le tout formé par les liens et réseaux qui le constituent. De sorte que l'ancienne question métaphysique de la forme se trouve précisément résolue dans une définition non métaphysique de l'individu, dans la mesure où ce que l'on nomme individu serait en pratique dépendant de la connaissance des interactions qui expliquent son développement. Ce faisant, et parce que la détermination des facteurs causaux de l'interaction est à la fois discriminante et hiérarchisante, il devient possible d'éviter le caractère holiste de certaines des positions que nous avons présentées et qui consistait à considérer tous les facteurs causaux à part égale et comme étant nécessairement intriqués.

Ce recentrement de la question de l'individu en développement sur les communautés et les interactions nous a enfin conduits à réévaluer la pertinence des modèles utilisés en biologie du développement. En effet, prendre les communautés comme individu paradigmatique et faire de l'étude du développement le lieu privilégié d'une telle redéfinition nécessite de s'interroger

sur la pertinence des modèles à partir desquels les processus développementaux sont définis. Notre analyse épistémologique de la notion de modèle développemental nous a ainsi permis non seulement de montrer la possibilité de l'usage d'organismes unicellulaires pour penser le développement, mais également de définir les symbioses comme modèles pertinents pour l'étude des processus développementaux. À travers l'analyse épistémologique et biologique des symbioses à *Wolbachia*, nous montrons ainsi que la nature des relations entre les hôtes et les symbiotes ainsi que la nature du développement de la communauté trouvent une explication dans l'examen des processus développementaux de l'association érigée en modèle.

Ainsi l'application de la définition de l'individu comme interaction à un modèle de symbiose vient-elle mettre fin aux différents biais que nous avons recensés et qui grèvent la définition tant de l'individu que du développement.

Ainsi, la définition de l'individu en développement comme le tout composé des interactions qui permettent sa formation, permet de rassembler mais aussi de dépasser les tentatives de définition du concept d'individu biologique qui ont été pensées sur la base de son développement. Nous avons en effet présenté dans notre travail les concepts d' « holobionte » et de « co-développement », utilisés respectivement pour penser l'association du génome d'une entité avec celui des micro-organismes qui le définissent, et la nécessaire ouverture du développement à tous les facteurs qui le rendent possible. Notre concept d'individu en développement, fondé sur les interactions, regroupe ces deux présupposés tout en incluant dans les facteurs déterminants des composantes écologiques sur lesquelles la sélection naturelle n'agit pas *stricto sensu*.

Enfin, puisque ce travail repose en partie sur la mise en place de nouveaux modèles d'étude ainsi que de nouvelles techniques de prise en compte des interactions, telles que *l'agent based modelling*, il nous semble que de nouvelles perspectives de recherches soient possibles, qui permettent une détermination précise des facteurs déterminants dans la formation d'un individu, afin de les isoler et de les hiérarchiser. Nous espérons avoir montré, dans ce travail, la pertinence d'une analyse de ces facteurs à partir de modèles de communautés symbiotiques, étude qui permettrait de constituer un concept d'individu biologique théoriquement et pratiquement efficace et pertinent, lui permettant de jouer le rôle théorique attendu.





# Bibliographie

- Alexander RD (1987) *The Biology of Moral Systems*, New Brunswick and London, Aldine Transactions, A Division of Transaction Publishers.
- Alvarado S, Rajakumar R, Abouheif E (2015) Epigenetic variation in the *Egfr* gene generates quantitative variation in a complex trait in ants, *Nature communications* 6 (6513).
- Amend JP, Shock EL (2001) Energetics of overall metabolic reactions of thermophilic and hyperthermophilic Archaea and bacteria, *FEMS Microbiol Rev*; 25(2):175-243.
- Ankeny RA, Leonelli S (2011) What's so special about model organisms? *Studies in History and Philosophy of Science* 42:313-323.
- Aristote, *De la Génération des animaux*, Paris, Hachette, 1887 : 734b31-735a15.
- Aristote, *Métaphysique*, Paris, Vrin, 1991.
- Aristote, *Parties des animaux*, Paris Librairie Générale Française, 2011, 642b5.
- Aristote, *Physique*, Paris, GF 2000 (2e édition revue 2002) ;
- Avital E, Jablonka E (2000) *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Baehrecke EH (2002) How Death shapes life during development, *Nature reviews*, 779-787.
- Bapteste E *et al.* (2012) Evolutionary analyses of non-genealogical bonds produced by introgressive descent, *Proc Natl Acad Sci U S A*, 109:18266–72.
- Bapteste E, Dupré J (2013) Towards a processual microbial ontology, *Biol Philos*, 28:379–404.
- Barberousse A (2014) La connaissance des espèces, in Hoquet T et Merlin F (eds) (2014) *Précis de philosophie de la biologie*, Paris, Vuibert.
- Barberousse A, Samadi S (2009) Pourquoi et comment formaliser la théorie de l'évolution ? in Heams T, Huneman P, Lecointre G, Silberstein M (eds) (2009) *Les Mondes Darwiniens*, Paris, Editions Syllepse, p. 285-303.
- Barrangou R *et al.* (2007) CRISPR provides acquired resistance against viruses in prokaryotes, *Science* 315 : 1709-1712.
- Bary (de) A (1879) De la symbiose, *Revue internationale des sciences*, III, p. 301-309.
- Bechtel W, Richardson RC (2010) *Discovering complexity: Decomposition and localization as strategies in scientific research*, Second Edition, Cambridge, MA, MIT Press/Bradford

## Books.

- Beneden (van) PJ (1878) *Les Commensaux et les parasites dans le règne animal*, 2<sup>de</sup> éd., Baillière ; 1<sup>re</sup> éd. 1875.
- Berg RD (1996), The indigenous gastrointestinal microflora, *Trends Microbiol*, 4(11) :430-5.
- Bergson H (1907) *L'Evolution créatrice*, chapitre 2, Paris, PUF, p. 54.
- Bolker JA (1995) Model systems in developmental biology, *BioEssays* 17(5):451-455.
- Bolker JA (2009) Exemplary and surrogate models: two modes of representation in biology, *Perspectives in Biology and Medicine* 52(4):485-499.
- Bonduriansky R (2012) Rethinking heredity again, *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 27, N°6, 330-336.
- Bonner JT (1980) *The Evolution Of Culture in Animals*, Princeton, N.J., Princeton University Press.
- Bonnier G (1892) Influence de la lumière électrique continue et discontinue sur la structure des arbres, *C.R.Ac.Sci.*, 115, p. 347-350.
- Bonnier G (1892) « Influence de la lumière électrique sur la structure des plantes herbacées, *C.R.Ac.Sci.*, 115, p. 475-478.
- Bonnier (1895) Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des végétaux, *Revue générale de botanique*, 7, p. 241-257.
- Bordenstein SR *et al.* (2009) Parasitism and Mutualism in Wolbachia: What the Phylogenomic Trees Can and Cannot Say, *Mol Biol Evol* ; 26(1): 231–241.
- Bouchard F (2008) Causal processes, fitness, and the differential persistence of lineages, *Philosophy of Science* 75: 560–570.
- Bouchard F (2009) La *fitness* au delà des gènes et des organismes, in Heams T, Huneman P, Lecointre G, Silberstein M (eds) (2009) *Les Mondes Darwiniens*, Paris, Editions Syllepse, p. 285-303.
- Bouchard F (2010) Symbiosis, Lateral Function Transfer and the (many) saplings of life, *Biology and Philosophy* Vol 25 (4) pp.623-641.
- Boucher DH (1994) Mutualism and cooperation, in Keller EF, Lloyd EA (eds) *The Keywords in evolutionary biology*, Harvard university press, p. 208.
- Bouchon D, Cordaux R, Grève P (2008) Feminizing *Wolbachia* and the evolution of sex determination in isopods in Bourtzis K, Miller TA, *Insect Symbiosis*, Boca Raton, FL, p. 273-294.
- Bourtzis K (2008) *Wolbachia*-based technologies for insect pest population control, *Advances*

- in Experimental Medicine and Biology* 627: 104-113.
- Bouskra D *et al.* (2008) Lymphoid tissue genesis induced by commensals through NOD1 regulates intestinal homeostasis, *Nature* 456(7221):507–510.
- Boyd R, Richerson PJ (1992) Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups, *Ethology and Sociobiology* 13(3): 171–195.
- Branda SS, Vik S, Friedman L, Kolter R (2005) Biofilms: The matrix revisited, *Trends Microbiol* 13:20–26.
- Brown JR (2003) Ancient horizontal gene transfer, *Nat Rev Genet*, 4:121-132.
- Brownstein JS, Hett E, O'Neill SL (2003) The potential of virulent *Wolbachia* to modulate disease transmission by insects, *Journal of Invertebrate Pathology* 84: 24-29.
- Bshary R, Grutter AS (2006) Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism, *Nature*, 441: 975-978.
- Buffon, *Histoire générale des animaux*, II, de la reproduction en général, IR, II, 37.
- Buller DJ (1999) *Function, Selection, and Design*, Albany, New York, SUNY Press, 1-7.
- Burian RM (1993) How the choice of experimental organism matters: Epistemological reflections on an aspect of biological practice, *Journal of the History of Biology*, 26(2), 351–367.
- Burian RM, Thieffry D (eds.) (2000) From Embryology to Developmental Biology, *History and Philosophy of the Life Sciences*, Special Issue, (3).
- Buss L (1983) Evolution, development, and the units of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 80: 1387.
- Buss L (1987) *The Evolution of Individuality*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Callebaut W, Rasskin-Gutman D (2005) (eds.) *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*, Cambridge, MIT Press.
- Calcott B, Sterelny, K (2011) A Dynamic View of Evolution, in Calcott B, Sterelny K (eds.) *The Major Transitions in Evolution Revisited*, MIT Press.
- Canguilhem G (1965 (1952)) *La connaissance de la vie*, Paris, Vrin - Bibliothèque des Textes Philosophiques.
- Canguilhem G (1966) La nouvelle connaissance de la vie. Le concept de vie, in *Études d'histoire et de philosophie des Sciences*, 5ème édition augmentée, Paris, Vrin, 1983, p. 335-364.
- Carroll SB (2001) Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity, *Nature* 409:1102–9.

- Chandebois R (1989) Le gène et la forme ou la démythification de l'ADN, *Espaces* 34.
- Chauvier S (2008) Particuliers, individus et individuation, in Ludwig P et Pradeu T (eds.) *L'individu. Perspectives contemporaines*, Paris, Vrin, p. 11-35.
- Cherni A (1998) *Epistémologie de la transparence : sur l'embryologie de A. von Haller*, Paris, Vrin, p.96.
- Child CM (1914) Susceptibility gradients in animals, *Science*, 39, p. 73-76.
- Child CM (1915), *Individuality in organisms*, Chicago, The University of Chicago Press.
- Clarke E (2010) The Problem of Biological Individuality, *Biological Theory*, 5: 312-325.
- Clarke E, Okasha S (2013) Species and Organisms: what are the problems? in Bouchard F, Huneman P (eds), *From groups to Individuals. Evolution and Emerging Individuality*, MIT Press, Vienna Series in Theoretical Biology.
- Cloak FT (1975) That a culture and a social organization mutually shape each other through a process of continuing evolution, *Man-Environment Systems* 5: 3-6.
- Conway Morris S (2003) *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe*, Cambridge University Press.
- Corel E *et al.* (2016) Network-Thinking: Graphs to Analyze Microbial Complexity and Evolution, *Trends in Microbiology*, 24(3):224-37.
- Cremer S, Armitage SAO, Schmid-Hempel P (2007) Social immunity, *Current Biology* 17: R693–R702.
- Crombach A *et al.* (2012) Efficient Reverse-Engineering of a Developmental Gene Regulatory Network, PLOS.
- Cummins R (1975) functional analysis, *The Journal of Philosophy*, Vol. 72, N° 20, pp. 741-765.
- Dagan T, Martin W (2006) The tree of one percent, *Genome Biology*, 7:118.
- Damuth J, Heisler IL (1988) Alternative formulations of multilevel selection, *Biology and Philosophy*, Volume 3, Issue 4, pp 407–430.
- Danchin E *et al* (2011) Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution, *Nature reviews, Genetics*, vol. 12, 7: 475-486.
- Danchin E, Wagner RH (2010) Inclusive heritability: combining genetic and non-genetic information to study animal behavior and culture, *Oikos* 119: 210-218.
- Davey ME, O'Toole GA (2000) Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics, *Microbiol Mol Biol Rev*, 64(4):847-67.

- Dawkins R (1976) *The Selfish Gene*, New York, Oxford University Press.
- Dawkins R (1982) *The Extended Phenotype*, New York, Oxford University Press.
- Debaise D (2002) Les Conditions d'une pensée de la relation, in Chabot P (ed.) (2002) *Simondon*, Paris, Vrin.
- Dedeine F *et al.* (2001) Removing symbiotic *Wolbachia* bacteria specifically inhibits oogenesis in a parasitic wasp, *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 6247–6252.
- Diaz Heijtz R *et al.* (2011) Normal gut microbiota modulates brain development and behavior, *Proc Natl Acad Sci U S A*, 108(7):3047-52.
- Dobson SL (2003) Reversing *Wolbachia*-based population replacement, *Trends in Parasitology* 19: 128-133.
- Doolittle WF (1999) Phylogenetic classification and the universal tree, *Science*, 284(5423):2124-9.
- Driesch H (1892) Entwicklungsmechanische Studien I-II, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 53, 160-184.
- Driesch H (1894) *Analytische theorie der organischen entwicklung*, Leipzig, W. Engelmann.
- Driesch H (1899), Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge Ein Beweis vitalistischen Geschehens, in *Arch. Entwicklungsmech.* Bd. 8.
- Duchesneau F (1987), *Genèse de la Théorie cellulaire*, Paris, Vrin.
- Dupont JC et Schmitt S (2004), *Du feuillet au gène. Une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII<sup>e</sup> XX<sup>e</sup>*, Editions Rue d'Ulm, Presses de L'Ecole normale supérieure.
- Dupré J (2012) *Processes of Life: Essays in the Philosophy of Biology*, Oxford University Press.
- Dupré J, O'Malley M (2009) Varieties of living things: Life at the intersection of lineage and metabolism. *Philosophy & Theory in Biology*, 1.
- Dupré J, O'Malley MA (2009) Philosophical Themes in Metagenomics, in Marco D (ed) *Metagenomics: Theory, Methods and Applications*, Hethersett, Norwich, Horizon Scientific Press, 183-208.
- Durando *et al.* (2007) Prenatal bisphenol A exposure induces preneoplastic lesions in the mammary gland in Wistar rats, *Environ Health Perspect*, 115:80–86.
- Dworkin M (1996) Recent advances in the social and developmental biology of the myxobacteria, *Microbiol Rev*, 60(1): 70–102.
- Finegold SM *et al.* (2002) Gastrointestinal microflora studies in late-onset autism, *Clin Infect*

*Dis 35 (Suppl 1):S6–S16.*

- Fox-Keller E (2007) The disappearance of function from “self organizing systems”, in Boogerd FC, Bruggeman FJ, Hofmeyr JHS, Westerhoff HV (eds), *Systems Biology*, Elsevier.
- Frank AB (1877) Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten, *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, vol. 2, pp. 123-200.
- Frank SA (1995) Mutual policing and repression of competition in the evolution of cooperative groups. *Nature* 377: 520–522.
- Fraune S *et al.* (2010) In an early branching metazoan, bacterial colonization of the embryo is controlled by maternal antimicrobial peptides, *Proc Natl Acad Sci, USA*, 107(42):18067–18072.
- Fux CA *et al* (2005) Survival strategies of infectious biofilms, *Trends Microbiol*, 13(1):34-40.
- Gayon J (1992) *Darwin et l'après-Darwin (une histoire de l'« Hypothèse » de sélection naturelle)*. *Histoire des idées, théorie politique et recherches en sciences sociales*, Éditions Kimé, p.78-79.
- Gayon J (1998) *Darwinism's Struggle for Survival. Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Gayon J (2006) Les organismes modèles en biologie et en médecine, in Gachelin G. (éd.) (2006) *Les organismes modèles dans la recherche médicale*, Paris, PUF, p. 9-43.
- Gachelin G (éd.) (2006) *Les organismes modèles dans la recherche médicale*, Paris, PUF.
- Gilbert SF (2003) The reactive genome, in Müller, G.B. and Newman, S.A. (eds.), *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*, Cambridge, MIT Press, p. 87-101.
- Gilbert SF (1985) *Developmental Biology*, Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Gilbert SF (2011) Expanding the Temporal Dimensions of Developmental Biology: The Role of Environmental Agents in Establishing Adult-Onset Phenotypes, *Biol Theory*, 6:65–72.
- Gilbert SF, Sarkar S (2000) Embracing Complexity: Organicism for the 21<sup>st</sup> Century, *Developmental Dynamics*, 219:1-9.
- Gilbert SF *et al.* (2012) A symbiotic view of life: we have never been individuals, *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 87, No. 4.
- Gilbert SF and Bard J (2014) Formalizing theories of development: A fugue on the orderliness of nature, in Minelli A, Pradeu T (eds.) *Towards a Theory of Development*, Oxford University Press, p. 129 – 143.
- Gilbert SF, Epel D (2015), *Ecological Developmental Biology: The Environmental Regulation*

- of Development, Health, and Evolution*, Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Glücksmann A (1951) Cell deaths in normal vertebrate ontogeny, *Biol. Rev.*, 29, 59-86.
- Godfrey-Smith P (1996) *Complexity and the Function of Mind in Nature*, Cambridge University Press.
- Godfrey-Smith P (2009) *Darwinian Populations and Natural Selection*, Oxford, Oxford University Press.
- Godfrey-Smith P. (2000) On the Theoretical Role of 'Genetic Coding,' *Philosophy of Science* 67: 26-44.
- Goldstein K (1951) *La structure de l'organisme : introduction à la biologie à partir de la pathologie humaine*, Tel Gallimard, 1983.
- Goodfield J (1969) Theories and hypotheses in Biology. Theoretical Entities and Functional Explanation, *Boston Studies in the Philosophy of Science*, vol. 5, p. 421-449.
- Gordon JI (2012) Honor thy gut symbionts redux, *Science* 336:1251–1253.
- Green BJ *et al* (2000) Mollusc-Algal Chloroplast Endosymbiosis, *Plant Physiology*, 124: 341-342.
- Griffiths PE (2001) Genetic Information: A Metaphor in Search of a Theory, *Philosophy of Science* 68: 394-412.
- Griffiths PE and Gray RD (1994) Developmental Systems and Evolutionary Explanation, *Journal of Philosophy* XCI (6): 277-304. (C1\_6).
- Griffiths PE and Gray RD (2001) Darwinism and Developmental Systems, in Oyama S, Griffiths PE and Gray RD *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, Cambridge, MA, MIT Press: 195-218.
- Griffiths PE and Gray RD (2004) The developmental systems perspective: Organism-environment systems as units of development and evolution, in Pigliucci M and Preston K (eds) (2004) *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*, Oxford and New York, Oxford University Press: 409-431.
- Gupta AP, Lewontin RC (1982) A study of Reaction Norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Evolution*, 36(5): 934-948.
- Haldane JBS (1932) *The Causes of Evolution*, Princeton University Press.
- Haller A (1751) *Réflexions sur le système de la génération de Mr de Buffon*, Genèse, p.32.
- Hamdoun A, Epel D (2007) Embryo stability and vulnerability in an always changing world, *Proc Natl Acad Sci USA* 104(6): 1745–1750.
- Hamilton WD (1964) The Genetical Evolution of Social Behaviour, *J. Theoret. Biol* 7, 1-16.

- Handelsman J *et al.* (1998) Molecular biological access to the chemistry of unknown soil microbes: a new frontier for natural products, *Chem Biol*, 5(10):R245-9.
- Hardcastle VG (2002) On the normativity of functions, in Ariew AR, Cummins R, Perlman M (eds.) (2002) *Functions*, Oxford, Oxford University Press, p. 144-156.
- Hauskeller C (2005) The Language of Stem Cell Science, in Hauskeller C, Bender W, Manzei A (eds) (2005) *Crossing Borders: Grenzüberschreitungen*, Agenda Verlag, 39-60.
- Héraclite, *Fragments*, in Thonnard FJ (1963) *Extraits des grands philosophes*, Desclée & Cie.
- Hempel CG, Oppenheim P (1948) Studies in the Logic of Explanation, *Philosophy of Science*, XV: 135–175.
- Hoerauf A *et al.* (1999) Tetracycline therapy targets intracellular bacteria in the filarial nematode *Litomosoides sigmondontis* results in filarial infertility, *J. Clin. Investigation* 103: 11-17.
- Holland BR, Jermini LS, Moulton V (2006) Improved consensus network techniques for genome-scale phylogeny, *Mol Biol Evol*, 23:848-855.
- Holtzer H (1968) Induction of chondrogenesis: A concept in terms of mechanisms, in Fleischmajer R, Billingham R, (eds) *Epithelial-Mesenchymal Interactions*, Baltimore, William and Wilkins, 152–164.
- Hoquet T (2005) *Buffon, Histoire naturelle et philosophie*, Paris Honoré champion éditeur, ch. 11, p. 395 sq.
- Hull D (1998) A Matter of Individuality, *Philosophy of science*, vol. 45, n°3.
- Hull D L (1998) *Science as a process: An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*, The University of Chicago Press.
- Huneman P (2013) Causal parity and externalisms: extensions in life and mind, *Minds and machines*, 23 (3):377-404.
- Huneman P (2014) Individuality as a theoretical scheme, *Biological Theory*, Volume 9, Issue 4, p. 361–373.
- Hurst G (1999) *Male-killing Wolbachia* in two species of insect, *Proceedings of the Royal Society* 266: 735-740.
- Huson DH, Bryant D (2006) Application of phylogenetic networks in evolutionary studies, *Mol Biol Evol*, 23:254-267.
- Huson DH, DeZulian T, Klöpper T, Steel MA (2004) Phylogenetic supernetworks from partial trees, *IEEE/ACM Trans Comput Biol Bioinform*, 1:151-158.
- Huxley TH (1852) Upon animal individuality. *Proceedings of the Royal Institute of Great*



- Britain* 11: 184–189.
- Ishikawa H (2003) Insect symbiosis: an introduction, in Bourtzis K, Miller TA, *Insect Symbiosis*, Boca Raton, FL, p. 1-21.
- Jablonka E (2002) Information: Its Interpretation, Its Inheritance, and Its Sharing, *Philosophy of Science*, 69: 578–605.
- Jablonka E, Lamb M. (2005) *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*, MIT Press.
- Jablonka E, Lamb MJ (1995) *Epigenetic inheritance and evolution: the Lamarckian dimension*, New York, Oxford University Press.
- Jacob F (1970) *La Logique du vivant, une histoire de l'hérédité*, Paris, Gallimard.
- Jacobson MD, Weil M, Raff MC (1997) Programmed cell death in animal development, *Cell*, 88, 347-354.
- Jaeger J, Laubichler M, Callebaut W (2015) The Comet Cometh: Evolving Developmental Systems, *Biol Theory*, 10:36–49.
- Janzen DH (1977) What are dandelions and aphids? *American Naturalist* 111: 586–589.
- Juchault P, Rigaud T, Mocquard JP (1993) Evolution of sex determination and sex-ratio variability in wild populations of *Armadillidium vulgare* (Latr) (Crustacea, Isopoda): a case study in conflict resolution, *Acta Oecol.* 14: 547-562.
- Kant E, *Critique de la faculté de juger*, Ak V, §64 sq, 1922.
- Kasting JF, Sierfert JL (2002) Life and the evolution of Earth's atmosphere, *Science*, 10;296(5570):1066-8.
- Kavaloski V (1974) *The Vera Causa Principle: A Historico-philosophical Study of a Metatheoretical Concept from Newton through Darwin*, PhD dissertation, University of Chicago.
- Keller EF (2002) *Making Sense of Life. Explaining Biological Development with Models, Metaphors, and Machines*, Cambridge, Harvard University Press, p. 117-119.
- Kessin RD (2001) *Dyctiostelium. Evolution, Cell biology and the Development of Multicellularity*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Khila A, Abouheif E (2010) Evaluating the role of reproductive constraints in ant social evolution, *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 617-630.
- Kloppstech K, Schweiger HG (1975) Polyadenylated RNA from *Acetabularia*, *Differentiation* 4:115–123.
- Kolenbrander PE (2000) Oral microbial communities: biofilms, interactions, and genetic

- systems, *Annu Rev Microbiol*, 54:413-37.
- Kraemer SA *et al.* (2010) Natural variation in developmental life-history traits of the bacterium *Myxococcus xanthus*, *FEMS Microbiolgy Ecology*, 73:226-233.
- Kremer N *et al.* (2009) A new case of *Wolbachia* dependence in the genus *Asobara*: evidence for parthenogenesis induction in *Asobara japonica*, *Heredity* 103: 248–256.
- Kremer N *et al.* (2012) Influence of *Wolbachia* on host gene expression in an obligatory symbiosis, *BMC Microbiology*, vol. 12.
- Kuhn TS (1983) *La Structure des révolutions scientifiques*, Flammarion, coll. « Champs », (1re éd. 1962, révision 1970).
- Kundakovic M, Champagne FA (2011) Epigenetic perspective on the developmental effects of bisphenol-A. *Brain Behav Immun* 25:1084–1093.
- Kupiec JJ (2008) *L'Origine des individus*, Le Temps des Sciences, Paris, Fayard ;
- Kupiec JJ (2012) *L'ontophylogénèse*, Editions Quae.
- Laland KN *et al* (2013) Niche construction, innovation and complexity, *Environmental Innovations and Societal Transitions*, 11.
- Lalande A (1899) *La dissolution opposée à l'évolution dans les sciences physiques et morales*, Paris, Alcan, p. 74-78.
- Laplane L (2011) Le mystère de la genèse des individus, *Critique*, 764-765, p. 143-152.
- Laubichler MD, Maienschein J (2005) Development. *New Dictionary of History of Ideas*, p.570.
- Laven H (1967) Speciation and evolution in *Culex pipiens*, in Wright JW, Pal R, *Genetics of insect vectors of disease*, Elsevier, Amsterdam, 251-275.
- Le Dantec, F (1896) *Théorie nouvelle de la vie*, Paris, Alcan, p. 262.
- Lederberg J (1966) Experimental genetics and human evolution, *The American Naturalist* 100:519-531.
- Leibniz, *Discours de métaphysique*, Art. 8, Paris, Gallimard, 2004.
- Leibniz, *Monadologie*, Paris, Gallimard, 2004.
- Lenoir T (1982) *The Strategy of Life*, D. Reidel, Dordrecht.
- Leuckart R (1851) *Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung der Arbeitstheilung in der Natur. Ein Beitrag zur Lehre vom Generationswechsel*. Giessen: Ricker.

- Lewontin RC (1970) The Units of Selection, *Annual Review of Ecology and Systematics* 1. 18.
- Lewontin RC (1991) *Biology as Ideology: The Doctrine of DNA*, New York, Harper Collins.
- Lewontin RC (1994) *Inside and outside: Gene, environment and organism*, Clark University press.
- Lewontin RC (2000) *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*, Harvard University Press, p.53.
- Loeb J (1916) *The organism as a whole, from a physicochemical viewpoint*, New York, Putnam, ch.XII.
- Loison L (2010) *Qu'est-ce que le néolamarckisme ? Les biologistes français et la question de l'évolution des espèces, 1870-1940*, Préface de Michel Morange, Paris, Vuibert.
- Love AC (2006). Evolutionary morphology and evo-devo: hierarchy and novelty, *Theory in Biosciences*, 124:317–333.
- Love AC (2008) Explaining evolutionary innovation and novelty: criteria of adequacy and multidisciplinary prerequisites, *Philosophy of Science* 75:874–886.
- Love AC (2014) The erotetic organization of developmental biology, in Minelli A and Pradeu T (eds) *Towards a Theory of Development*, Oxford: Oxford University Press, p. 33–55.
- Love AC, Travisano M (2013) Microbes modeling ontogeny, *Biology & Philosophy* 28: 161–188.
- Lovelock J (2000) *Gaia: A New Look at Life on Earth*, Oxford University Press.
- Lüscher M (1961) Air conditioned termite nests, *Scientific American* 205(1): 138-145.
- Lyon P (2007) From quorum to cooperation: lessons from bacterial sociality for evolutionary theory, *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*; 38(4):820-33.
- Maienschein J (1991) T.H. Morgan's Regeneration, Epigenesis, and (W)holism, in Charles Dinsmore (ed) *History of Regeneration Research*, Cambridge, Cambridge University Press, 133-149.
- Maienschein J (2000) Competing Epistemologies and Developmental Biology, in Creath R, Maienschein J (eds), *Biology and Epistemology*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Maienschein J (2005) Epigenesis and Preformation, Stanford Encyclopedia of Philosophy.
- Maienschein J (2011) 'Organization' as Setting Boundaries of Individual Development, *Biological Theory*, vol.6: 73-79.

- Maienschein J (2014) *Embryos under the Microscope*, Cambridge, Harvard University Press.
- Mameli M (2004) Nongenetic Selection and Nongenetic Inheritance, *Brit. J. Phil. Sci.* 55, 35-71.
- Mandoli DF (1998) What ever happened to Acetabularia? Bringing a once-classic model system into the age of molecular genetics, *Int. Rev. Cytol.* 182:1–67.
- Margulis L (1991) *Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis*, Cambridge, MA, The MIT Press.
- Margulis L Sagan D (2002), *L'univers bactériel*, Paris, Seuil, p.138.
- Margulis L, Sagan D (2003 cop. 2002), *Acquiring genomes: a theory of the origins of species*, New York, Basic books.
- Marshall H, Wolbach SB (1924) Studies on rickettsia-like microorganisms in insects, *Journal of Medical Research*, 44: 329-74.
- Martin W (1996) Is something wrong with the tree of life? *Bio Essays*, 18:523-527.
- Matsui H (2015) *L'individualité biologique comme problème : du polype à Bergson*, thèse présentée et soutenue publiquement le 16 décembre 2015 en vue de l'obtention du doctorat de Philosophie de l'Université Paris Ouest Nanterre La Défense, sous la direction de Thierry Hoquet, p. 222.
- Maynard-Smith J and Szathmary E (1995) *The Major Transitions in Evolution*, Oxford and New York, W. H. Freeman Spektrum.
- Mayr E (1961) Cause and Effect in biology, *Science*, vol.134, p.1501-1506.
- Mayr E (1969) Discussion: Footnotes on the philosophy of biology. *Philosophy of Science* 36:197–202.
- McFall-Ngai MJ (2002) Unseen forces: the influence of bacteria on animal development. *Developmental Biology*. 242: 1-14.
- McFall-Ngai M *et al.* (2013) Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences, *PNAS USA*, vol. 110 n° 9, 3229–3236.
- McShea DW, Brandon RN (2010) *Biology's first law*, The University of Chicago Press.
- McShea DW, Venit E (2002) Testing for bias in the evolution of coloniality: A demonstration in cyclostome bryozoans, *Paleobiology* 28: 308-327.
- Michod R E (1997) Evolution of the individual, *The American Naturalist* 150, S5-S21.
- Michod R E (1999) *Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*, Princeton, NJ: Princeton University Press.

- Michod RE (2007) Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life, *PNAS*, 104 (Suppl 1), p. 8613.
- Michod RE, Nedelcu AM (2003) On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality. *Integrative and Comparative Biology* 43(1): 64–73.
- Minelli A (2003) *The Development of Animal Form*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Minelli A (2011) Animal Development, an Open-Ended Segment of Life, *Biol Theory* 6:4–15.
- Mitchell SD (2004) Why integrative pluralism? *E:CO* Special Double Issue Vol. 6 Nos. 1-2 p. 81 – 91.
- Mittal VA, Ellman LM, Cannon TD (2008) Gene-environment interaction and covariation in schizophrenia: The role of obstetric complications. *Schizophr Bull* 34:1083–1094.
- Morange M (2005) *Les Secrets du vivant*, Paris, La découverte (2<sup>e</sup> édition, 2012).
- Morange M (2011) Development and Aging, *Biol. Theory*, 6 :59-64.
- Moret Y, Juchault P, Rigaud T (2001) *Wolbachia* endosymbiont responsible for cytoplasmic incompatibility in a terrestrial crustacean: effects in natural and foreign hosts, *Heredity* 86: 325-332.
- Morgan TH (1936) *Embryologie et génétique*, Paris, Gallimard, collection L'avenir de la science.
- Mossio M, Saborido C, Moreno A, Fonctions : Normativité, Téléologie et Organisation, in Ricqlès A, Gayon J, en collaboration avec Mossio M. (eds.) (2009) *Épistémologie de la catégorie de fonction : des sciences de la vie à la technologie*, Presses Universitaires de France.
- Motte A, Rutten C, Somville P (éds.) (2003) *Philosophie de la forme : Eidos, Idea, Morphé dans la philosophie grecque des origines à Aristote*, Louvain, Peeters.
- Needham J (1930) *The sceptical biologist*, New York, Norton.
- Nicoglou A (2013), La plasticité du vivant : histoire d'un concept et enjeux pour la biologie, Thèse en vue de l'obtention d'un doctorat en philosophie, soutenue le 19 novembre 2013, sous la direction de Jean Gayon et Philippe Huneman, Université Paris 1.
- Nyhart L K, Lidgard S (2011) Individuals at the Center of Biology: Rudolf Leuckart's Polymorphismus der Individuen and the Ongoing Narrative of Parts and Wholes. With an Annotated Translation, *J Hist Biol*, 44: 373.
- Nyholm V *et al.* (2000) Establishment of an animal–bacterial association: Recruiting symbiotic *vibrios* from the environment, *PNAS* Vol 97, n°18, 10231–10235.
- O'Malley MA (2015) Endosymbiosis and its implications for evolutionary theory, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112: 10270–10277.

- O'Malley M, Dupré J (2007) Size doesn't matter: Towards a more inclusive philosophy of biology, *Biology and Philosophy* 22 (2):155-191.
- O'Malley MA, Powell R (2016) Major problems in evolutionary transitions: how a metabolic perspective can enrich our understanding of macroevolution, *Biology & Philosophy*, Volume 31, Issue 2, p. 159–189.
- O'Malley MA, Soyer OS, Siegal ML (2015) A Philosophical Perspective on Evolutionary Systems Biology, *Biol Theory*,10:6–17.
- Ochman H, Moran NA (2001) Genes lost and genes found: evolution of bacterial pathogenesis and symbiosis, *Science* 11; 292(5519):1096-9.
- Oda K, Kitano H (2006) A comprehensive map of the toll-like receptor signaling network, *Mol Syst Biol*, 2:2006.0015.
- Odling-Smee FJ, Laland KN, Marcus WF (2003) *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton University Press.
- Okasha S (2006) *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford: Oxford University Press.
- O'Neill SL *et al* (1997) *In vitro* cultivation of *Wolbachia pipientis* in an *Aedes albopictus* cell line, *Insect Mol. Biol.*, 6: 33-39.
- O'Neill SL, Hoffmann AA, Werren JH (1997) *Influential passengers: inherited microorganisms and arthropod reproduction*, New York, Oxford University Press.
- Oyama S (1985) *The ontogeny of information*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Oyama S, Griffiths PE and Gray RD (2001) *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, Cambridge, MA, MIT Press.
- Pander C (1817) *Dissertatio inauguralis sistens historiam metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit*, Wurzburg.
- Papp B *et al.* (2011) Systems-biology approaches for predicting genomic evolution, *Nat. Rev. Genet*, 12, 591–602.
- Paracer S, Ahmadjian V (2000) *Symbiosis: An Introduction to Biological Associations*, Oxford, Oxford University Press.
- Paternotte C (2014) Coopération et altruisme, in Hoquet T, Merlin F (eds) *Précis de philosophie de la biologie*, Paris, Vuibert.
- Peberdy JF (1980) *Developmental Microbiology*, Glasgow and London, Blackie.
- Perru O (2003) *De la société à la symbiose* (vol.1), Paris, Vrin, p.36.
- Perru O (2007) *De la Société à la symbiose*, Paris, Vrin.

- Pieau C (1996) Temperature variation and sex determination in reptiles, *BioEssays*, 18: 19–26.
- Pradeu T (2007) *L'immunologie et la définition de l'identité biologique*, Thèse pour l'obtention du grade de docteur en philosophie, Université Paris 1.
- Pradeu T (2008) Qu'est-ce qu'un individu biologique ? in Ludwig P et Pradeu T (eds.) *L'individu. Perspectives contemporaines*, Paris, Vrin.
- Pradeu T (2010) The Organism in Developmental Systems Theory, *Biological Theory* 5(3) 2010, 216–222.
- Pradeu T (2010) What is an organism? An immunological answer, *Hist. Phil. Life Sci.*, 32, 247-268.
- Pradeu T (2011) A Mixed Self: The Role of Symbiosis in Development, *Biological Theory* 6(1): 80-88.
- Pradeu T (2013) Immunity and the emergence of individuality, in Bouchard F and Huneman P (eds.) *From Groups to Individuals: Perspectives on Biological Associations and Emerging Individuality*, Cambridge, MA: MIT Press.
- Pradeu T, Carosella ED (2006), On the definition of a criterion of immunogenicity, *Proceedings of the National Academy of the Sciences USA (PNAS)*, 103(47): 17858-61.
- Pradeu T, Laplane L, Morange M, Nicoglou A, Vervoort M (2011) The Boundaries of Development, *Biol. Theory* 6:1-3.
- Pradeu T, Laplane L, Prévot K, Hoquet T, Reynaud V, Fusco G, Minelli A, Orgogozo V, and Vervoort M. (2016), Defining 'development', *Current Topics in Developmental Biology*, 117, 171-183, special anniversary issue edited by Paul Wassarman.
- Prévot K (2014) Organisme et individu, in Hoquet T et Merlin F (eds) *Précis de philosophie de la biologie*, Paris, Vuibert.
- Queller DC (2000) Relatedness and the fraternal major transitions, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364 (1533), p. 3143.
- Queller DC, Strassmann JE (2009) Beyond society: The evolution of organismality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364: 3143.
- Raff RA (1996), *The Shape of life*, The University of Chicago Press.
- Raff RA (2000) Evo-devo: the evolution of a new discipline, *Nature Reviews Genetics* 1, 74-79.
- Rajakumar R *et al.* (2012) Ancestral developmental potential facilitates parallel evolution in Ants, *Science* 335, 79–82.
- Rasgon JL (2008) Using predictive models to optimize *Wolbachia*-based strategies for

- vectorborne disease control, *Advances in Experimental Medicine and Biology* 627: 114-125.
- Ratnieks FL, Foster KR, Wenseleers T (2011) Darwin's special difficulty: the evolution of "neuter insects" and current theory, *Behavioral ecology and sociobiology*, 65(3), 481-492.
- Ricqlès A, Gayon J, en collaboration avec Mossio M (Eds.) (2009) *Épistémologie de la catégorie de fonction : des sciences de la vie à la technologie*, Presses Universitaires de France.
- Rivera MC, Jain R, Moore JE, Lake JA (1998) Genomic evidence for two functionally distinct gene classes, *Proc Natl Acad Sci USA*, 95:6239-6244.
- Rivera MC, Lake JA (2004) The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes, *Nature*, 431:152-155.
- Robert JS (2004) *Embryology, Epigenesis, and Evolution: Taking Development Seriously*, Monograph Collection.
- Roger J (1964) Les sciences de la vie dans la pensée française du XVIIIe siècle, *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, vol. 17, n°2, p. 182-191.
- Rosenberg E *et al.* (2007) The role of microorganisms in coral health, disease, and evolution. *Nat. Rev. Microbiol.* 5, 355-362.
- Roux W (1890) *Gesammelte Abhandlungen über die Entwicklungsmechanik der Organismen*, Leipzig, Wilhelm Engelmann.
- Rumpho ME *et al.* (2008) Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*, *PNAS*, 105 (46): 17 867-17 871.
- Ruse M (1980) Charles Darwin and group selection, *Annals of Science*, 37(6), 615-630.
- Russell ES (1916) *Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology*, London, J. Murray.
- Sagan L (1967) On the origin of mitosing cells, *Journal of Theoretical Biology*, Vol.14, No.3, p. 225-274.
- Sapp J (1987) *Beyond the Gene: Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*, New York, Oxford University Press.
- Sapp J (1994) *Evolution by Association: A History of Symbiosis*, Oxford University Press, NY.
- Sarkar S (1996) Decoding Coding — Information and DNA, *BioScience* 46: 857-864.
- Saunders JW (1966) Death in embryonic systems, *Science*, 154, 604-612.



- Savage DC (1977) Microbial ecology of the gastrointestinal tract, *Annu Rev Microbiol*, 31:107-33.
- Sélosse M.A (2009) *La Symbiose : structures et fonctions, rôle écologique et évolutif*, Paris, Magnard-Vuibert.
- Serbus LR *et al.* (2011) A feedback loop between Wolbachia and the Drosophila gurkenmRNP complex influences Wolbachia titer, *J Cell Sci* 124(Pt 24):4299–4308.
- Shannon C (1948) A Mathematical Theory of Communication, *Bell System Technical Journal*, 27: 379–423, 623–656.
- Shapiro JA (1998) Thinking about bacterial populations as multicellular organisms, *Annual Review of Microbiology*, 52:81-104.
- Shea N, Pen I, Uller T (2011) Three epigenetic information channels and their different roles in evolution, *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1178–1187.
- Shi Y-B, Ishizuya-Oka A (1996) Biphasic intestinal development in amphibians: embryogenesis and remodeling during metamorphosis, *Curr. Top. Dev. Biol*, 32, 205-235.
- Shimkets LJ (1999) Intercellular signaling during fruiting-body development of *Myxococcus xanthus*, *Annu Rev Microbiol*. 53:525-49.
- Shin SC *et al.* (2011) Drosophila microbiome modulates host developmental and metabolic homeostasis via insulin signaling, *Science* 334(6056):670–674.
- Shulze J, Schierenberg E (2011) Evolution of embryonic development in nematodes, *EvoDevo* 2:18.
- Simon HA (1962) The architecture of complexity, *Proceedings of the American Philosophical Society*, Vol. 106, No. 6, p. 467-482.
- Simon HA (1980) *The sciences of the artificial*, Cambridge, MIT Press.
- Simondon G (1964) *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, Editions Jérôme Millon.
- Simondon G (1964) *L'individu et sa genèse physico-biologique*, Paris PUF.
- Slack J (1991), *From Egg to Embryo. Regional Specification in Early Development*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Slack J (2004) *Biologie du développement*, De Boeck supérieur, p.17.
- Slack J (2005) *Essential Developmental Biology* (2nd ed.). Blackwell.
- Sober E (2000 (1993)), *Philosophy of Biology*, Boulder, Colorado, Westview Press, Oxford, Oxford University Press.

- Sober E, Wilson DS (1998) *Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, New York, Harvard University Press.
- Spemann H (1924) Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren, *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 100, 599-638.
- Star SL, Griesemer JR (1989) Institutional Ecology, “Translation” and Boundary Objects: Amateurs and Professionals in Berkeley’s Museum of Vertebrate Zoology, 1907-39, *Social Studies of Science*, vol. 19, Issue 3, p. 393.
- Starr DJ, Cline TW (2002) A host parasite interaction rescues *Drosophila* oogenesis defects, *Nature* 4; 418(6893):76-9.
- Sterelny K., Smith KC., Dickison M. (1996). The extended replicator, *Biology and Philosophy*, 11, 377–403.
- Sterelny K, Griffiths PE (1999) *Sex and Death: An Introduction to Philosophy of Biology*, The University of Chicago Press.
- Stouthamer R, Kazmer DJ (1994) Cytogenetic of microbe associated parthenogenesis, consequences for gene flow in *Trichogramma* wasps, *Heredity* 73: 317-327.
- Stouthamer R, Luck RF (1993) Influence of microbe-associated parthenogenesis on the fecundity of *Trichogramma deion* and *T. pretiosum*, *Entomol. Exp. Appl.* 67: 183-192.
- Sturtevant AH (1932) The use of mosaics in the study on the developmental effects of genes, *Proceedings in the Sixth International Congress of Genetics*, 304. New York, Macmillan.
- Sullivan R *et al.* (2006) The International Society for Developmental Psychobiology annual meeting symposium: Impact of early life experiences on brain and behavioral development, *Dev Psychobiol* 48:583–602.
- Taylor MJ, Bandi C, Hoerauf A (2005) *Wolbachia* bacterial endosymbionts of filarial nematodes, *Advances in Parasitology*, 60: 245-284.
- Thompson CRL, Fu Q, Buhay C, Kay RR, Shaulsky G (2004) A bZIP/bRLZ transcription factor required for DIF signaling in *Dictyostelium*, *Development*, 131:513–23.
- Traniello JFA *et al.* (2002) The development of immunity in a social insect: Evidence for the group facilitation of disease resistance, *PNAS*, vol 99, n°10 : 6837-6842.
- Trivers R (1971) The Evolution of Reciprocal Altruism, *Quarterly review of Biology*, 46: 35-57.
- Turley AP *et al.* (2009) *Wolbachia* infection reduces blood-feeding success in the Dengue Fever mosquito, *Aedes aegypti*, *PLoS Neglected Tropical Diseases* 3: e516.
- Turnbaugh PJ *et al.* (2007) *The human microbiome project*. *Nature*, 449, 804–810.

- Turner JS (2000) *The Extended Organism: The Physiology of Animal-built Structures*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Turner JS (2001) On the Mound of *Macrotermes michaelseni* as an Organ of Respiratory Gas Exchange, *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(6), 798–822.
- Uller T (2013), Non genetic inheritance and evolution, in K. Kampourakis (ed) *The Philosophy of Biology: a Companion for Educators*, Dordrecht: Springer.
- Vanderberg *et al.* (2008) Perinatal exposure to the xenoestrogen bisphenol-A induces mammary intraductal hyperplasias in adult CD-1 mice, *Reprod Toxicol*, 26:210–219.
- Vaux DL, Korsmeyer SJ (1999) Cell death in development, *Cell*, 96, 245-254.
- Velicer GJ *et al.* (2000) Developmental cheating in the social bacterium *Myxococcus xanthus*, *Nature*, Vol. 404, 598-601.
- Velicer GJ *et al.* (2002) Rescue of Social Motility Lost during Evolution of *Myxococcus xanthus* in an Asocial Environment, *Journal of Bacteriology*, vol. 184, n°10, p. 2719–2727.
- Van Valen L (1989) Three paradigms of evolution, *Evolutionary Theory* 9: 1–17.
- Vom Saal *et al.* (2007) Chapel Hill bisphenol-A expert panel consensus statement: integration of mechanisms, effects in animals, and potential to impact human public health at current levels of exposure. *Reprod Toxicol* 24:131–133.
- Von Baer CE (1828) *Über Entwicklungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion*, Königsberg, Bornträger.
- Von Uexküll J (1909) *Umwelt und Innenwelt der Tiere*, Berlin, J. Springer, 261.
- Waddington CH (1939) *An Introduction to Modern Genetics*, London: George Alien & Unwin.
- Waddington CH (1940) *Organisers and Genes*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Waddington CH (1956) Embryology, epigenetics and biogenetics, *Nature*, 177: 1241.
- Waddington CH (1956) *Principles of Embryology*, New York, The Macmillan Company.
- Waddington CH (1957) *The Strategy of the Genes*, London, George Allen & Unwin.
- Waddington CH (1959) Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters, *Nature*, 183: 1654-5.
- Waddington CH (1966) *New patterns in genetics and development*, New York, Columbia University Press.
- Wadia *et al.* (2007) Perinatal bisphenol A exposure increases estrogen sensitivity of the

- mammary gland in diverse mouse strains, *Environ Health Perspect*, 115:592–598.
- Weismann A (1885) *Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung*, Jena, Fischer.
- Weismann A (1892) *Das Keimplasma: eine Theorie der Vererbung*, Jena, Fisher.
- Weiss BL, Maltz M, Aksoy S (2012) Obligate symbionts activate immune system development in the tsetse fly, *J Immunol* 188(7): 3395–3403.
- Werren JH, Zhang W, Guo LR (1995) Evolution and phylogeny of *Wolbachia*: reproductive parasites of arthropods, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 261: 55-63.
- West SA *et al.* (2007) Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection, *Journal of evolutionary biology*, 20(2), 415-432.
- West-Eberhard MJ (2003) *Developmental Plasticity and Evolution*, New York, Oxford University Press, ch.2.
- Withead A (1929) *Procès et Réalité*, Paris, nrf, Editions Gallimard, Chapitre X « Procès ».
- Whitworth DE (ed.) (2008) *Myxobacteria: Multicellularity and Differentiation*, Washington DC, American Society for Microbiology.
- Wilson EB (1896) *The Cell in Development and Inheritance*, Macmillan, New York.
- Wilson J (1999) *Biological Individuality. The Identity and Persistence of Living Entities*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Wilson J (2000) Ontological butchery: Organism concepts and biological generalizations. *Philosophy of Science* 67: 301–311.
- Wimsatt WC (1974) Complexity and Organization, in Schaffner KF, Cohen RS (eds) *Boston Studies in the Philosophy of Science*, Vol. 20, D. Reidel, Dordrecht, 67–86.
- Wolff KF (1769) *Theoria Generationis*, Halle, Hendel.
- Wolff KF (1770) De formatione intestinorum praecipue, tum et de animo spurio, aliisque partibus embryonis gallinacei, nondum visis, *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*, 14, p.359-372.
- Wolpert L (1968) The French flag problem: a contribution to the discussion on pattern development and regulation, in Waddington C. H. (ed.), *Towards a Theoretical Biology*, Vol.1. Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 125–33.
- Wolpert L *et al.* (1998) *Principles of development*, Oxford University Press.
- Wolpert L, Tickle C (2011) *Principles of Development*, Fourth edition, Oxford University Press.

Woodward J (2003) *Making Things Happen: A Theory of Causal Explanation*, Oxford University Press.

Wright L (1973) Functions, *Philosophical Review*, 82, p. 139-168.

Xu J, Gordon JI (2003) Honor thy symbionts, *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2;100(18):10452-9.

Yen J, Barr AR (1971) New hypothesis of the cause of cytoplasmic incompatibility in *Culex Pipiens*, *Nature*: 657-58.

Zhao Y, Potter SS (2002) Functional comparison of the *Hoxa4*, *Hoxa10* and *Hoxa11* homeoboxes, *Developmental Biology* 244:21-36.