

Université de Montréal

Préformation et épigénèse en développement

*Une analyse épistémologique de l'Entwicklungsgeschichte après Darwin
et de l'Entwicklungsmechanik*

par

GHYSLAIN BOLDUC

Département de philosophie
Faculté des arts et des sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures et postdoctorales
en vue de l'obtention du grade de Ph.D. en philosophie

Janvier 2017

© GHYSLAIN BOLDUC, 2017

Résumé

L'objectif premier de cette thèse est de démontrer l'existence d'une logique de la découverte embryologique à l'œuvre dans la genèse de l'*Entwicklungsmechanik* et renouvelant l'opposition entre préformation et épigenèse. L'articulation d'une typologie du développement et d'une heuristique mécaniste alimente d'une part la réduction causale des phénomènes. L'expérimentation embryologique dévoile d'autre part des phénomènes complexes de régulation épigénétique qui forcent les biologistes à transformer leurs modèles explicatifs.

Cette thèse analyse d'abord le rôle de la théorie darwinienne dans l'établissement d'une heuristique mécaniste appliquée à la morphologie. L'*Entwicklungsgeschichte* d'Ernst Haeckel opère alors la synthèse du programme embryologique de Karl von Baer et de la théorie darwinienne et la réduction physiologique de l'épigenèse typologique schématisée par la loi biogénétique de récapitulation. Une physiologie du développement s'émancipe de la méthodologie haeckelienne et de son cadre phylogénique. Prenant le relais de la physique du développement menée par Wilhelm His (1874), Wilhelm Roux réalise une synthèse physiologique du darwinisme dans *Der Kampf der Theile im Organismus (La Lutte des parties dans l'organisme* 1881). Une troisième partie de la thèse est consacrée à l'*Entwicklungsmechanik* et à ses rapports avec le néo-darwinisme d'August Weismann. On y retrace les étapes primordiales de la conception nucléo-idioplasmique de l'hérédité. Les découvertes de la mitose et de la fécondation (1873-1884), combinées à la théorie de Carl von Nägeli (1884), servent de préalables au néo-préformationnisme weismannien; dès 1885, Weismann postule ainsi une prédétermination interne du développement qui se réaliserait par division inégale de qualités héréditaires sises dans l'architecture chromatique du noyau. Cette théorie trouve appui dans des expérimentations de destruction de blastomères (Chabry 1887, Roux 1888) mais est remise en cause par la découverte de la *Theilbildung* (Hans Driesch 1892). La réorganisation des destins morphogénétiques de cellules en différenciation (*Umdifferenzierung*) échapperait donc à la modélisation mécanique du développement. Deux issues au problème sont analysées: (1) l'invention du premier modèle d'induction embryonnaire (Driesch 1894) combinée à une épigenèse néo-vitaliste; (2) la théorie

organiciste d'Oscar Hertwig, alliant les principes de la théorie cellulaire à une critique de l'application biologique de la causalité mécanique. L'analyse épistémologique des moments fondateurs de l'embryologie expérimentale éclaire comment une logique de la découverte a pris en compte présupposés préformationnistes et modèles mécanistes, structurant ainsi le devenir de la biologie développementale contemporaine.

Mots-clés : Préformation; histoire des sciences; épigénèse; Entwicklungsmechanik; Haeckel; épistémologie; embryologie; mécanisme; biologie; Roux-Weismann; logique de la découverte; vitalisme; téléologie.

Abstract

The main goal of this dissertation is to demonstrate the existence of a logic of embryological discovery which contributed to the genesis of *Entwicklungsmechanik*, and which renewed the opposition between preformation and epigenesis. On the one hand, the synthesis between a typology of development and a mechanistic heuristic led to a causal reductionist account of phenomena. Embryological experimentation, on the other hand revealed complex processes of epigenetic regulation which forced biologists to transform their models of explanation.

This dissertation begins with an analysis of the role of Darwinism in the development of a mechanistic heuristic applied to morphology. Ernst Haeckel's *Entwicklungsgeschichte* proposed a synthesis between Karl von Baer's embryological program and Darwinism, which led to a physiological-reductionist view of typological epigenesis on the basis of the recapitulation law. A physiology of development thus frees itself from Haeckelian methodology and its phylogenic framework. While relying on Wilhelm His' physics of development (1874), Wilhelm Roux carried out a physiological synthesis of Darwinism in *Der Kampf der Theile im Organismus (The Struggle of Parts in the Organism)* (1881). The third part of this dissertation examines the *Entwicklungsmechanik* and its relationship to August Weismann's Neo-Darwinism. The essential steps of the nuclear-idioplasmic theory of heredity are then described. The discoveries of mitosis and fertilization (1873-1884), combined with Carl von Nägeli's theory (1884), served as preconditions to Weismann's Neo-Preformationism. By 1885 Weismann postulates the existence of an internal predetermination of development, which would be carried out by unequal division of inherited qualities located in the nucleus chromatic architecture. This theory is first supported by experiments on blastomere destruction (Chabry 1887, Roux 1888), but it ends up being challenged by the discovery of *Theilbildung* (Hans Driesch 1892). The coordinated actions of differentiating cells which led to the reorganization of their morphogenetic fates (*Umdifferenzierung*) could not be accounted for by a mechanical model of development. Two outcomes are then examined: (1) the development of the first model of embryonic induction (Driesch 1894) coupled with a Neo-vitalistic

epigenesis; (2) Oscar Hertwig's organicism, which combined principles of cell theory with a rejection of the use of mechanistic causality in biology. An epistemological analysis of experimental embryology's founding principles thus shows how a logic of discovery has structured the evolution of contemporary developmental biology by taking into account preformationist ideas and mechanistic models.

Keywords: Preformation; history of science; epigenesis; Entwicklungsmechanik; Haeckel; epistemology; embryology; mechanism; biology; Roux-Weismann; logic of discovery; vitalism; teleology.

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	iii
Table des matières.....	v
Liste des figures.....	viii
Citation des ouvrages en allemand.....	ix
Remerciements.....	x
Introduction.....	1
PREMIÈRE PARTIE :	
La réforme darwinienne de l' <i>Entwicklungsgeschichte</i> : un triomphe mécaniste?.....	22
Chapitre 1	
Heuristique mécaniste et métaphysique des programmes darwiniens.....	23
1.1 Rudolph Virchow, représentant du néo-criticisme pré-darwinien.....	24
1.2 Réceptions matérialiste et néo-kantienne de la <i>Descendenztheorie</i>	28
1.3 Anton Dohrn: la théorie des annélides est-elle néo-kantienne?.....	38
1.4 Conclusion.....	50
Chapitre 2	
Palingenèse et cænogenèse : Haeckel et la nouvelle problématique du développement.....	53
2.1 Haeckel héritier de Karl von Baer : intégration d'une typologie du développement.....	53
2.2 La constitution de la séquence morphologique: de Darwin à Haeckel.....	64
2.3 La projection de la séquence au sein d'individus physiologiques.....	78
2.4 Conclusion.....	98

DEUXIÈME PARTIE :

De His à Roux. Vers l'établissement d'une physiologie du développement.....103

Chapitre 3

His contre Haeckel: explications historique et mécanique de l'ontogenèse.....104

3.1 L'embryogenèse en trois dimensions: déduction mécanique et expérimentation.....112

3.2 Le renouveau du préstructuralisme par une histoire physiologique du développement...124

3.3 Explication, objectivité et représentation: entre typologie et mécanisme.....138

3.4 Conclusion.....164

Chapitre 4

La Lutte des parties dans l'organisme (1881): une synthèse physiologique du darwinisme...169

4.1 L'adaptation fonctionnelle comme complément à la sélection naturelle.....175

4.2 La dimension téléologique: la structuration des individus biologiques.....182

4.3 La lutte des parties comme mécanisme ontogénétique et homéostatique.....191

4.4 Conclusion.....201

TROISIÈME PARTIE :

L'Entwicklungsmechanik à la conquête de l'invisible.....205

Chapitre 5

La révolution karyokinétique: développement du préformationnisme idioplasmique.....206

5.1 Réductionnisme et organicisme au sein de la théorie protoplasmique.....208

5.2 La continuité historique du noyau et sa structure chromatique (1873-1884).....216

5.3 Le sens de la division indirecte.....227

5.4 La théorie idioplasmique de Carl von Nägeli (1884).....238

5.5 L'appropriation de la théorie idioplasmique par August Weismann.....252

5.6 Conclusion.....264

Chapitre 6

La mécanique du développement interprétée. De l'auto-différenciation à la mosaïque.....	267
6.1 E. Pflüger et l'isotropie de l'œuf: premier acte d'une embryologie expérimentale.....	267
6.2 L' <i>Entwicklungsmechanik</i> : la naissance d'un programme de recherche.....	277
6.3 Mosaïcisme et post-génération: retour à une typologie du développement.....	284
6.4 Laurent Chabry et la tératologie expérimentale.....	294
6.5 Conclusion.....	309

Chapitre 7

L' <i>Umdifferenzierung</i> : l'obstacle épigénétique des modèles mécaniques.....	311
7.1 De la post-génération à la <i>Theilbildung</i> : Driesch et la démonstration épigénétique.....	312
7.2 Roux et la sauvegarde de la théorie mosaïciste.....	322
7.3 L'hérédité en mosaïque (1892): Weismann et la nature intime du plasma germinal.....	329
7.4 Driesch, disciple de Kant: finalité naturelle et néo-vitalisme.....	350
7.5 Oscar Hertwig et la critique du mécanisme: la revanche de l'organisme élémentaire.....	372
7.6 Conclusion.....	389

Conclusion.....	393
-----------------	-----

Bibliographie.....	414
--------------------	-----

Liste des figures

Figure 1 : Vue latérale de l' <i>Amphioxus</i> larvaire (Kowalevsky 1867).....	40
Figure 2 : Le nauplius de <i>Penaeus</i> (F. Müller 1869).....	71
Figure 3 : La zoé du crabe et la zoé de <i>Penaeus</i> (F. Müller, 1869).....	72
Figure 4 : Schéma du choc du coeur (Marey 1868).....	118
Figure 5 : Progression du développement cérébral du poulet (His 1874).....	121
Figure 6 : Disque germinal à la quinzième heure d'incubation (His 1874).....	127
Figure 7 : Embryon du chien et embryon humain âgés de 4 semaines (Haeckel 1868).....	138
Figure 8 : Neurulations du chien, du poulet et de la tortue (Haeckel 1868).....	140
Figure 9 : L'embryon de Krause comparé à celui du poulet et de l'humain (His 1880).....	161
Figure 10 : Le processus de division sous l'effet de l'acide acétique (Schneider 1873).....	216
Figure 11 : La fusion solaire des noyaux (O. Hertwig 1876).....	221
Figure 12 : Stades de la dislocation phylogénétique du site de germination chez les hydroméduses (Weismann 1883a).....	255
Figure 13 : Production de demi-embryons de la grenouille <i>R. esculenta</i> (Roux 1888).....	286
Figure 14 : Faces dorsales d'un embryon de grenouille, d'un demi-embryon et de trois quarts d'embryon (Roux 1888).....	287
Figure 15 : Hémisphère d'une demi-blastula d'oursin (Driesch 1892 I).....	319
Figure 16 : Phylogénie des cellules osseuses de la patte avant du triton (Weismann 1892).....	342
Figure 17 : Schéma du système cellulaire de différenciation (Driesch 1894).....	352
Figure 18 : Induction d'une gastrula en formation (Driesch 1894).....	355
Figure 19 : Diagramme d'un système harmonique-équipotentiel (Driesch 1908).....	368

Citations des ouvrages en allemand

Nous avons cité directement les traductions françaises et anglaises d'ouvrages écrits en langue allemande lorsque nous les jugions fidèles aux textes originaux. Dans la majorité de ces cas, nous avons également fait référence aux ouvrages originaux et certains termes ont parfois été précisés à même la citation, entre encadrés. Comme de nombreux ouvrages n'ont toutefois jamais été traduits, plusieurs traductions de passages cités sont les nôtres. Ces citations sont toujours accompagnées du texte original en note de bas de page afin de permettre au lecteur d'en vérifier directement la justesse.

Remerciements

Mes remerciements les plus enthousiastes et les plus sincères vont en tout premier lieu à mon directeur de recherche, le professeur émérite François Duchesneau. Ma rencontre avec ce dernier a été décisive dans mon cheminement philosophique et professionnel. J'ai d'abord eu l'immense honneur d'obtenir sa confiance et son soutien privilégié tant sur le plan académique que personnel. Ma lecture assidue de ses ouvrages, combinée à nos nombreuses conversations et à sa révision éclairante de mes travaux ont constitué une formation dirigée d'une valeur inestimable.

Merci aux professeurs du Département de philosophie de l'Université de Montréal, qui grâce à la qualité de leurs séminaires m'ont permis d'approfondir ma formation philosophique. Merci également à Christophe Malaterre de m'avoir cordialement accueilli dans ses séminaires. Merci à mes amis et collègues Antoine Corriveau-Dussault, Anne-Marie Gagné-Julien, Céline Riverin et Sophia Rousseau-Mermans pour nos nombreux échanges passionnés et complices des dernières années. Merci à mon grand ami Denis Courville, qui alimente dans une complicité fraternelle mon parcours philosophique depuis plus de quinze ans.

Cette thèse n'aurait pu être réalisée sans le soutien financier du Conseil de recherche en sciences humaines (CRSH), auquel se sont ajoutées une bourse d'excellence du Département de philosophie ainsi qu'une bourse de perfectionnement de mon directeur de recherche.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude envers mes amis et complices Janik et Jean-François, qui m'ont beaucoup épaulé au quotidien dans cette aventure. Mes parents, Johanne et Robert, ont également toute ma reconnaissance pour leur amour et leur soutien inconditionnels. Mes tendres remerciements à mon épouse Alicia, pour sa compréhension et son appui dans les moments difficiles. Ma dernière pensée est réservée à ma fille Maëlle, dont les interrogations que suscitaient les mots incompréhensibles et mystérieux qui remplissaient mon écran d'ordinateur étaient empreintes de fascination, de curiosité et d'admiration.

Introduction

Au début des années 1970, la philosophie de la biologie s'établit définitivement comme discipline dans le monde anglo-saxon en remplissant une fonction intellectuelle particulière : la défense de l'autonomie de la biologie face à l'idéal réductionniste d'une science unifiée par le modèle universel de la physique. C'est notamment par l'accomplissement de cette tâche qu'elle émerge de la philosophie des sciences et procède à la différenciation de ses propres analyses théoriques, problématiques et controverses, sans toutefois renier sa filiation avec sa discipline-mère. Si le vivant est traditionnellement un thème porteur de la philosophie occidentale, la philosophie de la biologie se distingue de l'épistémologie des sciences de la vie, dont l'approche historique est caractéristique d'une tradition française (et plus largement continentale) qui, marquée par les travaux de Gaston Bachelard et de Georges Canguilhem, s'était jusqu'à récemment développée de manière plus ou moins autonome.

En effet, certains épistémologues de la biologie, tels Jean Gayon, François Duchesneau et Philippe Huneman, ont érigé des ponts disciplinaires et méthodologiques entre ces deux traditions. Plus ou moins privée de la construction historique de son objet, la philosophie de la biologie comblerait par ces rapprochements une lacune manifeste, ne serait-ce qu'en éclairant l'analyse de ses concepts et de ses problématiques par une trame thématique historiquement constituée. Or, les bénéfices d'une telle alliance seraient réciproques; la présente étude, qui s'inscrit en continuité avec l'épistémologie historique, se munit de certaines innovations philosophiques pour approfondir l'analyse de ses objets, notamment sur la question des fonctions, de l'émergence, du réductionnisme et de la causalité. Ces deux approches apparaissent donc complémentaires, car la constitution des systèmes théoriques de la connaissance biologique est analogue à celle des systèmes organiques. En leur dimension synchronique, ces systèmes font entre autres l'objet d'une décomposition analytique de leur architecture fonctionnelle; mais seule une perspective diachronique donne accès à leur architectonique fondatrice, qui organise et institue, dans sa progression temporelle et

empirique, un réseau logique composé de principes, d'axiomes, de modèles, d'analogies et de concepts. Par ce regard rétrospectif, l'épistémologue appréhende les modalités rationnelles de structuration du savoir positif, y décèle les problèmes fondamentaux qui sont toujours à l'œuvre et projette, de manière prospective, des pistes de solution actuelles qui s'avèrent cohérentes et adaptées au rassemblement contextuel de ces modalités.

Tandis qu'un dialogue persistant entre ces deux traditions devrait favoriser un métissage disciplinaire souhaitable, la valeur de l'histoire des sciences semble pourtant remise en cause dans un contexte d'éclatement de la méthodologie historiographique en l'absence d'un programme de recherche solidement institutionnalisé qui afficherait clairement ses ambitions épistémologiques. Comme les anciennes divisions programmatiques de l'histoire des sciences – représentées par les écoles philosophique, sociologique et historienne¹ – faisaient obstacle aux symbioses méthodologiques possibles, leur dépassement aurait laissé place à un pluralisme qui possède assurément ses vertus, mais au prix d'une hétéronomie en mal d'une réflexion éclairée sur la nature rationnelle de l'objet scientifique².

Ramenée aujourd'hui sous l'étiquette inclusive d'« histoire des sciences et des techniques », l'épistémologie historique peine à démontrer sa légitimité face aux exigences historiennes de l'historiographie qui, dans un souci d'épuration préalable des présupposés dogmatiques, compte élaborer ses méthodes en fonction des particularités locales des objets à l'étude³. Comme nous l'avons exprimé dans un ouvrage à paraître, nous partageons à cet égard la thèse d'Imre Lakatos, selon laquelle « des présupposés méthodologiques conditionneraient toujours la saisie d'une relative “logique interne” de l'histoire, logique qui est également retracée par la reconstruction rationnelle inhérente à toute narration historique de la science ». Ainsi, l'ambition d'une détermination strictement *a posteriori* de la méthode qui serait entièrement informée de l'objet empirique, aurait comme conséquence « de refouler à notre insu l'action latente de présupposés non assumés ». Dans sa quête de scientificité, l'histoire des sciences ne saurait se dispenser d'« une recherche épistémologique préalable et continue sur la

1 Voir Grimoult, C. (2003). *Histoire de l'histoire des sciences. Historiographie de l'évolutionnisme dans le monde francophone*. Paris: Droz.

2 Sur cette question, voir notamment Duchesneau, F. (2001). Histoire et philosophie des sciences: une stratégie de convergence. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 23(1), 87-103.

3 Ce projet est entre autres exprimé par Rey, A.-L. (2013). Introduction. Dans A.-L. Rey (dir.), *Méthode et histoire. Quelle histoire font les historiens des sciences et des techniques?* Paris: Classiques Garnier.

spécificité de la rationalité scientifique et de son développement historique »⁴.

La source profonde des divergences entre les différentes tendances méthodologiques en histoire des sciences ressort, croyons-nous, de l'adoption de différents statuts ontologiques de l'argumentation scientifique et de ses éléments théoriques. Rarement assumée de manière explicite, cette adoption conditionne néanmoins la perspective épistémologique sur la chose épistémique : la connaissance positive est-elle formée d'un ensemble de *croyances* jugées comme vraies par une communauté d'experts conditionnée par des matrices psycho-sociales, ou est-elle plutôt une *structure symbolique émergente*, dont l'évolution s'accomplirait, en vertu de normes rationnelles d'institution inhérentes à sa finalité épistémique, de manière plus ou moins indépendante des individus qui y prennent part? Ce questionnement ne doit pas faire figure de faux dilemme et y répondre n'est pas chose simple, mais nous avons la conviction que son traitement initié par le philosophe Karl Popper et amélioré par Lakatos⁵, connu sous le nom d'*épistémologie évolutionnaire*, offre les bases fondamentales de son esquisse. Il ne s'agirait pas ici d'exposer dans le détail la théorie poppérienne et sa justification rationnelle d'un espace symbolique émergent comme produit exo-somatique de l'évolution humaine⁶. Tout au plus, mettons l'accent sur le fait que les choix conceptuels de l'épistémologue – parlant de « structures théoriques », de leur « architectonique » ou de leur « genèse » – s'inscrivent sans doute dans un jeu de métaphores, mais dénotent, par cette médiation analogique, des objets sémantiques dont sont postulés, d'abord l'existence dans un certain « espace » d'intelligibilité, ensuite un développement historiquement et rationnellement organisé. Il faut donc insister sur le besoin urgent pour la détermination méthodologique de l'histoire des sciences d'une réflexion, voire d'un débat, sur le statut ontologique de ces entités théoriques et sur leurs modalités d'émergence et de transformation.

Comme ces objets épistémiques sont historiquement constitués, la valeur

4 Bolduc, G. (2017 à paraître). Mirko Grmek face à Karl Popper: à la défense de la valeur épistémologique de l'histoire des sciences. Dans P.-O. Methot (dir.), *Concepts et méthode dans l'œuvre de Mirko D. Grmek*. Paris: Matériologiques.

5 Dans *Mirko Grmek face à Karl Popper (Idem.)*, nous avons néanmoins mis en évidence que l'on peut à la fois se montrer critique envers le dogme internaliste de Lakatos et sa réécriture rationnelle de l'histoire, tout en souscrivant à une relative autonomie de la connaissance objective.

6 Cette thèse est articulée de manière cohérente dans Popper, K. (1998). *La connaissance objective*. (Traduit par J.-J. Rosat). Paris: PUF.

épistémologique de l'histoire des sciences résiderait ainsi tant dans la schématisation concrète de ces objets à partir d'un matériau historique composé de diverses sources documentaires (articles scientifiques, essais théoriques, monographies, manuscrits, correspondances, etc.) que dans la confrontation empirique d'approches et de modèles issus de la philosophie des sciences. Ensemble, la philosophie des sciences et l'épistémologie historique ont le projet commun de retracer les parcours logiques menant à la découverte, l'une mettant surtout en relief ce qu'ils ont de spécifique, voire d'universel, l'autre relevant également leurs particularités contextuelles. À cet égard, nous partageons avec François Duchesneau la conviction qu'on ne saurait « se donner une représentation philosophique de la science qui ne s'articule à une compréhension historiquement instruite de l'émergence et de la structuration des connaissances et pratiques scientifiques en leur diversité même »⁷. L'histoire des sciences est donc le « laboratoire de l'épistémologie ». C'est d'ailleurs en vertu de cette étroite collaboration disciplinaire que l'épistémologie assurerait son statut non pas de « métascience », mais de science objective du savoir positif, car elle confronterait ses propres constructions théoriques à une source empirique qui lui serait extérieure, soit les développements passés de la connaissance scientifique.

Pour notre part, nous adhérons globalement à la définition programmatique du domaine spécifique de l'histoire des sciences telle que formulée par Mirko Grmek : « le domaine spécifique de l'histoire des sciences est l'étude et l'explication de la genèse et des transformations des structures du savoir scientifique »⁸. La présente thèse, dédiée à l'étude de la genèse de l'embryologie expérimentale, s'inscrit pleinement dans ce champ d'investigation. Elle part de l'hypothèse selon laquelle le renouvellement de la problématique classique du développement par Wilhelm Roux (1885), problématique prenant typiquement la forme d'une opposition conceptuelle entre la préformation et l'épigenèse, est une condition épistémologique de possibilité de l'émergence de l'embryologie expérimentale. Or, notre étude possède également une dimension proprement philosophique. Dans la mesure où la récurrence

7 Duchesneau, F., *Histoire et philosophie des sciences*, p. 92.

8 Grmek, M. (1979). Définition du domaine propre de l'histoire des sciences et considérations sur ses rapports avec la philosophie des sciences. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 1(1), p. 4.

historique de cette opposition semble façonner les théories de la génération depuis Aristote et, plus récemment, la biologie développementale dans sa problématisation constituante, elle serait susceptible de contenir des modes d'intelligibilité antinomiques qui, appliqués à un nouveau champ spécifique de phénomènes, orienteraient la théorisation du développement dans des voies antagonistes, toutes deux étant plus ou moins cohérentes avec les faits empiriques privilégiés. Inhérents aux modalités de la rationalité biologique, ces modes alimentaient une dialectique parente de celle que l'on retrouve entre la téléologie et le mécanisme, s'avérant ainsi un élément clé de la découverte en biologie. Abordons d'abord cette thématique et son institution dans le cadre de l'*Entwicklungsmechanik*, programme de recherche principal d'embryologie expérimentale.

Préformation et épigénèse

La persistance historique du débat entourant la nature préformée ou épigénétique du développement, en plus de la variété phénoménale de ses projections schématiques sur des problèmes analogues (psychologiques, anthropologiques, éthiques, etc.), confère certainement à cette dualité le statut de problème philosophique classique. La reconnaissance de son universalité doit être aussitôt pondérée par une contextualisation accrue de chaque champ particulier d'occurrence sémantique, car le couple *préformation et épigénèse* partage le sort de tous les grands concepts : redéfinitions logiques, transports analogiques, équivoques récurrentes, manipulations rhétoriques et sophistiques. Si un concept ne se transmet qu'au prix d'un malentendu, il y a, au-delà de la continuité superficielle du signifiant et de ses manifestations discursives, des réseaux logiques et sémantiques submergés qui déterminent son rôle épistémologique au sein de théories historiquement situées. Il s'agit donc de cerner les modalités régionales de leurs manifestations et d'en analyser les fonctions rationnelles avant de correctement rendre compte de ce caractère universel.

D'emblée, s'impose une distinction majeure entre deux problèmes qui, bien qu'intimement liés par la nature même du développement, sont, de manière globale, théoriquement et historiquement discernables : le problème de la *structure* du germe et celui

de la *détermination causale* du développement. Trouvant ses origines dans les théories antiques de la génération, mais qui fut remis à l'ordre du jour par le succès croissant des modèles mécanistes d'explication, le premier occupa intensément les philosophes et naturalistes des XVII^e et XVIII^e siècles. Globalement, il s'agissait de déterminer si l'organisme était plus ou moins formé *ab initio* dans le germe (si tel est le cas, s'ajoute le problème de l'origine d'une telle structure initiale), ou s'il n'acquerrait sa structure anatomique visible qu'à partir d'une matière germinale plus ou moins homogène, par le biais de transformations morphologiques. Deux pôles théoriques définissaient les hypothèses répondant à cette problématique, soit celui de la préformation complète d'un germe miniature, soit celui de sa formation *de novo*.

À des fins de clarification conceptuelle, nous désignons le premier comme la thèse de la *préstructuration* (non pas comme action structurante, mais comme façon d'être structurée). Afin de nous référer à cette thèse, nous écartons intentionnellement le terme de « préformation », d'abord parce que nous lui réservons, à l'instar de Roux, un sens « profond », soit l'*antériorité de la forme*. Si nous n'empruntons pas davantage le terme « préexistence des germes »⁹, c'est d'abord parce que la théorie de l'emboîtement originel n'est, selon l'analyse de Jacques Roger, qu'une solution théorique philosophiquement contingente et extrinsèque au problème de l'origine de la structure de l'organisme en tant que tel. Par ailleurs, nous nommons l'alternative à la préstructuration *épigénèse formelle*, dans le but de la distinguer de sa thèse homonyme appartenant à la problématique de la détermination causale. Cette dernière, qui s'imposa méthodologiquement à l'occasion de l'émergence de l'*Entwicklungsmechanik* dans les années 1880, opposait également deux thèses : celle de la prédétermination causale et « interne » des transformations morphogénétiques, nous nous référerons donc à la thèse de la *prédétermination* ou encore au « néo-préformationnisme » (terme d'Oscar Hertwig); celle de la détermination systémique et multi-factorielle de ces transformations – notamment sous l'influence qualitative des conditions ambiantes et de la corrélation cellulaire – que nous nommons *épigénèse causale*. Cette précision conceptuelle s'avérera nécessaire afin d'élucider les nombreux amalgames conceptuels et théoriques, dont l'histoire des sciences du vivant fut à

9 Roger, J. (1997). *The Life Sciences in Eighteenth-Century French Thought*. Stanford University Press. pp. 259, 260.

la fois actrice et témoin.

Au cours de cette histoire, les nombreuses réanimations de l'opposition entre préformation et épigénèse au sein de programmes de recherche émergents, qui s'opéraient toujours en vertu d'une redéfinition plus ou moins explicite des concepts empruntés, suggéraient l'existence de la permanence trans-théorique de principes heuristiques, voire métaphysiques, *essentiellement* préformationnistes et épigénétistes. C'est d'ailleurs sur cette permanence que se fondait la légitimité de telles appropriations symboliques dans de nouveaux contextes de problématisation. La croyance en l'existence de telles préconceptions trans-historiques à l'origine des théorisations particulières du développement s'est ainsi peu à peu implantée, au point où une stratégie de réfutation d'une théorie développementale pourrait fondamentalement s'appuyer sur la dénonciation de ces préjugés méta-théoriques sous-jacents, tandis que les infirmations empiriques y jouent un rôle secondaire. Par exemple, ce commentaire de Richard Lewontin en avant-propos à un ouvrage programmatique de la DST (*developmental system theory*) illustre parfaitement cette stratégie :

As Oyama points out, in the struggle between preformationists and epigenicists it is really the preformationists who won, although we do not believe that there is a tiny man in each sperm cell. Instead, it is claimed that there is the `blueprint` or `computer program` or `information` necessary to specify the organism already present in the fertilized egg. But what important difference is there except in mechanical details between a preformed individual and all the information necessary to specify that individual? The metaphor of "development" rules our problematic.¹⁰

Résolument, le diable est dans les détails! Concrètement, l'analyse approfondie de théories rivales démontrera qu'une thèse préformationniste ou épigénétiste dépend largement de la découverte de mécanismes, comme la mitose et la séparation de la ligne germinale, ou encore de résultats expérimentaux, tel l'engendrement de développements embryonnaires complets à partir de moitiés isolées d'embryon. L'hypothèse embryologique s'élabore souvent à la lumière de nouvelles données empiriques, et non pas uniquement à partir de présupposés méta-théoriques auxquels une explication *ad hoc* rendrait l'expérience conforme.

Les divers commentateurs de cette histoire – théoriciens et historiens de la biologie – ne sont sans doute pas les premiers responsables de l'équivoque entourant cette antinomie

10 Souligné par l'auteur, Oyama, S. *et al.* (2000). *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*. Duke University Press. p. xii.

classique. En effet, Wilhelm Roux fut à l'origine de la toute première récupération analogique du débat classique entre préformationnistes et épigénétistes, afin d'y associer la problématique centrale de son propre programme de recherche. De manière stratégique, c'est à l'occasion de son tout premier *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo (Traité de mécanique du développement de l'embryon 1885)*¹¹ qu'il effectua, sous le signe de la continuité avec la grande tradition embryologique, son entrée dans l'histoire. Selon Roux, les victoires de l'embryologie descriptive (*Entwicklungsgeschichte*) ont rendu possible l'élaboration d'une véritable *cinématique* du développement, c'est-à-dire l'étude des mouvements morphogénétiques indépendamment des causes qui les produisent. Or, l'objectif du programme rouxien d'embryologie expérimentale est précisément l'établissement d'une *cinétique*, c'est-à-dire une théorie causale de ces mouvements. Sous une approche résolument analytique, Roux définira l'*Entwicklungsmechanik* comme « la science des qualités et effets des combinaisons de l'énergie menant au développement »¹². Devant l'énigme du rôle des déterminants héréditaires par rapport à l'ontogenèse, l'embryologiste doit établir une discrimination conceptuelle primaire entre les causes internes du développement, c'est-à-dire héréditaires, et les causes externes, source de variations adaptatives. Appliquée de manière rationnelle et ciblée, la méthode expérimentale permettra donc d'appréhender ces causes, de les catégoriser convenablement et finalement de déterminer si le développement s'avère une production de variations réelles, ou seulement apparentes.

En effet, cette nouvelle problématique à laquelle les zoologistes sont confrontés, n'est donc pas sans rappeler, nous dit Roux, l'opposition classique entre l'épigénèse (*Epigenese*) et l'« évolution » (*Evolution*). D'emblée, le choix du terme « évolution », qui s'imposera rapidement comme le terme officiel désignant les théories « prédéterministes » ou « néo-préformationnistes »¹³ parmi les principaux acteurs du débat, est motivé tant par des raisons historiques qu'étymologiques. Le mot latin *evolutio*, qui sera utilisé tel quel par ces mêmes

11 Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. *Zeitschrift für Biologie*, 9(3), 411-526.

12 *Die Entwicklungsmechanik im allgemeineren Sinne ist, mit Bevorzugung ihres kinetischen Theiles, als die Wissenschaft von der Beschaffenheit und den Wirkungen derjenigen Combinationen von Energie zu bezeichnen, welche Entwicklung hervorbringen. Ibid.*, p. 413.

13 Plusieurs commentateurs qualifient les thèses relatives au problème de la détermination causale du développement comme étant « néo-préformationnistes » et « néo-épigénétistes » (par exemple, Davidson, E. H. (1968). *Gene Activity in Early Development*. (1^e éd.). New York: Academic Press.).

acteurs à l'occasion, signifie « déroulement » ou « développement », faisant référence à l'acte de déplier des parties qui existent déjà sous une forme compacte. Albrecht von Haller fut le premier à parler de l'*evolutionis theoria* en référence à la théorie de la préexistence des germes de Malpighi et de Swammerdam, et l'usage fut adopté par Charles Bonnet et autres adeptes de la préstructuration¹⁴. Or ce concept, qui sera effectivement destiné à de nombreuses mutations logiques, dénotera éventuellement le développement embryonnaire de manière générale, sans qu'une allégeance au préstructuralisme n'y soit signifiée; ainsi, le mot anglais « development », choisis par T. Huxley comme traduction du concept *Entwicklung*, était souvent accompagné d'*evolutio* entre parenthèses. Grâce à l'initiative de Roux, c'est notamment¹⁵ à l'occasion du débat autour la nature causale de l'ontogenèse que l'évolution retrouva, du moins en Allemagne, un sens préformationniste, sans toutefois faire entièrement référence aux anciennes théories préstructuralistes : *Evolution* renvoyait désormais à la thèse de la prédétermination. Ce n'est qu'en vertu de la popularité grandissante de la philosophie naturaliste d'Herbert Spencer, qui extrapolait le principe de Karl von Baer de différenciation progressive en l'appliquant au développement des espèces, des sociétés humaines et à l'ensemble de la cosmogenèse, que le terme « évolution » s'imposera peu à peu comme synonyme en biologie de « transmutation des espèces » et, de manière générale, deviendra l'expression de choix pour signifier une transformation graduelle et continue d'un objet ou d'un phénomène.

Ainsi, Roux reconnaissait naturellement les résultats probants des analyses embryologiques de Christian Pander, favorables à la conclusion épigénétiste, mais l'étude approfondie des causes du développement permettait désormais de saisir cette opposition classique dans un « sens plus profond »¹⁶. Cette réappropriation d'une telle alternative théorique n'est donc pertinente que lorsqu'elle permet l'approfondissement de la

14 Bowler, P. J. (1975). The changing meaning of "evolution". *Journal of the History of Ideas*, 36(1), p. 96.

15 Ellegård explique pour sa part cette nouvelle évocation des anciennes hypothèses préformationnistes par une insatisfaction générale à l'égard de la sélection naturelle comme principe explicatif de la transmutation des espèces. Plusieurs zoologistes, tels Agassiz et Mivart, se seraient ainsi tournés vers des explications mettant l'emphase sur la prédestination des processus évolutionnaires, suivant des lois développementales analogues aux lois embryogéniques. Ellegård, A. (1958). *Darwin and the General Reader: the Reception of Darwin's Theory of Evolution in the British Periodical Press, 1859-1872*. University of Chicago Press. pp. 272-273.

16 Roux, W., *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo*, p. 414.

compréhension phénoménale du développement en tant que telle, par l'établissement de nouveaux paramètres de problématisation et de nouvelles pistes d'investigation qui, espère-t-on, mèneront une fois de plus à un nouveau verdict, et de manière plus significative, à de nouvelles avancées épistémiques. D'ailleurs, cette logique antinomique de la découverte serait elle-même toujours renouvelée par l'énigme fondamentale de la génération : comment est-il possible qu'un germe microscopique soit en mesure de produire un organisme semblable à l'organisme générateur en entier? Cette énigme constitue sans doute le fil problématique reliant le programme de recherche de Dölliger, Pander et von Baer à l'*Entwicklungsmechanik* malgré des divergences méthodologiques évidentes.

Dans toute sa spécificité phénoménale, cette énigme renvoie pourtant à un problème d'ontologie classique : celui de *la nécessité et de la contingence*. Ainsi, la question des *possibilités* morphologiques et fonctionnelles qu'engendre le devenir ontogénétique relie philosophiquement les problèmes de structuration initiale et de détermination causale du développement :

*L'épigenèse ne signifie pas seulement la manifestation de formes variées par des forces formatrices, ou encore par la complexité exceptionnelle d'un substrat interne, mais bien la néoformation de la diversité dans le sens le plus fort du terme, c'est-à-dire le réel accroissement d'une diversité effective. En contre-partie, l'évolution est la simple manifestation perceptible de différences latentes pré-existantes.*¹⁷

L'activité philosophique et savante a longtemps été associée à la capacité de saisir la nécessité nomologique ultime derrière l'apparence de contingence à l'origine des variations irrégulières du phénomène vital. Même au sein de plusieurs théories épigénétistes formelles, soit le devenir morphogénétique ne laisse aucune place à la contingence en obéissant à une stricte prédétermination des puissances en formation (J. T. Needham)¹⁸, soit il est étroitement contenu dans des balises typologiques spécifiques (von Baer) dont la sortie ne peut être provoquée que par une perturbation accidentelle des conditions d'exercice. Même l'expérience tératologique

17 [...] bedeutet alsdann Epigenesis nicht bloss die Bildung mannigfacher Formen durch die Kräfte eines formal einfachen, aber vielleicht in seinem Innern ausserordentlich complicirten Substrates, sondern die Neubildung von Mannigfaltigkeit im strengsten Sinne, die wirkliche Vermehrung der bestehenden Mannigfaltigkeit. Evolution dagegen ist hiernach das bloss Wahrnehmbarwerden präexistirender latenter Verschiedenheiten. *Ibid.*, p. 414.

18 Duchesneau, F. (2012). *La Physiologie des Lumières: empirisme, modèles et théories*. Paris: Classiques Garnier., pp. 422-429.

est fondée sur une séparation ontologique entre la production *artificielle* d'accidents et les lois universelles assurant la régularité des processus *naturels* qu'elle suppose. C'est d'ailleurs en ce sens que Bernard Balan souligne que von Baer « exclut du développement par différenciation toute néoformation, et réintroduit par ce biais dans l'épigénèse un préformationnisme de l'Idée »¹⁹. Comme l'épigénèse formelle ne constituait dans certains cas qu'une actualisation de formes pré-existantes se trouvant en puissance dans un substrat matériel, il est quelque peu ironique qu'une potentielle victoire de l'« évolutionnisme » causal confirmerait une fois de plus certains fondements de théories épigénétistes de jadis.

En soulevant l'inachèvement de la problématique « profonde » du développement, c'est-à-dire celle de sa possible *prédestination*, Roux réévalue le potentiel *générateur* du développement. Privée de la téléologie baérienne (caractéristique de la théorie de von Baer), l'heuristique mécaniste greffée à la méthode expérimentale est l'une des conditions de possibilité méthodologiques d'une telle entreprise. En sa partie négative, elle évacue toute forme de téléologie transcendante à l'origine des constructions explicatives et des généralisations empiriques; en sa partie positive, elle guide l'expérimentation et la formulation d'hypothèses vers la recherche analytique de la nécessité causale devant ultimement mener à un plan topographique des causes efficientes du développement. Si cette carte révèle que « l'énergie »²⁰ impliquée dans les directions génétiques provient essentiellement de sources « internes » ou « héréditaires », alors nous n'aurons affaire qu'à une *apparence d'épigénèse* (en accord avec la racine étymologique d'« épigénèse » : *formation externe*), de manière analogue aux métamorphoses « apparentes » postulées par les préstructuralistes précédant l'ascension de l'*Entwicklungsgeschichte*. En effet, une détermination « autonome » du développement signifierait que les potentialités totales de l'œuf sont égales, et non pas supérieures, à ses potentialités réelles²¹. Seule une *différenciation corrélative* rendant possible une véritable adaptation fonctionnelle aux fluctuations des conditions ontogénétiques mènerait à la

19 Balan, B. (1979). *L'ordre et le temps. L'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIX^e siècle*. Paris: Vrin, p. 17.

20 Roux, W., *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo*, p. 423.

21 Ce sont en ces termes que Pascal Ide définit la préformation. Ide, P. (2004). *Le zygote est-il une personne humaine?* Editions Pierre Téqui. pp. 214, 215. Hans Driesch parlait déjà de « potence prospective » (potentialités totales) et de « valeur prospective » (potentialités réelles). (1894). *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.

conclusion inverse. En contexte darwinien, la décomposition analytique de la nécessité en son niveau mécanique ouvre la voie de la contingence dans la détermination de l'être organique, tant au niveau de la genèse des espèces qu'au niveau de la génération des organismes. Certes, Roux n'envisage nullement, au point culminant de ses recherches, la confirmation d'une configuration causale unilatéralement épigénétique, ce qui livrerait le destin cellulaire à la merci des irrégularités circonstanciées du milieu. Sa tâche est plutôt de déterminer le partage actuel des deux principes formateurs du développement individuel, c'est-à-dire l'*hérédité* et l'*adaptation*. À cet égard, l'intime parallélisme entre d'une part, la représentation antinomique « préformation-épigénèse » à la base de la construction des hypothèses et d'autre part, le dualisme schématique « interne-externe » qui fixe l'explication causale, est manifeste. Cette fois, une possible résolution synthétique de l'opposition est envisageable à l'horizon, en vertu de la complémentarité anticipée de ces principes ontogénétiques, dont le programme rouxien aurait directement hérité du morphologiste darwinien Ernst Haeckel (1866). Prédétermination et épigénèse causales représenteraient donc les extrémités du spectre théorique de l'*Entwicklungsmechanik*, plutôt que deux positions strictement irréconciliables.

Tandis que l'actualisation de cette ancienne alternative fut rapidement adoptée par August Weismann, Oscar Hertwig et E. B. Wilson parmi plusieurs acteurs de l'*Entwicklungsmechanik*, le zoologiste américain Charles O. Whitman (1842-1910) remit pour sa part en doute sa pertinence en soulignant les nombreux paradoxes et difficultés d'une telle réappropriation historique. Dépourvue de convergence « essentielle », cette comparaison ne vaudrait pas, malgré son adhésion générale, de courir les dangers que représentent les confusions et amalgames potentiels : « our present difficulties do not arise in consequence of a return to the old position, but rather as the result of its abandonment, and a general advance that enables us to approach the problem from a much higher level ».²² Pour Whitman, tant les avancées histologiques et embryologiques que la théorie de la descendance avec modifications rendent les présupposés épistémologiques d'autrefois désuets et étrangers au contexte actuel. Ainsi, l'ensemble heuristique combinant la théorie cellulaire à la théorie darwinienne accorde

22 Whitman, C. O. (1896). Evolution and epigenesis. Dans C. O. Whitman (dir.), *Biological Lectures Delivered at the Marine Biological Laboratory of Wood's Holl in the Summer Session of 1894* (p. 205-225). Boston: Ginn & Company. pp. 208, 215.

désormais à l'hérédité la fonction d'assurer la continuité organique par le moyen de la génération. Or l'« évolution » était, nous dit Whitman, la négation absolue tant de l'hérédité que de la génération, tandis que l'épigenèse niait la continuité organisationnelle entre les corps générateurs et les corps générés²³. D'une part, la théorie cellulaire a démontré la production germinale par la division de germes préexistants, invalidant empiriquement l'hypothèse d'une origine épigénétique du germe comme formation morphologiquement nouvelle et ahistorique; d'autre part, la nouvelle intelligibilité des mécanismes à l'origine de cette continuité organique confère à l'hérédité une base rationnelle en tant que principe architectonique de nature physiologique. Pont théorique nécessaire à l'ambitieuse synthèse de la morphologie évolutionnaire et de l'histologie microscopique, l'hérédité représente ainsi le principe qui réunirait rétrospectivement ces positions en apparence antinomiques : « it teaches us that the germ may stand for two things, which the old philosophy held to be irreconcilable : namely, something *already* accomplished as well as something yet to be accomplished »²⁴. Désormais dépassée, l'aporie *Charybde ou Scylla* fait donc figure de faux dilemme. Depuis la précision croissante des microstructures chromosomiques et protoplasmiques, s'est finalement établi un certain consensus tant à l'égard de la réalité incontestée d'une véritable morphogenèse par différenciation cellulaire, qu'à l'égard de la reconnaissance d'une structuration initiale de l'œuf fécondé et du rôle génétique de l'organisation finalitaire qu'elle incarne. Selon Whitman, la problématique qui anime ses contemporains est donc toute autre, et concerne plutôt le degré d'autonomie des déterminants héréditaires, leur nature et la dimension causale des mécanismes périphériques de régulation.

Dans le fil directeur de cette étude, mentionnons seulement que s'il y a « passé mort et passé vivant »²⁵, autant Roux que Whitman défendent leurs positions respectives en mettant en valeur la vitalité actuelle de l'héritage de cette période mouvementée de l'histoire de la biologie développementale. La différence se situe dans la nature de cet héritage; tandis que Roux dégage des « profondeurs » épistémologiques le problème de la *prédestination* et des

23 Whitman, C. O. (1896). Bonnet's theory of evolution. Dans C. O. Whitman (dir.), *Biological Lectures Delivered at the Marine Biological Laboratory of Wood's Holl in the Summer Session of 1894* (p. 225-240). Boston: Glinn & Company. p. 226.

24 Whitman, C. O., *Evolution and Epigenesis*, p. 215.

25 Duchesneau, F., *Physiologie des Lumières*, p. 10.

potentialités de développement pour y justifier la réanimation symbolique du duo préformation-épigenèse, et ce malgré le caractère périmé des problématiques « de surface », Whitman tâche de départager, par une reconstruction historique qui se veut consensuelle, ce qui ressort respectivement des domaines des connaissances périmées et des connaissances sanctionnées. Comme ces dernières ne se sont intégrées dans de nouveaux ensembles théoriques que par la découverte insoupçonnée de leur réelle complémentarité, il serait vain, selon Whitman, de redonner vie à une vieille opposition définitivement résolue par l'activité dialectique de la science.

Particulièrement dans la troisième partie de cette thèse, une analyse approfondie de la trajectoire des concepts de préformation et d'épigenèse et de leur destin théorique au sein de l'*Entwicklungsmechanik* permettra d'élucider la dimension épistémologique de ce que nous avons appelé une *logique antinomique de la découverte*. Lorsqu'elle débouche sur une solution synthétique, celle-ci n'y parviendrait de manière intelligible qu'à l'intérieur d'un contexte de justification formé par la combinaison d'accès à de nouvelles falsifications et corroborations empiriques, ainsi qu'à de nouveaux outils théoriques permettant de désamorcer l'aporie inhérente à ce mode binaire de formulation. D'entrée de jeu, le cas du couple préformation-épigenèse apparaît particulièrement digne d'intérêt, car il se serait métamorphosé au cours des nombreux reports analogiques dans le but de recréer une telle logique au sein de nouvelles stratégies épistémiques, tout en préservant un fond problématique essentiel : le rapport entre le développement et ses conditions initiales, définissant par le fait même sa nature. Signe qu'il constituera un enjeu théorique important, il prendra également part à une rhétorique dans le but d'associer, à des fins promotionnelles, un programme de recherche à une tradition respectée, ou encore un adversaire aux acteurs considérés comme les « perdants » de l'histoire. Notre tâche sera donc de discriminer ces différents usages pour retracer la rationalité scientifique qui, dans son propre développement théorique, reconstruit perpétuellement le développement vital.

Le renouvellement de la problématique du développement dans le cadre de l'*Entwicklungsmechanik* a fait l'objet, de près ou de loin, de quelques recherches historiographiques remarquables²⁶. Les travaux de F. B. Churchill, de Jean-Louis Fischer, de Lynn Nyhart et de Klaus Sander nous ont entre autres été d'un précieux ressort. Concernant les développements de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne et de l'embryologie mécanique de Wilhelm His – toutes deux apparaissent comme les conditions de possibilité de l'*Entwicklungsmechanik* – les travaux de Sander Gliboff et Nick Hopwood se démarquent par leur qualité et leur pertinence. Mais la genèse épistémologique de l'embryologie expérimentale n'a, en général, pas su retenir l'attention des philosophes et des épistémologues. À notre connaissance, un seul philosophe, Reinhard Mocek, lui a réservé un essai; partant d'une idéologie marxiste, la pertinence de ses analyses s'avère toutefois limitée, bien que sa contribution demeure somme toute significative. Mais dans l'ensemble, il s'agissait donc pour nous d'une nouvelle terre à défricher. On explique mal ce désintérêt pour une période si importante de l'histoire de la biologie et si riche en innovations théoriques. Mentionnons tout de même la grande valeur épistémologique des analyses d'Ernst Cassirer et de Bernard Balan, de certains articles de Stéphane Schmitt et l'inégalable contribution des biologistes Yves Delage et E. B. Wilson; contemporains des biologistes dont il est question dans cette étude, ceux-ci se démarquent par la profondeur de leurs analyses et leur érudition en la matière. Ils ont été pour nous de véritables lanternes dans les passages parfois obscurs du chemin herméneutique de la connaissance.

Sur le plan méthodologique, notre enquête est principalement informée par le modèle épistémologique d'Imre Lakatos²⁷. En effet, ce dernier nous semble porter, comme l'ont

26 Voir l'indication de ces divers travaux en *Bibliographie*.

27 Lakatos, I. (1970). Falsification and the methodology of scientific research programmes. *Criticism and the Growth of Knowledge*, 4, 91-196; (1970). History of science and its rational reconstructions. *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1970(1970), 91-136.

démontré Jean Gayon²⁸ et François Duchesneau²⁹, l'éclairage épistémologique le plus conforme à la structuration de la connaissance biologique de cette période. Ce modèle est fondé sur la notion de *programme de recherche*. Il s'agit d'abord d'un ensemble de théories réunies par une stratégie épistémique en vue d'une explication programmée de la base empirique concernée. Dans une dynamique de transformation qui serait analogue à l'évolution darwinienne, ces ensembles seraient engagés dans une lutte pour l'existence avec les programmes rivaux dans une course à l'explication de nouveaux faits et à leur prédiction corroborée. Les programmes de recherche passeraient, de manière analogue à des organismes ou des espèces, par les phases générales du développement : naissance, croissance et fécondité, dégénérescence et extinction.

Contrairement à l'épistémologie de Popper, celle de Lakatos permet de rendre compte d'une progression en apparence paradoxale de ces programmes : celle d'une élaboration théorique alimentée par la falsification empirique de ses modèles et de ses généralisations. Déterminant son identité spécifique, un programme de recherche se construit d'abord autour d'un noyau (*hard core*) incommensurable de présupposés métaphysiques et méthodologiques; ces éléments nucléaires constituent une heuristique qui détermine l'élaboration du cadre explicatif, celui-ci se chargeant de la schématisation empirique immédiate et de la généralisation inférentielle. Ces heuristiques possèdent, selon les cas, une fonction négative et une fonction positive³⁰. La première consiste à enrayer toute application du *modus tollens* à ces postulats nucléaires, le redirigeant plutôt vers les postulats auxiliaires dont la modification ne remet pas en cause l'intégrité du programme. La seconde oriente plutôt la construction périphérique du cadre explicatif et de ses postulats auxiliaires de manière à anticiper et à intégrer les réfutations éventuelles. Caractérisés par leur commensurabilité distinctive, ces développements périphériques – modèles, hypothèses auxiliaires, concepts, schèmes – sont donc disposés à des révisions constantes, formant un cadre explicatif plastique qui transforme dans ses ajustements les « anomalies », c'est-à-dire les données infirmatives, en instances

28 Gayon fait référence au modèle de Lakatos dans Gayon, J. (1998). *Darwinism's Struggle for Survival*. (Traduit par M. Cobb). Cambridge: Cambridge University Press.

29 Duchesneau fait un usage étendu mais adapté de ce modèle dans Duchesneau, F. (1987). *Genèse de la théorie cellulaire*. Montréal-Paris: Bellarmin-Vrin. Voir les pages 14-16 pour une justification méthodologique.

30 Lakatos, I., *Falsification and the Methodology of Scientific Research Programmes*, pp. 191-195.

corroboratives. Ce faisant, ce cadre élargit ainsi la synthèse théorique et protège son noyau d'une falsification qui serait autrement fatale au programme de recherche.

Un autre avantage du modèle de Lakatos est qu'il reconnaît certains principes métaphysiques, autrefois considérés comme « irrationnels » ou « métathéoriques », comme des ingrédients fondamentaux de la réalisation épistémique. Il ne s'agit pourtant pas d'un passe droit; d'autres, dépourvus d'un rôle heuristique significatif, se manifesteraient surtout lors de la justification *ad hoc* des explications récusées, signalant l'impuissance du système théorique à démontrer sa pertinence par ses moyens internes. Or, le statut épistémologique d'un présupposé métaphysique ne peut être attribué qu'à la suite d'une analyse historique préalable. Dans le cadre de cette étude, nous allons ainsi démontrer que la valeur épistémique des représentations de types matérialiste et idéaliste se limite la plupart du temps à leur compatibilité commune avec un *mécanisme causal* qui possède, au sein de tous les programmes biologiques darwiniens, un rôle heuristique double : dans sa fonction négative, l'*heuristique mécaniste* prohibe l'insertion d'un principe téléologique transcendant – qui se suffirait dans sa manifestation anthropomorphique – dans la trame explicative du phénomène; dans sa fonction positive, elle prédispose à la recherche d'une explication analytique probante ou provisoire des régularités observées à partir de régularités plus élémentaires que nous offrent entre autres la physiologie d'abord, la chimie et la physique ensuite. Au sein de l'*Entwicklungsgeschichte* (« histoire » ou morphologie du développement) d'Ernst Haeckel, elle se joint par exemple à la théorie darwinienne et à la loi biogénétique de la recapitulation pour former le noyau du programme de recherche, dont la reconstruction phylogénique constitue le champ d'activité³¹.

Enfin, un aspect du modèle de Lakatos nous apparaît trop rigide, voire archaïque : la séparation absolue entre les éléments rationnels et « irrationnels » de la constitution historique de la science. Suivant cette dichotomie, seraient écartées de manière *a priori* les déterminations sociales, psychologiques et biographiques qui, meublant le contexte de la découverte, prennent pourtant part à la rationalité scientifique à une échelle individuelle et communautaire d'émergence³². Motivé par ce principe, Lakatos prône même une véritable

31 Voir le chapitre 2.

32 Sur ce point, la critique de M. Grmek envers l'épistémologie poppérienne est révélatrice de la valeur

réécriture idéale de l'histoire qui épurerait de ses déraisons le devenir historiquement incarné de la science. Ainsi, bien que les programmes de recherche soient pour Lakatos d'abord associés à des communautés de chercheurs plus ou moins circonscrites, ils se détachent rapidement de leurs conditions individuelles et sociales d'apparition pour épouser un parcours de justification dans un espace rationnel fortement autonome. Dans cette optique, Lakatos n'hésite pas à se référer, par exemple, à un « proto-programme de recherche » platonicien chez Copernic³³. Un tel déracinement de la notion de *programme de recherche* priverait celle-ci de son substrat psycho-social d'émergence, alors qu'en réalité la détermination réciproque de cette émergence n'est jamais restreinte à un moment fondateur, mais reste toujours inhérente à leur unité constituante. À cet égard, nous préférons la définition des programmes de recherche qu'offre François Duchesneau, qui seraient des « entreprises empiriques-conceptuelles requérant l'interrelation des individus, sinon en travail d'équipe, du moins en un ajustement progressif des hypothèses à vérifier, en une extension raisonnée du champ d'exploration »³⁴. Cette délimitation conceptuelle permet l'étude des théories scientifiques sans qu'elles soient entièrement abstraites de leurs milieux sociaux et institutionnels d'exercice. De plus, elle permet d'y inclure, en tant qu'outils programmés, les innovations méthodologiques et techniques à l'origine des nouvelles modalités de production du phénomène. Dans cette étude, nous traiterons notamment des conventions lithographiques, des techniques graphiques rendant possible la représentation tridimensionnelle de l'embryogenèse, ou encore des nombreux instruments au service de la méthode expérimentale et de son adaptation à l'objet embryologique.

La première partie de cette thèse visera à déterminer la nature des transformations des programmes de recherche embryologiques dans le contexte de la révolution darwinienne. Certains historiens de la biologie, comme E. S. Russell, ont souligné un tournant « matérialiste » ou « mécaniste » des sciences morphologiques sous l'influence de Darwin.

épistémologique du contexte de la découverte. Bolduc, G., *Mirko Grmek face à Karl Popper*.

33 Lakatos, I. (1994). Pourquoi le programme de recherche de Copernic a-t-il supplanté celui de Ptolémée? [1973] (Traduit par C. Malamoud & J.-F. Spitz). Dans L. Giard (dir.), *Histoire et méthodologie des sciences* (p. 147-184). Paris: PUF, p. 166.

34 Duchesneau, F., *Genèse de la théorie cellulaire*, p. 13.

D'autres, dont Peter Bowler, ont plutôt insisté sur le maintien du paradigme typologique qui gouvernait traditionnellement les disciplines anatomiques, malgré la nouvelle adoption d'une rhétorique de style « mécaniste ». Ce tournant « mécaniste » a-t-il une quelconque valeur épistémologique? Il fallait d'abord retracer les justifications matérialistes et néo-kantiennes de l'heuristique mécaniste dans la période pré-darwinienne. Nous avons concentré notre analyse sur les formulations de Rudolph Virchow et de Ludwig Büchner qui, en dépit de représentations métaphysiques discordantes, favorisaient déjà la véritable implantation d'une heuristique mécaniste au sein des programmes biologiques. À défaut d'initier l'institution définitive de celle-ci comme critère de scientificité, l'avènement de la théorie darwinienne l'aurait-il catalysée et consolidée? Le deuxième chapitre sera dédié à l'étude du tout premier programme d'embryologie évolutionnaire, soit une *Entwickklungsgeschichte* spécialement adaptée par Ernst Haeckel aux exigences de la théorie darwinienne. Son interprétation historique reste jusqu'à ce jour source de divergence, notamment en raison de la cohabitation, en apparence paradoxale, d'une typologie du développement héritée de son programme ancestral, l'embryologie de Karl von Baer, et du darwinisme. À l'aide du principe d'une récapitulation de la phylogenèse (le développement évolutionnaire d'une lignée généalogique) dans l'ontogenèse (le développement d'un organisme) et des mécanismes héréditaires et adaptatifs postulés, Haeckel parvient néanmoins à réaliser une synthèse darwinienne cohérente et féconde dont le succès institutionnel reflète l'ampleur de la portée explicative. Reposant sur plusieurs bases déductives et spéculatives, cette association entre la typologie et le mécanisme sera pourtant remise en cause par la physiologie réductionniste dans son embranchement embryologique initié par Wilhelm His dans les années 1870.

Par l'analyse du parcours qui mènera à l'avènement d'une authentique physiologie du développement, la deuxième partie traitera, au troisième chapitre, de la fondation méthodologique d'une *physiologische Entwicklungsgeschichte* (« histoire du développement physiologique ») qui, sans être parvenue au stade de physiologie développementale, élabore une nouvelle théorie préstructuraliste par la mise en application de certaines prémisses du programme réductionniste, dont l'innovation technique, l'utilisation de modèles mécanistes et la reproduction artificielle de phénomènes embryologiques. La dénonciation des aspects

dogmatiques de la pensée typologique et de l'insuffisance de l'approche phylogénique était centrale dans la promotion de ce nouveau programme; l'intérêt pour la polémique entre Ernst Haeckel et Wilhelm His tiendra principalement aux enjeux épistémologiques qui relèvent des défis que comporte l'articulation entre une explication causale historiquement médiatisée et une explication immédiate qui se veut strictement fidèle à la physique mécanique. Au quatrième chapitre, nous traiterons de *Der Kampf der Theile im Organismus (La Lutte des parties dans l'organisme 1881)*, un ouvrage principalement théorique de Wilhelm Roux qui jette les bases épistémologiques pour la future édification de l'*Entwicklungsmechanik*. Cette synthèse physiologique du darwinisme regrouperait d'ailleurs tant l'approche biomécaniste de His que la théorie haeckelienne de l'individualité biologique, et ce dans une réhabilitation mécaniste d'une téléologie émergente telle qu'on la retrouve au sein de la théorie cellulaire virchowienne. La reconnaissance de l'ontogenèse en tant que milieu intérieur organisé conditionnerait-elle l'émergence d'un épigénétisme causal?

Dans la troisième partie, notre analyse portera sur les différentes possibilités d'intellection du développement, celui-ci étant conçu par l'*Entwicklungsmechanik* comme la manifestation de la diversité morphogénétique perceptible, selon les modélisations divergentes de ses déterminations imperceptibles. À la suite de la découverte de la mitose qui s'est confirmée au début des années 1880, plusieurs théoriciens et embryologistes identifient le noyau comme le substrat héréditaire d'une architecture complexe qui contiendrait l'ensemble des « qualités » nécessaires au développement de l'organisme (*Anlagen*), architecture nommée *idioplasme* en référence à la théorie du botaniste Carl von Nägeli. L'*Entwicklungsmechanik* se construit sur les ruines de la théorie préstructuraliste de W. His; la démonstration expérimentale de l'isotropie relative de l'œuf par E. Pflüger, qui invalide l'idée d'une stricte prélocalisation d'ébauches organogénétiques dans le germe, est conjuguée à la théorie nucléo-idioplasmique dans l'élaboration de l'hypothèse d'un développement « en mosaïque », c'est-à-dire l'auto-différenciation de l'embryon et de chacune de ses parties. Cette hypothèse est rapidement associée à la théorie d'August Weismann : stimulé par la fécondation, l'idioplasme accomplirait une micro-architectonique dont le déploiement mécanique, opéré par la distribution inégale des qualités héréditaires aux cellules-filles lors de la mitose, se chargerait

de la différenciation préprogrammée des cellules somatiques. Les premiers résultats de l'embryologie expérimentale semblent plaider en faveur de la thèse mosaïciste et de son explication weismannienne; Roux (1888, chez la grenouille) et Chabry (1887, chez l'ascidie) parviennent à produire, en détruisant un blastomère après la première division, des demi-embryons, prouvant leur indépendance factuelle à l'égard de la moitié détruite. Mais les résultats de Driesch (1892) créeront un revirement crucial. La production d'une larve d'oursin de taille réduite à partir d'un seul blastomère révèle la réorganisation complète des destins morphogénétiques des cellules. La découverte de la ré-différenciation (*Umdifferenzierung*) embryonnaire motivera la création de modèles alternatifs fondés sur la normalisation de la différenciation corrélative. Le premier modèle d'induction embryonnaire est ainsi élaboré dans cette optique, mais Driesch constate rapidement les limites de la théorie analytique; justifié par l'idéalisme de Kant, il fait appel à un principe téléologique qui serait nécessaire à l'intelligibilité de l'*Umdifferenzierung*. Le dévoilement de nouvelles capacités épigénétiques de régulation forcerait-il la réanimation de l'opposition entre les rationalités mécanique et téléologique dans leur appréhension des phénomènes vitaux? Réaffirmant les principes heuristiques de la théorie cellulaire, Oscar Hertwig parviendra-t-il à désamorcer l'aporie entre la prédétermination mécanique et l'épigenèse vitaliste et surtout, à dévoiler les obstacles épistémologiques à sa source?

PREMIÈRE PARTIE

La réforme darwinienne de l'*Entwicklungsgeschichte* : un triomphe mécaniste?

La science naturelle organique ou la biologie [...] est bouleversée de fond en comble et nouvellement édifiée par la doctrine généalogique. La théorie de la descendance nous fait alors connaître les causes efficientes des formes organisées [...]. On peut donc aussi considérer la doctrine généalogique, comme étant l'explication mécanique des phénomènes, des formes du monde organisé ou comme « la science des véritables causes de la nature organique ».

Ernst Haeckel, *Histoire naturelle de la Création*, 1889.

Chapitre 1

Heuristique mécaniste et métaphysique des programmes darwiniens

L'historien des sciences qui s'affaire à l'étude des programmes embryologiques allemands après Darwin est très tôt confronté à la polysémie du terme « mécanique » et aux confusions conceptuelles qui s'y rattachent. Associant le monisme – courant philosophique qui affirme l'identité des dimensions matérielle et spirituelle de l'être – et le « mécanisme », Haeckel proclame que la phylogenèse (l'évolution d'une lignée ancestrale) est la « cause mécanique » de l'ontogenèse (le développement d'un organisme), exaspérant ainsi certains de ses contemporains, à commencer par l'anatomiste Wilhelm His. Prenant comme modèle la physiologie réductionniste de Carl Ludwig, His appréhendera le développement organique à partir des principes élémentaires de la mécanique newtonienne, transformant l'embryologie descriptive en véritable « physique du développement ». Pour His, l'explication phylogénique de Haeckel n'est qu'un semblant de scientificité et sa « cause mécanique », une rhétorique qui camoufle une dépendance inavouée envers un agent mystique dirigeant le développement des parties. En grande pompe, Roux livrera pour sa part un plaidoyer en 1885 pour l'usage de la méthode expérimentale en embryologie, qui dévoilera, là où Haeckel et His ont échoué, la « mécanique du développement » tant convoitée. En 1898, un constat cependant s'impose : l'*Entwicklungsmechanik* n'aurait pas tout à fait rempli ses promesses. Le diagnostic qu'en fera le zoologiste Oscar Hertwig concerne directement la notion de « mécanisme »; en adoptant la *causalité mécanique* comme modèle de scientificité, les biologistes du développement auraient négligé la nature foncièrement physiologique des interactions causales à la base des systèmes organiques.

Bien qu'il porte souvent l'étendard du « mécanisme », ce modèle de scientificité est donc différent pour chaque programme de recherche. Une étude préliminaire sur le rôle heuristique des différents types de mécanisme en rapport avec notre problématique centrale s'est donc rapidement imposée. Comme en témoigne la théorie d'Albrecht von Haller³⁵, les

35 Duchesneau, F. (2012). *La Physiologie des Lumières: Empirisme, Modèles et Théories*. Paris: Classiques

modèles mécanistes ont surtout été associés à la thèse préstructuraliste lors du débat classique sur la nature préformée ou épigénétique du développement. Mais l'influence de la philosophie d'Emmanuel Kant sur la biologie allemande aurait été à l'origine du sens « causal » de la mécanique. C'est ce que constate Oscar Hertwig dans un essai intitulé *Mechanik und Biologie* (1897)³⁶, dans lequel il retrace le parcours historique de l'analogie mécanique jusqu'à son intégration aux programmes morphologiques et embryologiques. Selon O. Hertwig, des néo-kantiens tels que Kuno Fischer et Hermann Lotze seraient à l'origine de cette analogie philosophique. Selon le premier, le mécanisme signifierait simplement l'appréhension causale du phénomène; autrement dit, un mécanisme consisterait en un système d'objets reliés nécessairement dans l'espace et le temps. Cette assimilation analogique de la mécanique à la causalité aurait été vite annexée à une idée de réductibilité de principe des structures organiques à leurs éléments physico-chimiques. C'est par ce réductionnisme de constitution que la conception de Lotze finit par rejoindre partiellement le sens physique de la mécanique. Selon O. Hertwig, il aurait ainsi réussi, avec l'appui de la théorie darwinienne, à prescrire une conception de l'organique comme « une forme supérieure du mécanique »³⁷.

Dans sa propre quête de scientificité, l'*Entwicklungsmechaniker* Hans Driesch a notamment opposé le sens physique de la mécanique à ce qu'il nomma le « mécanisme darwinien ». Driesch déplore que ce dernier dogme soit seulement défini par la négative en tant qu'anti-vitalisme et contre toute forme de téléologie naturelle. Le mécanisme darwinien se limiterait donc à une opposition stérile au « non-mécanique », sans réellement indiquer en quoi consiste la causalité mécanique³⁸. Face à de telles critiques, nous devons soumettre l'heuristique mécaniste des programmes de recherche darwiniens à un examen épistémologique. Il fallait d'abord analyser la relation entre l'ensemble théorique plus ou moins cohérent que constitue le mécanisme causal, avec les pensées métaphysiques qui s'en réclamaient. Il nous apparaissait à première vue inusité que tant le monisme matérialiste de Haeckel que le néo-kantisme de Friedrich Lange en appelaient à une réduction mécanique des

Garnier.

36 Hertwig, O. (1897). *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux*. Iéna: Fischer.

37 *Ibid.*, p. 30.

38 Driesch, H. (1891). *Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie*. Iéna: Gustav Fischer, p. 3.

formes organisées nouvellement rendue possible par la théorie darwinienne. Le rôle épistémologique des différents cadres métaphysiques devait ainsi être évalué. Notre conclusion sera largement divergente de celle de Driesch : une conception positive et solidement réfléchie du mécanisme causal occupera le noyau dur de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne, et servira d'ébauche heuristique à la création programmatique de l'*Entwicklungsmechanik*.

1.1 Rudolph Virchow, représentant du néo-criticisme pré-darwinien

Un an avant la publication de l'*Origine des espèces*, le père de la pathologie cellulaire, Rudolf Virchow (1821-1902), offrit un plaidoyer en faveur de l'interprétation mécaniste de la vie devant la *Deutsche Versammlung Naturforscher und Ärzte*³⁹. Afin d'éviter les oppositions entre différentes définitions du vivant qui souvent reflètent des visées disciplinaires divergentes, Virchow y propose une conception de la vie autour de laquelle une certaine unanimité devrait régner, espère-t-il, au sein de la communauté scientifique. Si une telle unanimité semble pour l'instant hors d'atteinte, c'est que les phénomènes vitaux sont généralement intégrés à des systèmes théoriques, voire métaphysiques, qui à la fois dépassent le cadre des sciences naturelles et l'informent d'*a priori*s spéculatifs qui incitent le naturaliste à établir des analogies en l'absence des bases empiriques requises. L'atteinte future de cette unanimité recherchée ne dépendrait pas d'une « philosophie de la nature », mais, de manière restreinte, des conquêtes de disciplines comme la botanique, la zoologie, la physiologie et la médecine⁴⁰.

Selon Virchow, la démonstration de la nature « mécanique » de la vie est désormais rendue possible grâce à l'unification du vivant par la théorie cellulaire : comme tout corps organique est constitué par la multiplication de cellules et que son origine est elle-même cellulaire, « la vie est l'activité cellulaire; sa singularité est la singularité de la cellule »⁴¹.

39 Virchow, R. (1862). *Über die mechanische Auffassung des Lebens Vier Reden über Leben und Kranksein*. Berlin. cf. (1958). On the mechanistic interpretation of life (Traduit par L. J. Rather) *Disease, Life, and Man. Selected Essays by Rudolf Virchow* (pp. 102-119). Stanford: Stanford University Press.

40 *Ibid.*, p. 103.

41 *Ibid.*, p.106.

D'emblée, il semble que le problème de la nature de l'activité vitale persiste, se trouvant simplement transposé à une échelle microscopique. Or d'un point de vue réductionniste, cette transposition n'en demeure pas moins une avancée considérable. D'ailleurs, le réductionnisme apparaît ici, selon Virchow, épistémologiquement et empiriquement fondé. Empiriquement, car l'activité fonctionnelle de la cellule se trouve factuellement conditionnée par la constitution physico-chimique de ses constituants et des substances assimilées :

*The cell is a concrete structure composed of definite chemical substances and built up according to a definite law [...] in its elements this material is no different from that of the inorganic, the non-living [...] only the manner of its arrangement, the special grouping of the smallest particles, is peculiar, and even this is not so peculiar that it forms a contrast to the manner of arrangement or grouping exemplified in the chemistry of inorganic bodies*⁴².

La « nécessité intérieure » qui assure une réaction téléo-dirigée à un stimulus particulier est donc tout au plus une propriété organisationnelle.

Sur le plan épistémologique, cette justification empirique s'articule au sein d'un cadre qui s'inscrit dans le mouvement néo-criticiste émergent⁴³ : selon celui-ci, la *loi de la causalité*, qui constitue le principe régulateur de notre entendement⁴⁴, est responsable de l'intelligibilité proprement mécanique des phénomènes organiques. C'est dans la mesure où tout objet empirique se comporte universellement de manière mécanique que la conception mécaniste de la vie est la seule qui puisse fournir une orientation méthodologique aux diverses sciences du

42 *Ibid.*, p. 106.

43 Léo Freuler démontra avec brio qu'un *Zurück auf Kant!* avant la lettre s'est imposé comme alternative tant au matérialisme naturaliste qu'à l'idéalisme spéculatif, et ce dès les années 1830. Devant les excès spéculatifs de la *Naturphilosophie* promue par Schelling au tournant du XIX^e siècle, la philosophie comme discipline se trouvait discréditée notamment aux yeux des savants, appuyés par les récents succès des sciences naturelles. Un matérialisme réactionnaire, jugé « vulgaire » par des philosophes comme Schopenhauer, s'imposa comme un système soi-disant dépourvu de spéculations métaphysiques. Devant la chute de l'idéalisme allemand, seul un retour au criticisme kantien pouvait assurer la sauvegarde d'une philosophie en crise face à la menace d'une subordination à un matérialisme dogmatique. Freuler, L. (1997). *La crise de la philosophie au XIX^e siècle*. Paris : Vrin, p. 149-151.

44 L'appropriation schopenhauerienne de la *Critique de la raison pure* se révéla déterminante dans la réception élargie du kantisme de cette période (Randall, F. B. (1977). *Philosophy after Darwin*. New York : Columbia University Press, p. 341, 342.). Dans le cadre de son ouvrage *Le monde comme volonté et représentation* (1819), Schopenhauer simplifie l'appareil phénoménologique kantien en abolissant la stricte discrimination entre les formes de l'intuition et les catégories de l'entendement, l'interprétation phénoménale du monde se trouvant ainsi réduite à trois formes transcendantales, soit l'espace, le temps et la causalité. Le discours de Virchow semble ici cadrer dans ce type d'idéalisme transcendantal simplifié. Par la réduction du vivant à des agencements matériels qui interagissent causalement dans le temps et l'espace, l'épistémologie mécaniste devient la seule qui coïncide avec l'organisation même du phénomène.

vivant, balisée par les limites épistémiques de l'entendement humain. Si Virchow affirme d'emblée que « la connaissance n'a d'autres frontières que l'ignorance »⁴⁵, c'est que le véritable mystère et le véritable « miracle »⁴⁶ n'habitent pas les phénomènes vitaux en tant que tels, mais l'origine de l'entendement humain et la nécessité de ses lois.

Dans ce discours, Virchow donnait donc son appui à une issue kantienne d'un débat métaphysique important parmi ses contemporains. Au cours des années 1850, le matérialisme et le spiritualisme se présentent comme les deux antithèses d'un débat opposant principalement deux physiologistes : le matérialiste Carl Vogt (1817-1895) et le spiritualiste de confession chrétienne Rudolph Wagner (1805-1864). La querelle atteindra son point culminant à Göttingen, lors de la 31^e Assemblée des naturalistes allemands, où plusieurs chercheurs des deux camps se disputeront sur la place publique. Frauenstädt, l'un des principaux porte-parole de Schopenhauer, plaidera en faveur de la résolution de cette querelle par la véritable voie « critique » : « [l'erreur du matérialisme et du spiritualisme consiste à] considérer de façon réaliste l'objet de la matière et de l'esprit comme existant en soi, alors que, en vérité, il exprime seulement le mode opposé selon lequel le sujet connaissant se représente une seule et même chose »⁴⁷. À l'instar de ce dernier, Virchow s'opposera donc à ces deux positions dogmatiques; à la première, car le champ empirique à la base des connaissances positives ne sera jamais assez vaste pour soutenir une explication de tout phénomène possible en termes de matière en mouvement; à la seconde, car les recherches empiriques nous démontrent que l'ordre physiologique de manière générale, qui est subsumé sous les concepts architectoniques de *plan*, d'*idée* ou de *force*, est indissociable, en réalité, de la matière organisée. Virchow dénonce ainsi la dualité ontologique entre le concept et le phénomène matériel, plaidant plutôt pour leur identité effective. En définitive, ces deux tendances philosophiques débordent du champ empirique pour basculer vers la construction d'entités métaphysiques.

Cet appel au ralliement derrière une physiologie mécaniste renvoyait donc fondamentalement à l'adhésion souhaitée à un certain néo-criticisme qui s'imposait de plus en plus comme la voie des « savants philosophiquement éclairés ». Par ailleurs, l'esquisse ici

45 Virchow, R., *On the Mechanistic Interpretation of Life*, p. 102.

46 *Ibid.*, p. 111.

47 Frauenstädt cité par Freuler, L., *La crise de la philosophie au XIX^e siècle*, p.148.

offerte par Virchow révèle d'indéniables vertus philosophiques. Premièrement, la jonction d'un idéalisme épistémologique et d'une méthodologie empiriste assure la compatibilité extrinsèque, par une démarcation définie des champs respectifs, de la tradition religieuse et de ses institutions ecclésiastiques⁴⁸ avec une science jouissant d'une complète autonomie dans son étude des phénomènes naturels⁴⁹. En reconnaissant ses propres frontières épistémiques, le naturaliste indique les véritables sources d'enchantement, c'est-à-dire cet ordre esthétique rendu possible par la nécessité et l'universalité des lois de la nature. Dans la mesure où l'origine de ces sources ne constitue pas un objet pour les sciences naturelles, l'Église peut occuper librement cet espace en y proposant un accès spirituel conformément à la tradition. De manière plus significative, cette délimitation épistémique jette les assises théoriques et méthodologiques sur lesquelles s'établiront les conditions de possibilité de la connaissance positive des sciences naturelles.

1.2 Réceptions matérialiste et néo-kantienne de la *Descendenztheorie*

L'objectif du dernier point était de rendre compte d'une justification du mécanisme qui devenait progressivement l'orthodoxie scientifique, et cela en marge du dévoilement imminent de la théorie darwinienne. En effet, l'analyse de la polysémie, voire de l'ambiguïté conceptuelle entourant un fréquent appel au *mécanisme*, s'avérera centrale à notre entreprise, ne serait-ce que parce qu'elle n'est pas étrangère à la dénomination « mécanique du développement » [*Entwicklungsmechanik*] et à la polémique entourant les prétentions attribuées à ce programme de recherche⁵⁰. S'il est problématique de se référer au vitalisme en

48 D'autres textes de Virchow contredisent cette volonté de conciliation avec l'autorité ecclésiastique. Ainsi, Virchow écrira, en 1849, que la *Weltanschauung* naturaliste « ne peut plus coexister avec la foi de l'Église, la transcendance philosophique et la platitude médicale; elle a déclaré souverain ce qu'il y a d'humain dans l'homme, et elle a déclaré la Terre le ciel de l'homme » (Virchow cité par Freuler, *Ibid.*, p. 47.). Ces élans à la *Feuerbach* contrastant avec l'exposé de 1858, il semble donc qu'un tournant néo-criticiste se soit imposé dans le cheminement philosophique de Virchow au cours des années 1850.

49 Virchow, R., *On the Mechanistic Interpretation of Life*, p. 118.

50 Oscar Hertwig contestera notamment la prétendue exclusivité de la méthode analytique et de la recherche des lois causales aux « mécanistes du développement » [*Entwicklungsmechaniker*]. A l'instar de Virchow, Hertwig soutenait plutôt que cette méthode est essentielle aux sciences biologiques en général. Hertwig, O. (1897). *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux*. Léna: Fischer. p. 33.

tant que théorie unifiée, il en est de même pour le mécanisme, dont l'indétermination conceptuelle laissera place à plusieurs interprétations divergentes de l'extension du concept de « causes mécaniques ». Ceci suscitera donc, à la genèse d'une physiologie du développement, un certain manichéisme scientifique; d'un côté, l'étendard du mécanisme, qu'il représente un modèle épistémologique fourni par la physique mathématique, par un idéalisme transcendantal renouvelé ou encore par un postulat matérialiste ou « moniste », est symbole de scientificité et de rigueur; de l'autre, on accuse son adversaire de vitalisme, de téléologisme ou pire, d'obscurantisme digne de la *Naturphilosophie*. Cette dérive normative est nommée judicieusement par Lynn Nyhart la « rhétorique de la dichotomie »⁵¹, qui s'avérera manifeste dans le débat impliquant Ernst Haeckel et Wilhelm His sur la scientificité de la loi biogénétique de la récapitulation.

a) La téléologie, un anthropomorphisme!

À cet égard, s'interroger sur le sens et la portée de l'exergue de cette première partie constitue un point de départ fécond à l'analyse des rapports entre le cadre mécaniste et le darwinisme. Selon Ernst Haeckel (1834-1919), le sens premier de la révolution darwinienne se résume à ceci : la doctrine darwinienne de la descendance avec modification offre la seule et véritable explication mécanique permettant la réduction *de l'ensemble* des causes finales en causes efficientes, dont les divers agencements diachroniques et synchroniques constituent la genèse même de ces formes. Ses annotations à *l'Origine des espèces* révèlent ici les conséquences épistémologiques du darwinisme : « la téléologie, un anthropomorphisme! »⁵². Faisant figure d'eurêka, cet énoncé n'a pourtant rien de révolutionnaire. Comme le discours de Virchow en témoigne, une certaine *doxa* savante réservait à la méthode analytique la prétention explicative dans l'étude des phénomènes naturels, cédant à la téléologie une valeur strictement heuristique. Dès les années 1840, un programme de recherche physicaliste mené par Carl Ludwig (1816-1895), Emil Du Bois-Reymond (1818-1898), Hermann von Helmholtz

51 Nyhart, L. (1995). *Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*. Chicago and London : The University of Chicago Press. p. 298.

52 *Teleologie ein Anthropomorphismus!* Haeckel cité par Di Gregorio, M. A. (2005). *From Here to Eternity. Ernst Haeckel and Scientific Faith*. Göttingen : Vandenhoeck & Ruprecht. p.79.

(1821-1894) et Ernst Brücke (1819-1892), avait comme objectif de redéfinir la physiologie en opposition avec une morphologie organiciste, caractéristique notamment de l'école de Müller, dont l'architectonique explicative était opérée par un principe téléologique émanant du tout organique. Comme les types morphologiques et les causes finales ne peuvent trouver raison dans les lois et principes de la physique newtonienne, autant ériger une science physiologique, si limitée soit-elle, sur les aspects mesurables des fonctions organiques à l'aide d'instruments et de modèles physico-chimiques.

Certes, Haeckel déplorait le confinement analytique de la méthodologie physicaliste et de la physiologie expérimentale⁵³. En un sens, il assurait plutôt, aux côtés de l'anatomiste Carl Gegenbaur, la postérité de Müller dans le domaine des études morphologiques. Dans ce contexte, l'exclamation spontanée de Haeckel, dans toute l'intimité idiosyncrasique que procurent les notes de lecture, pourrait en partie signifier le rejet de l'ambivalence apparente dégagée par le programme müllérien envers le statut épistémologique de la force vitale. Reste que la question ici s'impose : en quoi la théorie darwinienne devient-elle soudainement nécessaire à une conception mécaniste du vivant? Le sens de la révolution darwinienne peut-il résider dans le triomphe définitif du mécanisme sur la pensée téléologique, ou même anthropomorphique?

En fait, Haeckel voit en l'*Origine des espèces* la clef d'une démythification métaphysique et épistémologique qui ne se limiterait pas à la négation du dogme spiritualiste : avec la *Descendenztheorie*⁵⁴, c'est l'ensemble de la philosophie kantienne et de la

53 Corsi, P. & Weindling, P. (1985). Darwinism in Germany, France and Italy. Dans D. Kohn (dir.), *The Darwinian Heritage* (p.683-729). Princeton : Princeton University Press. pp. 688-690.

54 Interprétée par Haeckel, la *Descendenztheorie* ou la théorie de « la descendance avec modification » correspond-t-elle globalement à la définition restreinte du « darwinisme » offerte par Jean Gayon, c'est-à-dire une interprétation de l'évolution, selon laquelle la modification graduelle des espèces est principalement guidée par un processus de sélection naturelle opérant dans un champ intra-populationnel de variations. (Gayon, J. (1998). *Darwinism's Struggle for Survival*. (Traduit par M. Cobb). Cambridge : Cambridge University Press. p. 1). Bien que Darwin les présente comme des parties intégrantes d'une seule et même théorie, Gayon relève pertinemment que deux thèses distinctes se trouvent dans l'*Origine des espèces*; la première, désignée par l'expression « descendance avec modification », concerne le sens généalogique de la classification, où la diversité de la vie est le fruit d'une évolution graduelle et ramifiée; la deuxième concerne directement la sélection naturelle, qui se présente comme l'hypothèse explicative du mécanisme responsable de la première thèse. Or, en se référant explicitement à la *Descendenztheorie* et non pas à la *Züchtungstheorie* ou encore à la *Selections-Theorie*, Haeckel écarte ici le débat sur la primauté de la sélection naturelle pour mettre en avant la réalité d'un transformisme généalogique rendu possible par l'hérédité. En effet, Haeckel discrimine clairement la *Descendenz-Theorie* et la *Selections-Theorie*,

Weltanschauung idéaliste qui l'englobe qui se trouverait fractionné, voire renversé. Ce fractionnement serait tout d'abord marqué par la réfutation de la critique du matérialisme telle qu'exposée par Virchow. En réaction à cette menace potentielle de la *Descendenztheorie*, le néo-kantien Friedrich Albert Lange devait ainsi intégrer la théorie darwinienne à cette critique dans le cadre de son ouvrage *Geschichte der Materialismus* (1866), livre publié la même année que l'ouvrage programmatique de Haeckel, *Generelle Morphologie*.

b) Darwinisme et idéalisme

D'emblée, Lange accepte la valeur heuristique du matérialisme pour la construction de théories scientifiques, mais prétend qu'il devient antinomique dès qu'on lui prête des ambitions d'ontologie fondamentale. À première vue, le succès des études en physiologie des organes sensoriels apparaît comme une confirmation positive de la nature matérielle des conditions de possibilité de la connaissance. Par contre, le fait que nos sens nous offrent une représentation inadéquate du monde est l'une des conclusions probantes de ces mêmes études : considérant que notre concept de « matière » et les perceptions qui le sous-tendent sont des constructions psycho-physiologiques, comment pourrions-nous, à partir de recherches empiriques, postuler ainsi une réalité matérielle? Le matérialisme ne peut d'ailleurs se réfugier sous l'égide de la méthode scientifique, si perfectionnée soit-elle; bien que la science permette d'échapper, en partie, aux préjugés d'un subjectivisme primaire, la spatio-temporalité tridimensionnelle pourrait très bien être un anthropomorphisme sélectif face à un noumène résolument inintelligible. Or, les conséquences de cette indétermination ontologique constituent un véritable tour de force idéaliste, car si le monde sensible n'est qu'un produit de notre organisation, celle-ci et l'ensemble de ses parties ne seraient, elles aussi, que des représentations d'un noumène insaisissable, et maintiendraient, somme toute, le mystère sur lequel s'appuyait Virchow :

Les sens nous donnent, d'après Helmholtz, les effets des choses, non des images fidèles, encore moins les choses elles-mêmes. Mais au nombre de ces simples effets il faut ranger également les sens eux-mêmes ainsi que le cerveau et les mouvements moléculaires que nous lui prêtons. Nous sommes donc forcés de reconnaître l'existence d'un ordre

notamment au dix-neuvième chapitre de la *Morphologie générale* (1866).

transcendant de l'univers, soit que cet ordre repose sur les « choses en soi elles-mêmes », soit que la « chose en soi » étant encore un dernier emploi de notre pensée intuitive [...]»⁵⁵

De plus, comme « nous ne pouvons finalement rien nous représenter qui soit entièrement dépourvu de qualités sensibles »⁵⁶, le dualisme entre l'atome et la force, qui sert de fondation élémentaire au matérialisme théorique, s'avérerait un simple construit conceptuel. Au sein de ce dernier, l'atome représenterait le substrat présumé de l'activité mécanique de la force, dont l'attraction et la répulsion seraient les modes exclusifs d'action. Lange insiste sur le caractère anthropomorphique de cet élément binaire du matérialisme; le couple force-atome ne serait qu'une transposition psychique du dualisme archétypal entre l'âme et le corps. C'est pourquoi tout atomisme se faisant ontologie se buterait à sa nature idéale et renverrait fondamentalement à un idéalisme.

Pour Haeckel, cette critique est parfaitement invalidée par la démonstration darwinienne de l'origine généalogique de l'être humain. La théorie de l'évolution (*Entwickelungs-Lehre*) réfute l'idéalisme transcendantal en constituant la véritable « clef de la compréhension du monde phénoménal »⁵⁷ :

Depuis que nous avons sagement conquis les connaissances vraies à l'égard de la descendance humaine, selon lesquelles l'être humain s'est lui-même développé à partir des animaux vertébrés inférieurs, nous sommes parvenus une fois pour toutes à cet unique point de vue valable à l'égard du fonctionnement de l'esprit, selon lequel on ne peut plus parler d'une connaissance a priori. La loi de l'hérédité, et particulièrement la loi de l'hérédité abrégée ou simplifiée, nous éclaire parfaitement sur cette erreur. Toute connaissance sans exception est a posteriori, et se trouve acquise à travers l'expérience sensible; cependant, elle semble être hautement a priori, car elle se trouve déjà héritée par de nombreuses générations.⁵⁸

55 Lange, F. (1911). *Histoire du matérialisme et critique de son importance à notre époque* (Traduit par B. Pommerol, Vol. 2). Paris: Schleicher Frères, p. 367.

56 *Ibid*, p. 164.

57 Haeckel, E. (1889). *Natürliche Schöpfungsgeschichte* (8^e éd.). Berlin: Georg Reimer, p. VIII.

58 Souligné par Haeckel. Texte original : *Seitdem wir in der wahren Erkenntniss der menschlichen Descendenz, in der Gewissheit, dass sich der Mensch aus niederen Wirbelthieren entwickelt hat, den allein richtigen Standpunkt für die Werthschätzung seiner Geistesthätigkeit ein für allemal gewonnen haben, ist es klar, dass man nicht mehr von Erkenntnissen a priori sprechen kann. Die Vererbungs-Gesetzen und namentlich das Gesetz der abgekürzten oder vereinfachten Vererbung, erklären uns vollkommen jenen Irrthum. Alle Erkenntnisse ohne Ausnahme sind a posteriori, durch die sinnliche Erfahrung, erworben; sie scheinen aber häufig apriori zu sein, weil sie schon durch viele Generationen vererbt sind.* Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Berlin : Georg Reimer. Vol. 2. p. 446. Dorénavant, cette référence sera citée à même le texte sous l'abréviation *GM* (pour *Generelle Morphologie*) entre parenthèses, suivie du volume et du numéro de page.

Les conséquences épistémologiques de la *Descendenztheorie* vont bien au-delà d'une réinterprétation des systèmes taxonomiques en termes généalogiques et d'une révision des modèles anatomiques en fonction de nouvelles orientations morphologiques : elles constituent une démonstration de taille du monisme matérialiste par la confirmation de l'origine matérielle et sensorielle des conditions de possibilité mêmes de l'expérience. L'illusion d'apriorité des catégories spatio-temporelles provient de l'échelle personnelle (ou « biontique » en termes haeckeliens) à partir de laquelle la schématisation des phénomènes était étudiée. L'esprit doit plutôt être compris à l'échelle phylogénétique comme un simple produit adaptatif comparable à d'autres traits morphologiques, dont les proportions humaines ne représentent qu'une simple augmentation quantitative de facultés que l'on retrouve notamment chez les vertébrés inférieurs à l'état « embryonnaire ». En situant finalement ces facultés tant par rapport à leur substrat physiologique, c'est-à-dire le système nerveux central, que par rapport à l'histoire globale du développement organique (la « biogénèse »), on met synchroniquement et diachroniquement en évidence qu'il ne s'agit que de configurations morphologiques spécifiques du mouvement matériel. À leur échelle, ces mouvements participent finalement à la « cosmogénèse » universelle, c'est-à-dire à l'évolution cyclique de la matière par le concours du jeu des forces mécaniques. *La victoire définitive du réalisme sur l'idéalisme* : voilà donc, selon Ernst Haeckel, le corollaire immédiat de la théorie darwinienne. Ce renversement ne peut s'accomplir qu'en attribuant à la *Descendenztheorie* un statut « métathéorique » parmi les autres théories scientifiques.

En tant que métathéorie rivale, le néo-kantisme se devait d'assimiler la théorie darwinienne à une simple généralisation empirique parmi d'autres, et ainsi d'en faire le produit dérivé des formes pures de l'entendement. Comme le souligne Randall : « Neo-Kantianism was a genuine philosophy of the natural sciences [...] thus idealism could easily “accept” the doctrines of the new science- in their proper place, as after all merely “phenomenal” and “mere appearance” »⁵⁹. Lange prit donc cette initiative, attribuant même à la théorie darwinienne la consolidation d'un néo-criticisme désormais délivré de toute téléologie anthropomorphique : « Il est aujourd'hui indubitable que la nature procède d'une manière qui

59 Randall, F. B., *Philosophy after Darwin*, pp. 56, 57.

n'a aucune analogie avec la finalité humaine; bien plus, les principaux moyens qu'elle emploie sont tels que, appréciés par l'intellect humain, ils ne peuvent être comparés qu'au hasard le plus aveugle »⁶⁰. La précision mise ici en apposition est importante. C'est tout d'abord parce qu'il permet le dépassement de la « vieille téléologie », celle qui postule l'existence de *plans de création* dont les buts seraient analogues à ceux de la raison humaine, que le darwinisme confirme, par son intelligibilité causale, la seule et véritable téléologie : *la téléologie transcendante*. Autrement dit, l'explication darwinienne présuppose, comme toute théorie scientifique conforme aux lois causales, « la finalité formelle du monde », reflétant « son adaptation aux besoins de notre esprit »⁶¹. S'il est vrai qu'au niveau phénoménal, le darwinisme apparaît comme une « théorie du hasard », où le jeu contingent des causes mécaniques déterminerait l'apparition, la transformation et la disparition de formes organisées, il n'en demeure pas moins que l'organisation et la persistance de ces formes reposent sur des « lois éternelles » qui, au niveau transcendantal, confèrent à leur existence le sceau de la nécessité. À l'instar de Virchow, Lange attribue ainsi l'ordre nécessairement causal du monde aux structures de l'esprit, et il parvient à traiter la théorie darwinienne comme toute autre science empirique dont les connaissances restent nécessairement confinées à ces formes *a priori* et dont les conclusions ne peuvent outrepasser le cadre phénoménal.

Cette appropriation idéaliste du darwinisme constituera bel et bien un tour de force indispensable pour le néo-kantisme émergent et sa postérité philosophique. D'autres, comme Friedrich Nietzsche et Ernst Mach, accorderont également à la révolution darwinienne des corollaires à la fois épistémologiques et métaphysiques. Même si Darwin marquerait bel et bien la victoire définitive du monisme sur l'idéalisme, il serait d'autant plus nécessaire d'adopter une approche critique, notamment à l'égard du matérialisme, devant la chute des postulats d'universalité et de nécessité des règles de notre entendement désormais naturalisées. À cet égard, Haeckel évacue complètement cette problématique criticiste en empruntant, pour ainsi dire dans son intégralité, le matérialisme naturaliste du vulgarisateur Ludwig Büchner (1824-1899) tel qu'il est formulé dans *Kraft und Stoff* (*Force et matière*)⁶² 1855).

60 Lange, F., *Histoire du matérialisme*, p. 268.

61 *Ibid.*, p. 302.

62 Dans les années 1850 à 1870, *Force et matière* servait d'ouvrage de propagande officiel du matérialisme naturaliste, en étant à sa douzième édition en 1872 et à sa quinzième traduction. En guise de comparaison,

c) *Le matérialisme moniste de Haeckel*

Büchner se défend d'emblée d'ériger un système philosophique, assurant que l'ensemble de ses thèses sont valides à la lumière des corroborations empiriques qui ont marqué les derniers développements des sciences naturelles. Bien que la distinction entre la force et la matière soit conceptuellement nécessaire à l'intelligibilité du phénomène, les sciences physique et chimique témoignent de leur inséparabilité universelle et révèlent *a posteriori* leur identité réelle : « Si l'on pénètre au fond, on reconnaît bientôt qu'il n'y a ni force ni matière. L'une et l'autre sont les abstractions des choses, telles qu'elles sont prises de différents points de vue. Elles se complètent et l'une suppose l'autre. *Séparées l'une de l'autre, elles n'ont pas de réalité* »⁶³. Büchner s'entend néanmoins avec les néo-kantiens sur le fait que l'immutabilité et l'universalité des lois naturelles constituent le fondement objectif de l'ordre cosmique et des connaissances scientifiques. Il partage aussi une autre thèse, et non la moindre, avec Virchow et Lange : l'identité des lois naturelles et des lois de la raison. Cette adhésion inusitée à ce principe kantien se présente d'ailleurs comme la conséquence d'un retour paradoxal à un principe fondateur de l'idéalisme spéculatif : *l'identité entre la nature et l'esprit*. Par la ferme volonté de traduire le dualisme classique en monisme, la dérive spéculative de Büchner consistera en un double amalgame, d'une part entre le concept newtonien de « force » et la dimension « spirituelle » de l'être humain, d'autre part entre la matière et sa dimension « corporelle ». Immatérielle, la pensée est au cerveau ce que les forces d'attraction et de répulsion sont à l'atome. Selon les exigences apparentes du monisme, comme les diverses manifestations des forces moléculaires ne peuvent être que quantitativement différentes d'une organisation à l'autre, les caractéristiques élémentaires de l'esprit humain

les rares publications de Karl Marx à la même époque ne sont pas rééditées et restent peu lues. Freuler, L., *La crise de la philosophie au XIX^e siècle*, pp. 56, 57. En raison de la grande notoriété des thèses de Büchner, leur adoption dogmatique par Haeckel aurait été vraisemblablement nourrie par le contact avec des personnalités influentes, dont le linguiste August Schleicher (1821-1868). Uschmann, G. (1979). Haeckel's biological Materialism. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 1(1), pp. 107, 108.

63 Souligné par Büchner, L. (1859). *Kraft und Stoff: empirisch-naturphilosophische Studien, in allgemein-Verständlicherdarstellung*. Leipzig : Verlag von Meidinger John & Comp. c.f. (1863). *Force et matière : études philosophiques et empiriques de sciences naturelles*. (Traduit par L. F. Gamper, 7^e éd.). Paris : C. Reinwald, p. 1.

doivent déjà être présentes non seulement chez les animaux inférieurs, mais également chez les corps inorganiques. En ce sens, le monisme matérialiste de Büchner se démarque du matérialisme strict de Carl Vogt, pour qui aucun phénomène ne peut être « spirituel ».

Ces thèses constituant le cadre métaphysique de la *Morphologie générale*⁶⁴, il n'est pas étonnant qu'on ait accusé Haeckel d'obscurantisme en l'associant à la défunte *Naturphilosophie*. D'ailleurs, Haeckel partage sans complexe la quête philosophique de cette tradition : « toute véritable science naturelle est philosophie et toute véritable philosophie est science naturelle. Toute véritable science, cependant, est philosophie naturelle »⁶⁵. L'unité de la nature et l'uniformité de ses lois posent comme exigence une science unitaire, où la portée théorique de chaque discipline ne serait pas cloisonnée à une classe restreinte de phénomènes dont le tracé s'avérerait artificiel. Bien que sa contribution repose entre autres sur des descriptions morphologiques détaillées, notamment sur les radiaires et les éponges, peu de zoologistes ont fait preuve d'un esprit de synthèse aussi actif qu'Ernst Haeckel, qui érigea en véritable philosophie naturelle une science de l'individualité des formes organisées. Au cœur de son système moniste, la notion d'individualité généalogique prendra la forme d'un emboîtement cyclique continu, évoquant encore une fois certains thèmes de la *Naturphilosophie*. L'ontogenèse, soit le développement d'un organisme, s'inscrira ainsi dans le cycle englobant de sa phylogenèse, soit le développement de sa lignée ancestrale, celle-ci prenant part à l'ensemble de la biogenèse (l'histoire des formes vivantes), qui finalement participe à la cosmogenèse universelle. Ces rapprochements ne sauraient toutefois justifier le genre d'amalgame que l'on retrouve parfois dans l'historiographie des sciences du vivant⁶⁶. Contrairement aux émules de Schelling, Haeckel n'a jamais, du moins en principe, remis en cause la conception mécaniste. Au contraire, il a toujours affiché son admiration pour

64 Elles sont omniprésentes dans les pénultième et dernier livres de la *Morphologie générale*. On retrouve notamment l'idée de la nature exclusivement quantitative des différences anatomiques et spirituelles entre l'être humain et les autres espèces (*GM*, II, 430), celle du cosmos comme la somme de toute matière et de toute force (*GM*, II, 441) et le principe d'inséparabilité de la force et de la matière (*GM*, II, 441).

65 *Alle wahre Naturwissenschaft ist Philosophie und alle wahre Philosophie ist Naturwissenschaft. Alle wahre Wissenschaft aber ist Naturphilosophie.* (*GM*, 2, 447).

66 Par exemple, Jane Oppenheimer associe directement Haeckel au romantisme de la *Naturphilosophie* en jugeant « dommageable pour la science » la « ferveur dogmatique de Haeckel et son inclinaison pour la systématisation excessive ». Oppenheimer, J. M. (1967). *Essays in the History of Embryology and Biology*. Cambridge: The MIT Press, p. 151.

l'approche réductionniste en biologie, exhortant les naturalistes à bannir les derniers vestiges du téléologisme.

d) Le mécanisme causal et la métaphysique

En définitive, le dénominateur commun de ces différents cadres métaphysiques – néo-criticisme naturaliste (Helmholtz, Virchow), néo-kantisme (Lange), monisme matérialiste – est vraisemblablement ce que nous nommons le *mécanisme causal*. Il s'agit d'une heuristique partagée par plusieurs programmes de recherche biologiques, selon laquelle les régularités observées dans les phénomènes vitaux seraient ultimement déterminées par un agencement particulier de réactions physico-chimiques. Quelle est la nature de la relation entre le mécanisme causal et ces différents cadres métaphysiques? Ces derniers ont-ils un rôle épistémique déterminant au sein des différents programmes de recherche? La réponse à ces questionnements sera préalable à notre analyse de l'*Entwicklungsgeschichte evolutionnaire* et de l'*Entwicklungsmechanik*, car elle indiquera en quoi consiste l'implication de ces cadres dans la logique de la découverte embryologique.

En appui à notre tâche, nous ferons appel au modèle épistémologique d'Imre Lakatos, car il a l'avantage d'attribuer à certains présupposés métaphysiques des fonctions directrices et régulatrices déterminantes pour un programme de recherche, tandis que l'épistémologie poppérienne écarte d'emblée cette possibilité. Selon ce modèle, l'heuristique du « noyau dur » (*hardcore*) d'un programme de recherche serait constituée de principes métaphysiques et de présupposés méthodologiques. Ces composants rempliraient une double fonction; ils serviraient d'une part d'heuristique négative en limitant les révisions possibles des postulats théoriques qui forment le noyau dur; ils serviraient d'autre part d'heuristique positive en guidant la formation de modèles destinés à soumettre progressivement ces postulats théoriques à la base empirique. Or, selon Lakatos, il vaut mieux dissocier certains principes métaphysiques dits « flexibles » du noyau dur; comme ces éléments peuvent guider l'élaboration théorique dans une direction ou une autre en fonction des anomalies qui se manifestent, un « tournant créatif » peut avoir lieu pendant une phase dégénérante d'un

programme de recherche⁶⁷, c'est-à-dire lorsqu'il y a une accumulation d'explications *ad hoc* des anomalies qui surchargent le programme sans que cela serve à l'explication de nouveaux faits.

Nous ne limiterons toutefois pas notre analyse à ce cadre conceptuel, qui apparaît trop rigide pour satisfaire les exigences de notre problématique. Écartant une confusion potentielle autour des questions de la dégénérescence d'un programme de recherche et de ces « tournants créatifs », je formulerai ainsi la problématique qui nous concerne : mise à part la question nouménale et une certaine primauté ontologique de l'esprit, en quoi le mécanisme de Lange diffère-t-il réellement du mécanisme de Haeckel? Bien que soustraite à l'infirmité empirique, la querelle entourant le matérialisme apparaît externe aux développements de la morphologie évolutionnaire et de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne. Le mécanisme causal se présente ainsi comme une pièce heuristique intranucléaire au programme de recherche et statique dans son intégralité, tandis que les contextes métaphysiques « flexibles » en périphérie relèveraient davantage de l'idéologie que de la rationalité scientifique.

1.3 Anton Dohrn : la théorie des annélides est-elle néo-kantienne?

Un bref examen du cas d'Anton Dohrn (1840-1909) permettrait de confronter quelque peu cette hypothèse aux données historiques. Reconnu avant tout comme le fondateur de l'éminente Station zoologique de Naples, Dohrn reçut sa formation zoologique à l'Université de Iéna, où il fut initié à la morphologie évolutionnaire par l'anatomiste Carl Gegenbaur et par Ernst Haeckel. Ce dernier convainquit rapidement Dohrn de la validité de la théorie darwinienne et en fit par la même occasion son tout premier assistant. Dohrn s'intéressait particulièrement à la question de l'origine des vertébrés et formula rapidement l'hypothèse selon laquelle leur ancêtre se trouvait chez les annélides, et non pas chez les ascidiens comme le voulait l'orthodoxie darwinienne. L'idée de la création d'une station zoologique faisait d'ailleurs suite aux difficultés d'approvisionnement et de conservation de spécimens marins qui pouvaient constituer un support empirique déterminant à la démonstration de sa théorie. Fondée en 1873, la station devint rapidement un lieu touristique ainsi qu'un centre de

67 Lakatos, I. (1970). Falsification and the methodology of scientific research programmes. *Criticism and the Growth of Knowledge*, 4, p. 194.

recherche prospère. Les habiletés politiques de Dohrn ainsi que ses talents de gestionnaire lui permirent de conclure des accords stratégiques avec les autorités locales et avec plusieurs universités européennes et nord-américaines qui garantirent l'indépendance économique de la station. Si la mission première de la Station était de justifier empiriquement la théorie darwinienne, elle devint rapidement un centre scientifique multi-disciplinaire de classe mondiale, se trouvant à l'origine de plusieurs revues scientifiques, de conférences nationales et de congrès internationaux⁶⁸. Dohrn profita d'ailleurs largement du statut dont jouissait Naples pour diffuser ses théories et les résultats de ses recherches auprès de plusieurs zoologistes de renom, dont Francis Balfour, E. B. Wilson, Thomas Hunt Morgan, Theodor Boveri et Hans Driesch⁶⁹. Au cours des années 1880 et 1890, la Station zoologique de Naples devint ainsi le terreau de l'embryologie expérimentale, la niche de ceux que l'on surnommait les *Neapler Entwicklungsmechaniker*.

a) *La théorie des ascidies et la morphologie évolutionnaire*

Une étroite collaboration entre Dohrn et Haeckel semblait destinée à un avenir prometteur, mais les relations entre les deux morphologistes se brouillèrent au cours de l'élaboration progressive de *la théorie des annélides*; non seulement cette dernière marquait un désaccord important avec un segment significatif de la lecture phylogénique des maîtres de Iéna, mais impliquait également des réformes méthodologiques profondes qui ébranlaient les assises épistémiques de la morphologie évolutionnaire. Les descriptions embryologiques des têtards ascidiens (1866)⁷⁰ et de l'*Amphioxus* (1867)⁷¹, effectuées par Alexander Kowalevsky (1840-1901), furent à l'origine de la théorie des ascidies, qui jouit instantanément d'une réception favorable notamment par Darwin, Huxley, Gegenbaur et Haeckel. La comparaison

68 Fantini, B. (2000). The "Stazione Zoologica Anton Dohrn" and the history of embryology. *Int. J. Dev. Biol.*, 44, 523-535.

69 Hall, B. K. (2007). Tapping many sources: The adventitious roots of Evo-Devo in the nineteenth century. Dans M. Laubichler & J. Maienschein (dir.), *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution* (p. 467-497). Cambridge: MIT Press.

70 Kowalevsky, A. (1866). Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. *Mémoires de l'Académie des Sciences St. Petersbourg*, X(15), 1-19.

71 Kowalevsky, A. (1867). Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. *Mémoires de l'Académie des Sciences St. Petersbourg*, XIX(4), 1-24.

détaillée de ces résultats révéla de nombreuses homologies à des phases clés de leurs développements respectifs, notamment au niveau de la corde dorsale, des fentes branchiales et des plis médullaires à l'origine du tube neural (voir Figure 1). Comme la corde dorsale et le tube neural des ascidies disparaissent à l'âge adulte, ces organismes étaient auparavant classés sous le genre des mollusques. Or, considérant que la corde dorsale tient lieu de colonne vertébrale à l'*Amphioxus* et que plusieurs de ses traits développementaux sont également homologues à ceux des vertébrés supérieurs, une forme ancestrale semblable à l'*Amphioxus*, dont les plus proches parents seraient ascidiens, serait donc à l'origine du *Vertebrata*.

Cette brillante inférence d'une parenté entre les ascidies et les vertébrés enclenchera une série de transformations profondes de la systématique sous l'empreinte de la théorie darwinienne. Parmi les contributions notables de la morphologie évolutionnaire, l'établissement des *Chordata* par

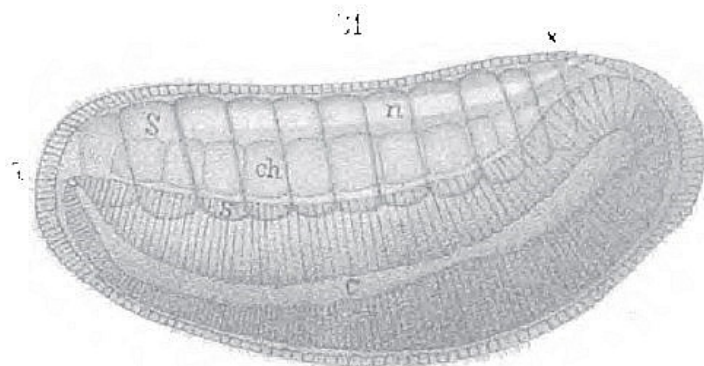


Figure 1: Vue latérale de l'*Amphioxus* larvaire dont la partie antérieure se trouve à gauche. *a* anus; *S* enveloppe mésodermique; *n* tube neural; *ch* corde dorsale; *c* tube digestif; *x* extrémité du tube neural. D'après Kowalevsky, 1867.

Haeckel en 1874, groupe dont

l'ensemble des membres (les chordés) possèdent au cours de leur embryogénèse une corde dorsale, est la plus significative; elle sera d'ailleurs suivie de la reconnaissance spécifique des *Urchordata* (groupe des tuniciers) et des *Cephalochordata* (groupe auquel appartient l'*Amphioxus*) par Ray Lankester sept ans plus tard. Qu'elle soit guidée par la loi de la récapitulation ou par des principes de différenciation établis par l'embryologiste Karl von Baer, la réinterprétation taxonomique à la lumière des phénomènes embryogénétiques s'inscrit dans une recherche généalogique au moment où l'*Entwicklungsgeschichte* devient elle-même évolutionnaire. Selon les principes méthodologiques de la morphologie, l'homologie devient ainsi le seul fondement empirique permettant de corroborer une hypothèse phylogénétique. En principe, tant les structures anatomiques adultes que les formes embryologiques serviront de

base empirique à l'identification d'homologies entre espèces. Ces homologies une fois réunies au sein d'un tissu typologique cohérent confirmeront le lien généalogique anticipé.

b) Vers une morphologie fonctionnelle

Voilà donc résumé l'essentiel des principes méthodologiques de la morphologie évolutionnaire. Or, Dohrn ne remettra pas en cause, comme ce fut le cas de Karl E. von Baer⁷², les homologies inférées à partir des observations de Kowalevsky. Élaborée principalement dans *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels (L'Origine des vertébrés et le principe de succession de fonctions 1875)*⁷³, sa théorie des annélides s'inscrit plutôt au sein d'une entreprise réformatrice de la méthodologie des morphologistes d'Iéna. Elle s'établit essentiellement à partir de deux idées centrales : (1) les formes organisées n'étant qu'une « projection du contenu et des processus fonctionnels »⁷⁴, la morphologie doit intégrer à sa méthode une analyse physiologique au service d'une *histoire évolutionnaire des fonctions*, sans quoi elle est vouée à spéculer de manière stérile sur des origines phylogénétiques incertaines; (2) le morphologiste doit être en mesure de discriminer deux types de destin évolutionnaire qui sont de valeur opposée, soit le *perfectionnement* et la *dégénérescence*. L'intégration théorique et méthodologique de ces idées s'avère décisive dans la détermination de la nature des liens généalogiques entre espèces affiliées.

Au cours de la même période, le zoologiste néo-lamarckien Alfred Giard (1846-1908) remet également en question la légitimité de déduire des connexions phylogénétiques, à l'origine de réarrangements taxonomiques majeurs, sur la base de simples ressemblances morphologiques de développement sans un examen critique préalable. Ainsi, Giard critique ces « interprétations exagérées [...] provenant de ce que ces naturalistes ont voulu transporter dans l'embryogénie des Ascidies les notions qu'ils ont acquises par l'étude des embryons de

72 Russell, E. S. (1916). *Form and Function*. London: John Murray. p.271.

73 Dohrn, A. (1875). *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels*. Leipzig: Wilhelm Engelmann. Se trouve ici une traduction en anglais: (1994). The Origin of vertebrates and the principle of succession of functions (Traduit par M. T. Ghiselin). *History and Philosophy of the Life Sciences*, 16(1), 3-96.

74 Dohrn, A., *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels*, p.70.

vertébrés »⁷⁵. Certes, Giard concède l'existence d'homologies « ataviques » ayant une « haute signification »⁷⁶; par contre, plusieurs similitudes sont en réalité des *homologies analogiques* (c'est-à-dire des homoplasies morphologiquement identiques), où des organes fondamentaux partagés par plusieurs *phyla* s'adaptent parallèlement aux mêmes fonctions. Mise à part la formation de l'archentéron (intestin primitif), les homologies observées entre les ascidies et les vertébrés témoigneraient simplement d'une adaptation parallèle, ce qui confirmerait la pertinence de la classification lamarckienne des tuniciers chez les polypes et les acéphales.

En raison de la vulnérabilité de la méthode morphologique face à de telles critiques, Dohrn défend la double nécessité d'étudier, dans un premier temps, les processus adaptatifs responsables des modifications morphologiques et ensuite, de formuler des scénarios adaptatifs crédibles qui offrent une explication physiologique des homologies et déterminent ainsi leur sens phylogénique. Cette dernière nécessité concerne la continuité fonctionnelle, et non pas simplement formelle, de toute direction évolutionnaire. Afin d'appréhender de nouvelles orientations fonctionnelles, les descriptions morphologiques de séries entières d'organismes doivent être mises dans les contextes écologiques appropriés.

c) *Le principe de changement de fonction et la théorie des annélides*

En ce sens, la théorie des annélides offre un scénario hautement spéculatif, mais simple et aisément compréhensible : les ancêtres des vertébrés auraient graduellement divergé des vers en développant la nage et la reptation. Or bien que Dohrn cède la primauté évolutionnaire à des exigences fonctionnelles, celles-ci ne peuvent provoquer *ex nihilo* une formation nouvelle suivant les besoins physiologiques, ce qui ferait inmanquablement appel à un *deus ex machina*, voire à une *generatio æquivoca* organogénétique⁷⁷. Dohrn présuppose donc qu'une structure remplit plusieurs fonctions, dont chaque fonction fait appel, selon des proportions variables et les besoins en cause, à un module distinct de composantes. Un changement morphologique s'opère donc lorsqu'une fonction qui était secondaire supplante

75 Giard, A. (1872). Étude critique des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des vertébrés et des tuniciers. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, i, p.235.

76 *Ibid.*, p.278, 279.

77 Dohrn, A., *The Origin of Vertebrates and the Principle of Succession of Functions*, p. 41.

définitivement la fonction première, renversant les modalités normales d'usage de la partie nouvellement sollicitée.

Darwin avait initialement inféré, dans *l'Origine des espèces*, des cas d'adaptation par changement de fonctions chez les bernaches, mais c'est dans ses études éthologiques sur l'expression des émotions que ce type de raisonnement servira fréquemment d'explication historique⁷⁸. Or, Dohrn verra dans le *Princip des Funktionswechsels* le processus responsable de toute adaptation fonctionnelle à l'origine d'un embranchement phylogénétique. Considérant que tout substrat morphologique se trouve à la base de toute régulation fonctionnelle, il adoptera comme point de départ empirique la nature métamérique commune au développement des annélides et à celui des vertébrés, tandis qu'elle reste étrangère aux ascidies. En effet, la formation de la vertèbre primordiale est caractérisée par la répétition de l'avant à l'arrière de segments fondamentalement identiques (ou encore « métamères ») autour de la cavité coelomique. Comme la segmentation constitue le mode de développement principal des annélides jusqu'à la phase de différenciation, il postule qu'elle constitue donc, chez les vertébrés, le modèle embryogénétique originel et élémentaire. Originel, car les segments des ancêtres vermiformes restant généraux et peu spécialisés même une fois différenciés, ces parties primordiales offrent ainsi une latitude fonctionnelle considérable, favorisant des divergences phylogénétiques variées. Bien que Dohrn exclue d'emblée toute néoformation, chaque segment possédant une saillie rudimentaire s'avère suffisamment polymorphe pour constituer le germe d'organes spécialisés aux fonctions les plus diverses : « each little protuberance on the body, if only it has a thin skin and receives a flow of blood, can become a gill, provided that the surface area continues to increase and the wall continues to thin out so far as possible »⁷⁹. Ainsi, la sollicitation augmentée de la fonction respiratoire produit un amoncellement de vaisseaux sanguins autour de la saillie en excavation afin de faciliter l'échange de gaz, d'où résulte la genèse progressive des branchies. De manière analogue à l'apparition de segments autour du coelome, les cavités branchiales accueillent à leur tour les tissus nécessaires à la formation des nageoires et des membres : muscles, cartilage

78 Darwin, C. (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. London: John Murray. Dohrn lut cet ouvrage en une journée seulement et en publia un compte rendu dans *The Academy*. Dohrn, A., *The Origin of Vertebrates and the Principle of Succession of Functions*, p. 15.

79 *Ibid.*, p. 34.

et nerfs. Ces structures cartilagineuses précèdent d'ailleurs génétiquement l'apparition de la corde dorsale, symbole de la distinction des *Chordata*.

C'est donc à partir de changements fonctionnels successifs des fentes branchiales de nos ancêtres annélides que Dohrn expliquera l'émergence des formations les plus inusitées, dont celle des organes reproducteurs. Or un obstacle ontogénétique, en apparence insurmontable, minait jusqu'alors la théorie des annélides : tant chez les vertébrés que chez les ascidies, le cerveau comme le reste du système nerveux se situe dans l'axe dorsal de l'embryon par rapport à la bouche, tandis qu'il se développe dans l'axe ventral chez les annélides. Afin de résoudre cette anomalie anatomique majeure, Dohrn postule la constitution d'une toute nouvelle bouche dans l'axe dorsal qui aurait progressivement remplacé celle des annélides, ce qu'appuient notamment des comparaisons embryogéniques impliquant la cavité buccale en formation et les fentes branchiales. Or un tel scénario évolutionnaire signifie, chez des espèces intermédiaires, une nutrition simultanée par la bouche d'origine et par la fente branchiale dorsale en excavation progressive, menée graduellement par ce renversement fonctionnel. Ces « ajustements » physiologiques engendreront ainsi, au point de ramification des *Vertebrata*, l'atrophie de la bouche d'origine et son remplacement définitif par son emplacement actuel.

Dohrn énumère ici nombre de modifications morphologiques opérées à la périphérie de ces développements, dont la mention pour notre propos serait accessoire, dans le but de corroborer sa théorie par les données embryologiques disponibles. Ce qui ressort de cette analyse, c'est avant tout l'étonnante plasticité que confère aux organismes et aux espèces une conception essentiellement physiologique des phénomènes évolutionnaires. Certes, l'émergence d'une structure se fait toujours à partir d'une disposition structurelle préalable, et non pas à partir d'une simple disposition chimique d'un équivalent histologique d'une certaine matière protoplasmique; reste néanmoins que la malléabilité et la généralité des nombreuses saillies branchiales procurent à l'adaptation fonctionnelle toute la liberté nécessaire afin de subordonner les modalités structurelles aux besoins physiologiques. Cette hiérarchie converge d'ailleurs avec la théorie darwinienne, selon laquelle la sélection naturelle « peut agir sur tous les organes intérieurs, sur la moindre différence d'organisation, sur le mécanisme vital tout

entier »⁸⁰. Si les contraintes structurelles des êtres inférieurs ne semblent constituer, à une échelle évolutionnaire, qu'un obstacle temporaire à une genèse dominée par des déterminations d'ordre fonctionnel, celle-ci n'est possible que grâce aux capacités d'adaptation inhérentes à ces mêmes dispositions structurelles, si générales soient-elles.

Bien qu'il ait qualifié la théorie de Dohrn comme étant « peu critique et non scientifique »⁸¹, Gegenbaur conçoit également l'évolution des formes organisées comme un phénomène physiologique, comme en témoigne cet extrait :

*L'adaptation est enclenchée par une modification de l'activité des organes, et donc les relations physiologiques y jouent un rôle de la plus haute importance. Comme l'adaptation n'est que la simple expression matérielle de ce changement de fonction, cette modification de fonction, de même que son expression, doivent être conçues comme un processus se déroulant graduellement [...] La fonction physiologique gouverne, en un sens, la structure; et donc, ce qui est morphologique est subordonné au domaine physiologique. La dépendance de la réalisation formelle d'un organe à son activité apparaît fondamentalement dans le cas de la taille.*⁸²

En fait, un ordre contraire à cette schématisation des rapports entre structure et fonction apparaît incompatible avec le transformisme et le gradualisme de Darwin. Haeckel, qui en appelait à la réduction des causes finales aux causes efficientes, se réjouissait d'ailleurs de la nouvelle proximité des études morphologiques par rapport à la physiologie, rendue désormais possible par la théorie darwinienne (*GM*, II, 162). La critique de Gegenbaur est plutôt fondée sur un constat épistémologique : si la physiologie offre une explication causale à la modification graduelle des espèces, seule la morphologie, par la description et la comparaison

80 Darwin, C. (1992). *L'Origine des espèces (1859)*. (Traduit par E. Barbier, 1^{er} éd.). Paris: GF. p. 132.

81 Maienschein, J. (1994). 'It's a long way from *Amphioxus*' Anton Dohrn and late nineteenth century debates about vertebrate origins. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 16, p.470. Mario Di Gregorio nous apprend qu'au-delà des divergences méthodologiques, les rapports entre Gegenbaur et Dohrn se sont avérés houleux dès l'entrée de ce dernier à Iéna, le jeune étudiant anxieux ne supportant vraisemblablement pas l'imposante figure d'autorité qu'incarnait ce grand personnage aux tendances erratiques. Par contre, une amitié sincère entre Haeckel et Dohrn s'était particulièrement consolidée au cours d'une expédition commune à l'archipel Heligoland, mais des différends tant au niveau théorique qu'institutionnel ont fini par y mettre fin. Di Gregorio, M, *From Here to Eternity*, pp. 325, 326.

82 Texte original : *Die Anpassung wird durch eine Veränderung der Leistung der Organe eingeleitet, so dass also die physiologische Beziehung der Organe hier die Hauptrolle spielt. Da die Anpassung nur der materielle Ausdruck jener Veränderung der Function ist, wird die Modification der Function ebenso wie ihre Aeusserung als ein allmählich sich vollziehender Vorgang zu denken sein [...] Die physiologische Function beherrscht in gewissen Sinne die Structur, und darin ist das Morphologische dem Physiologischen untergeordnet. Im niedersten Grade erscheint die Abhängigkeit des formalen Befundes eines Organs von seiner Leistung in Betracht des Volums.* Gegenbaur, C. (1878). *Gründniss der vergleichenden Anatomie*. (2^e éd.). Leipzig: Wilhelm Engelmann, pp. 8, 9.

détaillées des formes anatomiques et embryologiques, peut positivement témoigner de son parcours généalogique. La physiologie et la morphologie s'écartent autant par leurs sujets que par leurs méthodes⁸³, et la considération principale de données physiologiques dans une visée taxonomique risque faussement de rapporter, sur la base d'analogies fonctionnelles, des organes homologues à des catégories différentes. En guise d'exemple, Gegenbaur mentionne l'analogie entre les branchies des poissons et les poumons, qui longtemps fit obstacle à la compréhension de la signification morphologique de la vessie natatoire. Haeckel dénoncera à son tour le caractère spéculatif des conclusions de Dohrn, tirées à partir de scénarios adaptatifs inventés en l'absence de données empiriques valables, c'est-à-dire de strictes homologies.

d) La théorie des annélides n'est pas le fruit d'une ontologie néo-kantienne

Selon Michael Ghiselin⁸⁴, tant la théorie des annélides que le plaidoyer de Dohrn en faveur de la nécessité d'une refonte fonctionnelle du programme de recherche gegenbaurien trouve son origine dans l'adhésion à des ontologies distinctes. D'allégeance néo-kantienne, Dohrn aurait la ferme conviction que la réalité est essentiellement formée par des *processus*, dont les formes ou substances subsumées ne seraient que les apparences. Afin d'évaluer la validité de cette assertion, il convient ici de retracer son parcours philosophique. De 1863 à 1865, Dohrn étudie à Berlin, berceau de l'idéalisme allemand, où il est initié à l'école physiologique d'Emil du Bois-Reymond, qui s'oppose au programme de Gegenbaur tant au niveau théorique qu'institutionnel. Ce séjour sera suivi de la lecture de *l'Histoire du matérialisme* qui fut révélatrice pour le jeune naturaliste. Dès 1867, sa conversion au néo-

83 Gegenbaur délimite clairement les domaines respectifs de la physiologie et de la morphologie : « c'est à la *Physiologie* qu'appartient la recherche des manifestations du corps animal ou de ses parties, la réduction de ces fonctions à des processus élémentaires, et leur explication d'après des lois générales. L'étude du substrat matériel, siège de ces manifestations, la diversité des formes du corps et de ses parties, de même que l'explication de leurs rapports logiques, sont du ressort de la *Morphologie* » (notre traduction). *Ibid.*, p.1. Texte original : *Die Erforschung der Leistungen des Thierleibes oder seiner Theile, die Zurückführung dieser Functionen auf elementare Vorgänge und die Erklärung derselben aus allgemeinen Gesetzen ist die Aufgabe der Physiologie. Die Erforschung der materiellen Substrate jener Leistungen, also der Formerscheinungen des Körpers und seiner Theile, sowie die Erklärung derselben aus dem logischen Zusammenhange jener, ist die Aufgabe der Morphologie.*

84 Ghiselin, M, *The Origin of Vertebrates and the Principle of Succession of Functions*, pp. 7, 8.

kantisme fut à l'origine de tensions croissantes avec son maître Haeckel, comme en témoigne leur correspondance:

Dear Haeckel, That you would reject the position here was my opinion from the beginning [...] Should I esteem you less because you do not share certain opinions? [...] I will be hanged if you do not study Lange's book to your infinite advantage. I am already a friend of Lange, and we have a wonderful correspondence. He is a marvellous person. He converted me completely – I had been like you, but I became free only through him and understood only now how powerful the fields are which cover materialism [...] I am free now.⁸⁵

En effet, la critique de l'atomisme opérée par Lange semble effectivement mener à une sorte d'*ontologie du processus* : « le résidu incompris ou incompréhensible de notre analyse », nous dit Lange, « est toujours la matière », car ce qui est réellement « compris de l'essence d'un corps, nous le nommons propriétés de la matière, et ces propriétés, nous les ramenons à des forces »⁸⁶. Faute de pouvoir substantialiser le réel sous une unité matérielle, on rendrait compte de rapports causaux impliquant des systèmes dynamiques et inférerions la régularité de ces processus à partir de l'observation de leurs expressions phénoménales.

Cependant, tant une ontologie du processus qu'un monisme matérialiste nous apparaissent extrinsèques à une conception physiologique du vivant. En effet, Gegenbaur, Haeckel et Dohrn s'accordent, malgré leurs divergences philosophiques, sur le fait que la forme consiste en une expression tangible de processus physiologiques sous-jacents. Certes, la défaillance des principes méthodologiques de la morphologie dans sa reconstruction phylogénique tient, selon Dohrn, à la diversité des phénomènes adaptatifs à l'origine des variations dans un premier temps, et dans un second temps, à l'insuffisance des données embryologiques et paléontologiques disponibles. La mise à l'examen de scénarios adaptatifs possibles à la lumière des analyses morphologiques compenserait ainsi cette lacune. Or n'est-ce pas le propre de la théorie de la sélection naturelle, telle que l'a formulée initialement Darwin, que de mettre l'accent sur les variations plutôt que sur la conservation? N'est-ce pas le véritable destin d'une morphologie à laquelle s'est greffée la théorie darwinienne, que de se muer en morphologie fonctionnelle? Voici notre thèse : si certains aspects de la réforme

85 Dohrn cité par Heuss, T. (1991). *Anton Dohrn. A Life of Science*. Berlin/Heidelberg/New York: Springer. pp.351-354.

86 Lange, F., *Histoire du matérialisme*, p. 231.

proposée par Dohrn étaient visionnaires, ce n'était pas à la faveur d'une adhésion au néo-kantisme, mais plutôt grâce à une véritable compréhension des implications de la théorie darwinienne.

e) Parasitisme, dégénération et téléologie vitale

Par contre, l'effet heuristique du cadre idéaliste apparaît plus plausible sur la seconde idée fondatrice de la théorie des annélides : *la dégénération*. Contrairement à Giard, Dohrn accueille favorablement les conclusions de Kowalevsky; mais s'il y a bel et bien un lien généalogique qui réunit les vertébrés et les ascidies, c'est que ces dernières sont en réalité des formes dégénérées des vertébrés primitifs, tandis que ceux-ci ont maintenu leur ascension physiologique vers le sommet de la hiérarchie des êtres. L'argument principal de Dohrn consiste à déduire du *parasitisme* de plusieurs espèces actuelles d'ascidies, telles les myxines, une adaptation pédomorphique (un arrêt précoce du développement) dans un contexte de dépendance grandissante envers leurs hôtes. Bien que cette série de changements fonctionnels renforce le squelette et la musculature au niveau de la tête afin d'augmenter la puissance de harponnement et de succion, la régression du squelette corporel et l'atrophie des organes sensoriels marqueront la dégénérescence globale de l'organisme. Celle-ci ne se caractérise pas seulement par une perte quantitative de la masse et de la taille des tissus, mais de manière plus significative, par la rétrogradation d'organes spécialisés à des fonctions plus élémentaires. Or bien que Dohrn nous ait offert jusqu'ici une explication physiologique de ce phénomène évolutionnaire, il s'interroge soudainement sur les causes réelles d'un destin aussi funeste, à l'écart du cadre méthodologique qu'il s'était fixé :

If we now consider an ascidian colony and must see in it descendants of the same highly organized beings from which we ourselves have derived, if we unearth the miserable Amphioxus from his usurped ancestral throne [...] in whom would not arise the question : what have been the causes that have condemned the one to so miserable an existence, to such a degradation, whereas the others see before themselves a limitless ideal of perfection? Chance? Or physio-chemical relationships? I should think that these two categories have recently been so frequently invoked that we could just as well move them aside forthwith to well-earned retirement. [...] It is for the time being irrelevant to contest whether life is a result of chemico-physical processes or whether it is a primordial quality

*of all existence [...] Let us accept it as given.*⁸⁷

À défaut d'avoir accès à la raison suffisante d'une telle polarisation du sort adaptatif de deux lignées ayant le même ancêtre archétypique, Dohrn plaide contre la réduction du vivant à des relations physico-chimiques par simple pétition de principe, s'en remettant au strict comportement observable empiriquement. Or, ce dernier, tel qu'appréhendé par l'esprit, laisse présager l'intervention d'une possible cause finale. En abordant favorablement la question du téléologisme, Dohrn obtient vraisemblablement la sympathie de Karl von Baer⁸⁸, en qui il voit un potentiel allié stratégique; il prend toutefois le risque que certains soient tentés d'inscrire sa théorie au registre des thèses de philosophie naturelle⁸⁹. Dohrn s'est d'ailleurs attiré les foudres de Haeckel et de Lankester en raison de sa description anthropomorphique du parasitisme. Selon Haeckel, il fallait ainsi induire de cette rhétorique la correspondance du comportement téléologique des organismes à un plan divin.

Comme nous l'avons constaté précédemment, Lange ne peut être entièrement tenu responsable de cette porte entr'ouverte sur la téléologie vitale. Défendant un mécanisme strict, il critiquera même la position kantienne, selon laquelle « en vertu de l'idée rationnelle d'une détermination réciproque et absolue des parties dans l'univers », nous regarderions les organismes « comme s'ils étaient le produit d'une intelligence »⁹⁰. Cette téléologie objective ne peut avoir qu'une valeur heuristique pour les sciences naturelles, bien que Lange n'hésite pas à donner son aval à la conception organiciste de l'individualité biologique telle qu'énoncée par Virchow : « l'individu est une communauté unitaire dans laquelle toutes les parties concourent à un but homogène ou, comme on peut aussi l'exprimer, agissent d'après un plan déterminé [matériellement dans le germe] »⁹¹. Il admet toutefois que l'explication mécaniste des phénomènes vitaux est condamnée à un perpétuel inachèvement, dans lequel « il y aura

87 Dohrn, A., *The Origin of Vertebrates and the Principle of Succession of Functions*, pp. 77, 78.

88 Dohrn, A., von Baer, K., Groeben, C., & Oppenheimer, J. (1993). Karl Ernst von Baer [1792-1876], Anton Dohrn [1840-1909]: Correspondence. *Transactions of the American Philosophical Society. New Series*, 83(3), 1-156.

89 Dohrn se réapproprie d'ailleurs la doctrine de la *Naturphilosophie* de la répétition des parties. Geoffroy St-Hilaire avait également défendu la thèse que les vertébrés étaient des arthropodes marchant sur leur dos. Russell, E. S., *Form and Function*, p.274.

90 Lange, F., *Histoire du matérialisme*, p.302.

91 Virchow cité par Lange, *Ibid.*, p.272.

toujours un reste insoluble »⁹². Chez Dohrn, il semble donc que cette impossibilité propre au kantisme d'appréhender les « essences », laisse présager qu'au-delà de la frontière nouménale où se heurte l'explication mécanique, apparaît l'explication téléologique. Au terme de sa démonstration théorique, c'est donc en dérogeant aux principes de Lange, plutôt qu'en y adhérant, que Dohrn contemple la possibilité d'une origine transcendante des destins évolutionnaires. D'ailleurs, ces dernières considérations apparaissent davantage comme une occasion de conclure l'exposé par une réflexion philosophique que comme une partie intégrante de son argumentaire scientifique. L'évaluation axiologique d'un développement phylogénétique est ici fondée sur une hiérarchie reconnaissant des degrés de dignité animale; déjà en opération au sein de la morphologie de Cuvier⁹³, cet ordre se met en place en fonction de critères morphologiques comme l'idée goethéenne de *perfection* instaurée à partir du critère de la dissemblance, et des critères physiologiques de complexité et de division du travail. Ces notions se veulent tout à fait intelligibles d'un point de vue mécaniste. Au sein de la théorie de Dohrn, les myxines ne sont donc pas assimilées à des êtres dégénérés parce qu'elles sont vouées à un parasitisme misérable, mais en raison de la pauvreté de leur différenciation morphogénétique.

1.4 Conclusion

Le traitement philosophique de la problématique des causes finales s'avère donc externe à la théorie des annélides, qui est développée notamment à partir de la théorie darwinienne, du principe de changement de fonction, de la notion de dégénérescence structuro-fonctionnelle, de la métamérisation des espèces parentes et de nouveaux présupposés méthodologiques intégrés à la morphologie évolutionnaire, dont la construction de scénarios adaptatifs. La pertinence de la théorie des annélides dépend également de certaines corroborations empiriques déterminantes, dont certaines fentes branchiales homologues à des phases clés de l'embryogenèse. La métaphysique néo-kantienne de Lange y joue-t-elle un rôle

92 *Ibid.*, p.303.

93 Balan, B. (1979). *L'ordre et le temps. L'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIX^e siècle*. Paris: Vrin. p. 272.

heuristique? En fait, cette analyse confirme notre hypothèse de départ : les dogmes matérialistes, néo-criticistes et néo-kantiens apparaissent comme des compléments conceptuels secondaires, qui assurent certes une cohérence de la représentation théorique, mais qui restent jusqu'ici externes au développement des programmes de recherche étudiés. Insistons : ce rôle doit constamment être réévalué selon le contexte régional d'analyse⁹⁴. Or jusqu'à présent, leur valeur heuristique réside essentiellement dans leur soutien au mécanisme causal, pièce maîtresse de la méthodologie des programmes de recherche darwiniens; ce sera le cas de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne, mais également de l'*Entwicklungsmechanik* de Wilhelm Roux.

Dans le premier cas, les relations théoriques entre le darwinisme émergent et le mécanisme s'en trouvent désormais élucidées; bien qu'il soit juste d'affirmer, comme le fait E. S. Russell, qu'une importante *Weltanschauung* matérialiste prédisposait la théorie darwinienne à un accueil favorable⁹⁵, son adhésion n'exige aucun cadre métaphysique particulier, si ce n'est ce que nous nommerons l'*heuristique mécaniste*. Celle-ci prédispose à la recherche d'une explication causale correspondant aux différentes relations uniformes entre différents phénomènes empiriques, c'est-à-dire aux lois. Ainsi, elle se porte vers l'analyse des régularités phénoménales observées à partir de régularités plus élémentaires que nous offrent, entre autres, la physique et la chimie; mais cet idéal réductionniste n'est possible qu'en franchissant plusieurs paliers explicatifs supérieurs, dont l'importance de la réduction darwinienne des phénomènes morphologiques aux mécanismes physiologiques d'hérédité et d'adaptation et à la sélection naturelle. Comme nous l'a démontré le plaidoyer de Virchow, la réduction des causes finales aux causes efficientes n'est pas qu'une devise matérialiste, mais s'inscrit dans un idéal de scientificité partagé également par la plupart des idéalistes de filiation kantienne. Nous nous passerons de l'évaluation de la valeur philosophique de la position de Haeckel, selon laquelle la *Descendenztheorie* marquerait la falsification définitive du dogme idéaliste, évaluation qui serait ici digressive. Cependant, si le darwinisme entre tant soit peu en conflit

94 Par ailleurs, il en sera autrement dans le cas dans du programme téléo-mécaniste pour l'*Entwicklungsmechanik* que Hans Driesch proposera dans (1894). *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*. Leipzig: Wilhelm Engelmann. L'idéalisme kantien jouera ici un rôle heuristique absolument fondamental dans l'inférence d'un *Bildungstrieb* comme force téléologique irréductible du développement organique. Voir le septième chapitre de cette thèse.

95 Russell, E. B., *Form and Function*, p.241.

avec la vision du monde idéaliste, c'est certainement par la réinsertion dans le champ phénoménal de pans de la réalité restés jusqu'ici aux confins des limites épistémiques de l'entendement : origine de l'esprit humain et des formes de l'intuition, mais aussi origine des êtres vivants.

Ces résultats épistémologiques informeront notre analyse de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne et son traitement de la problématique développementale. Bien que l'entreprise de Haeckel précède le renouvellement explicite de cette problématique par Wilhelm Roux, celle-ci s'avère en un sens implicite à toute théorie du développement. Chez Haeckel, la dialectique entre la préformation et l'épigenèse s'exprimera par la traduction mécanique d'une typologie du développement héritée de la tradition aristotélicienne dont était toujours redevable l'embryologie de Karl von Baer. Une telle réduction du Type à des causes mécaniques exigera une synthèse théorique d'une grande originalité dont la loi biogénétique de la récapitulation occupera la pièce maîtresse.

Chapitre 2

Palingenèse et cænogenèse : Haeckel et la nouvelle problématique du développement

2.1 Haeckel héritier de Karl von Baer : intégration d'une typologie du développement

Depuis la parution du classique *Ontogeny and Phylogeny* (*Ontogénie et phylogénie* 1977) de Stephen Jay Gould, qui contient encore aujourd'hui l'une des études les plus pertinentes sur la récapitulation haeckelienne jamais réalisée, la littérature abordant de quelque manière l'héritage d'Ernst Haeckel a pris du volume, au point où Will Blackwell a publié un article intitulé *What to Make of All this Commentary on Haeckel? (Que faire de tous ces commentaires sur Haeckel? 2007)*⁹⁶, où il tente de saisir les grandes artères thématiques et les contributions potentielles aux « études haeckeliennes ». La redondance est le risque de toute participation assumée à cette réflexion historique. Si nous espérons que notre reconstruction rationnelle en soit quelque peu préservée, c'est que le fil de notre problématique nous conduit à la biologie haeckelienne de manière tout à fait inévitable. Au niveau institutionnel, l'influence de Haeckel sur les principaux *Entwicklungsmechaniker* est indéniable, le maître d'Iéna ayant supervisé, de près ou de loin, les travaux des frères Oscar et Richard Hertwig, de Wilhelm Roux, d'Hans Driesch et d'August Weismann. Nous verrons que cette collaboration se traduit par une parenté théorique faisant de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne l'une des conditions historiques du programme de recherche rouxien. Si Haeckel fut le principal maître d'œuvre d'une certaine embryologie évolutionnaire, l'*Entwicklungsmechanik* est née d'une

96 Blackwell, W. H. (2007). What to make of all this commentary on Haeckel? *The American Biology Teacher*, 69(3), 135-136. Cet auteur offre quelques références pour chacune des thématiques actuellement traitées, dont la controverse autour des dessins vraisemblablement frauduleux d'embryons de vertébrés dans l'*Anthropogénie* (1874), le degré actuel de validité d'une théorie de la récapitulation, les liens entre l'ontogénie et la phylogénie (notamment au sein du programme de recherche *evo-devo*) et la question du caractère « darwinien » de la théorie haeckelienne. Autre thème particulièrement polémique occupant nos contemporains : la possible responsabilité de Haeckel à l'égard de l'Holocauste, notamment en raison de la promotion d'une hiérarchie raciale produite par l'évolution. Sur ce point, Robert Richards s'est lancé dans une entreprise de réhabilitation de Haeckel en s'opposant à Daniel Gasman, qui l'accuse de célébrer un avatar du nazisme. Richards, R. J. (2007). Ernst Haeckel's alleged anti-semitism and contributions to Nazi biology. *Biological Theory*, 2(1), 97-103; Richards, R. J. (2008). *The Tragic Sense of Life: Ernst Haeckel and the Struggle over Evolutionary Thought*. University of Chicago Press; Day, M. (2010). A spectre haunts evolution: Haeckel, Heidegger, and the all-too-human history of biology. *Perspectives in Biology and Medicine*, 53(2), 289-303.

volonté de supplanter les limites épistémologiques du programme haeckelien et de compléter les explications « mécaniques » des phénomènes développementaux.

L'occasion viendra, notamment au troisième chapitre, d'élucider la nature de ces limites. Pour l'heure, rappelons que la formulation darwinienne du principe fondateur de la *Descendenztheorie*, c'est-à-dire *descent with modification*, prêtait à une réinterprétation de la raison suffisante de l'ontogenèse en termes : (1) de déterminants héréditaires assurant la *conservation* généalogique de l'organisation morphologique; (2) d'adaptations physiologiques responsables de la *variation* inhérente à toute idée de transmutation spécifique. Cette logique de la répétition et de la différence, rendant intelligible la permanence dans la transformation, sera donc traduite par le dualisme de l'hérédité et de l'adaptation, et cela au fondement de la réforme haeckelienne de l'*Entwicklungsgeschichte*. Bien qu'Haeckel n'ait pas tenté de réactualiser, comme le fera plus tard Roux, le débat sur la préformation et l'épigenèse, le problème de la répartition des déterminations héréditaires et adaptatives s'imposa rapidement. Haeckel et les adhérents à son programme de recherche y répondirent dès 1875 par l'établissement de critères de discrimination des traits palingénétiques (l'étymologie de *palingenèse* étant « formation répétée ») et cœnogénétiques (« formation récente ») du développement. La détermination empirique de la nature de chaque trait sera orientée non pas par la méthode expérimentale, mais par la conjonction de recherches embryologiques, anatomiques et paléontologiques d'homologies entre les groupes phylogéniques. C'est ainsi que la théorie darwinienne remit, et ce dès son stade initial, en question l'autonomie des recherches embryologiques.

a) *Haeckel : préformationniste ou épigénétiste?*

Au sein d'une *Entwicklungsgeschichte* réformée, c'est donc l'omniprésence de la problématique persistante de la détermination causale du développement qui a incité plusieurs historiens à prendre position concernant la nature « préformationniste » ou « épigénétiste » de la théorie haeckelienne. Cette question est elle-même source de polarisation historiographique, faisant en sorte que chaque prise de position à cet égard représente une piste pertinente

d'évaluation des présupposés herméneutiques à partir desquels le système haeckelien est reconstruit.

D'un côté, se situe un champ interprétatif dont le point focal est la loi biogénétique de la recapitulation, cette dernière rendant compte de la mécanique globale des phénomènes héréditaires. Réduisant donc la théorie haeckelienne à cette loi, Canguilhem *et al.* (1962) y voient un retour sans précédent aux théories préformationnistes : « la miniature qu'est le développement ontogénétique remplace ici la miniature humaine de la préformation; ce qui était au départ est maintenant au terme du processus. La récupération même du terme de miniature exprime, en ce seul mot, le renversement de sens qui s'est accompli, au cours d'un siècle, dans la notion de développement »⁹⁷. En effet, ils se réfèrent ici à l'idée de la prédétermination de l'organisme, qui comme celle de sa préstructuration représente la négation du temps biologique, car s'il n'y a pas « de futur pour un organisme dont la forme est préformée », il n'y a pas non plus « de futur pour un organisme recapitulatif »⁹⁸. À la manière des philosophes éléates et mégariques qui réunissaient temps et contingence en y opposant la nécessité atemporelle de l'être, Canguilhem *et al.* convergent ainsi avec l'idée rouxienne d'un *préformationnisme profond de la prédestination* qui conditionnerait tant les hypothèses de Marcello Malpighi ou de Haller que l'architectonique du système haeckelien. Plus récemment, Jane Maienschein (2005) abondait dans le même sens : tandis que la théorie de Darwin reste neutre sur la question, la recapitulation haeckelienne lui impose un tournant « préformationniste » clair sans avoir un support empirique préalable qui résiderait dans de nouveaux faits embryologiques. Par conséquent, Maienschein y voit le corollaire d'une adhésion dogmatique à un monisme matérialiste et d'un désir pressant de fournir des évidences en faveur du transformisme⁹⁹.

De l'autre extrémité du spectre, Sander Gliboff (2008) s'investit dans une révision

97 Canguilhem *et al.* citent ici Haeckel : « La série des formes par lesquelles passe l'organisme individuel, à partir de la cellule primordiale jusqu'à son plein développement, n'est qu'une répétition *en miniature* de la longue série de transformations subies par les ancêtres du même organisme, depuis les temps les plus reculés jusqu'à nos jours ». Canguilhem, G. *et al.* (1962). *Du développement à l'évolution au XIX^e siècle*. Paris: PUF. p. 41.

98 *Ibid.*, p. 44.

99 Maienschein, J. (2005). Epigenesis and Preformationism. Repéré à <http://stanford.library.usyd.edu.au/entries/epigenesis/>

critique d'une historiographie haeckelienne marquée très tôt par l'idée, dérivée de l'œuvre paradigmatique de Russell (1916), selon laquelle les morphologistes d'Iéna n'auraient que perpétué une morphologie transcendante issue de la *Naturphilosophie* sous les habits conceptuels de la théorie darwinienne. Dans la lignée de cet horizon herméneutique, il n'est donc pas étonnant que l'on réduise l'ontogénie haeckelienne à une répétition séquentielle d'archétypes morphologiques. Selon Gliboff, Haeckel aurait au contraire véritablement intégré une approche typologique à la théorie darwinienne, cette dernière offrant, par la sélection naturelle et la variation contingente, le seul cadre épistémique capable d'expliquer mécaniquement l'adaptation, la morphologie et la taxonomie : « Haeckel struck a balance between the creative and conservative processes in evolution, the former leading to adaptation, diversity, and progress, and the latter maintaining family resemblances and preserving historical sequences of form in the embryo »¹⁰⁰. Cette adaptation développementale à l'origine de la variation est constante et son intensité est relative aux fluctuations contingentes des conditions ambiantes, ce qui fait de l'*Entwicklung* haeckelienne un processus ouvert et imprévisible, plutôt qu'une chaîne entièrement prédéterminée de formes¹⁰¹. Au sein de cette épigénèse causale, le *type* n'est donc plus un agent causal du développement, mais plutôt le résultat morphologique des mécanismes darwiniens. Lynn Nyhart (1995) partage la même interprétation, soulignant d'ailleurs que cet espace pour de véritables nouveautés développementales relevait encore de l'hétérodoxie lors de la parution de la *Morphologie générale*; en guise d'exemple, A. Kölliker soutenait toujours que toutes les possibilités de développement individuel se trouvaient déjà *in potentia* dans la cellule fertilisée¹⁰². Les zoologistes et anatomistes allemands étaient, de manière générale, toujours réfractaires à l'idée que la nature puisse créer de nouvelles combinaisons morphologiques de manière contingente et sans le recours à une instance téléologique quelconque.

Alors, Ernst Haeckel était-il préformationniste ou épigénétiste? Selon nous, ce questionnement doit d'abord passer par le traitement que Haeckel lui-même réserve à la

100 Gliboff, S. (2008). *H. G. Bronn, Ernst Haeckel, and the Origins of German Darwinism. A Study in Translation and Transformation*. MIT Press. p. 18.

101 *Ibid.*, p. 155.

102 Nyhart, L. (1995). *Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*. Chicago and London: The University of Chicago Press., p. 141.

question de la préformation et de l'épigenèse. Nous rejoignons ainsi Mario Di Gregorio (2005) qui souligne l'adhésion exprimée par Haeckel à une conception épigénétique du développement. Se faisant héritier des épigénétistes Goethe, Wolff, Pander et von Baer, Haeckel conçoit, selon l'historien, le développement comme l'agrégation de nouvelles parties à celles déjà acquises¹⁰³. Fait important, la conviction épigénétiste de Haeckel, conformément à son appropriation du modèle embryologique baérien, est clairement exprimée dans la *Morphologie générale* (GM, II, 14). Bien entendu, il s'agit essentiellement de la réaffirmation de l'épigenèse formelle, qui était l'unique sens disponible du terme *Epigenesis* employé par Haeckel et ses contemporains, précédant la fondation de l'*Entwicklungsmechanik*. Mais l'interprétation historique que fait Haeckel du débat classique fournit néanmoins de précieux indices à notre analyse.

Dans la section intitulée « Évolution et Épigenèse », Haeckel retrace le renversement progressif de la « théorie de l'emboîtement » par la thèse épigénétiste. Niant toute véritable procréation (*Zeugung*) organique, celle-là percevait l'embryon non pas comme le produit (*Product*) de l'œuf fécondé, mais bien comme ce qui le précède (*Educt*), privant ainsi le développement de tout pouvoir génératif réel (GM, II, 12). Sur ce point, des théories aussi hétérogènes que celles de Leeuwenhoek et de Haller sont regroupées par leur adhésion commune à l'*Auswicklung* (« déroulement »), conception qui sera premièrement invalidée par la *Theoria generationis* (1759) de Caspar Friedrich Wolff qui lui opposera l'*Entwicklung*. Haeckel reconnaît communément le mérite de Wolff pour ses observations inédites des premiers stades du développement de l'embryon de poulet ainsi que pour sa description du blastoderme; mais il salue particulièrement son application du modèle de la fructification végétale à la génération animale, faisant de l'assimilation l'activité élémentaire du vivant dont la génération ne serait qu'une modalité parmi d'autres (nous verrons d'ailleurs que chez Haeckel, la génération, qui est fondamentalement une excroissance, est elle-même une conséquence directe de l'assimilation). Bref, la démonstration probante de Wolff de la

103 Di Gregorio, M. A. (2005). *From Here to Eternity. Ernst Haeckel and Scientific Faith*. Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht., p. 161. D'ailleurs, la formulation d'une certaine histoire monumentale des avancées embryologiques du passé est un procédé récurrent chez Haeckel, qui signifie bien plus qu'un style narratif; en plus d'être une loi biogénétique, la récapitulation historique expose de manière diachronique les fondements épistémologiques hérités par le système théorique haeckelien.

formation systématique des parties successives à partir des structures antérieures, a contribué à l'érection du principe fondateur de l'*Entwicklungsgeschichte*, selon lequel :

*tout développement d'un individu organique est une véritable épigénèse, c'est-à-dire une activité vitale qui repose essentiellement sur les processus de fécondation, de croissance et de différenciation, par lesquels des parties semblables se métamorphosent en parties dissemblables, et [consiste en] une réelle création de nouveaux individus à partir d'une matière qui n'était pas individualisée*¹⁰⁴ (GM, II, 15).

Sur le plan théorique, Haeckel reconnaît qu'il faudra attendre la contribution de von Baer pour atteindre le niveau d'achèvement que représente cette définition. Retenons avant tout que c'est en l'*individualisation* que résidera le véritable sens de l'épigénèse : sur ce point Haeckel rejoindra radicalement von Baer. Attardons-nous donc à la contribution de von Baer, véritable clef de voûte du programme haeckelien.

b) Karl von Baer et l'épigénèse typologique

À la suite des descriptions détaillées de l'embryogenèse du poulet effectuées par Christian Pander (1817) et de la première théorie physiologique des feuillettes, Karl von Baer (1828) réinterpréta ce développement de manière *rétroactive*, c'est-à-dire à partir de l'organisme développé dans toute sa singularité, là où Pander tâchait d'offrir un compte rendu phénoménologique. Cette perspective attribue naturellement à l'embryogenèse une téléologie orientée selon l'autonomie anticipée du stade adulte. Selon von Baer, celle-ci n'est réalisable que par le passage de formes embryonnaires générales à des formes particulières, c'est-à-dire par l'apparition progressive de traits caractéristiques aux groupes taxonomiques auxquels appartient l'embryon, et ce jusqu'à l'atteinte de sa morphologie spécifique¹⁰⁵. La généralisation

104 Texte original : *Alle Entwicklung der organischen Individuen ist in Wahrheit Epigenesis, d. h. eine Lebensthätigkeit, welche wesentlich auf Vorgängen der Zeugung, des Wachstums und der Differenzirung beruht, auf einer Umbildung gleichartiger Theile zu ungleichartigen, und einer wirklichen Entstehung neuer Individuen aus nicht individualisirten Materien.*

105 T. Lenoir donne ici en exemple le cas modèle de l'embryologie du poulet : "Already in the earliest stage of its development the chick embryo manifests the character of the vertebrate type; with the emergence of the allantois it manifests itself as a vertebrate animal which can never live in water; in the third period of development with the construction of the respiratory organs, the beak, and the embryonic wing buds, it joins the class of birds; at this stage only a bird in general, it first manifests itself as a galinaceous land bird with the absence of webbing in its feet, when the gizzard separates off from the muscular stomach, and when the squamous scale appears over the nasal opening; finally the species-characters emerge with the formation of

universelle de cette logique de différenciation, impliquant l'ensemble des stades et parties du développement, lui confère ainsi le statut de loi biogénétique du développement.

C'est à partir de ce principe que von Baer invalidera à son tour la thèse préstructuraliste. À la lumière de la description minutieuse des transformations de l'embryon, il démontre que la grossièreté caractéristique des premiers stades n'est pas due à une piètre capacité microscopique, mais à la structure rudimentaire des tissus. Par exemple, « plus le poulet est jeune, moins les fibres élémentaires des muscles sont fines [...] la difficulté ne réside cependant pas dans leur finesse, car celle-ci est aisément accessible à l'aide d'une lentille puissante, mais dans leur mollesse et l'indétermination de leur forme »¹⁰⁶. Il en est de même pour la toute première apparition de l'embryon, dont la production périphérique de centaines de sphérules isolées est tout à fait étrangère à un présumé canevas d'anatomie animale préexistant. À cette description s'ajoutera la formation des feuillettes supérieures et inférieures à partir du blastoderme, leurs différenciations histologiques respectives, et finalement la différenciation morphologique opérera la particularisation des traits de chacun des organes et tissus émergents.

En cohérence avec cette loi biogénétique, von Baer considère les feuillettes embryonnaires comme des organes primitifs, dont le destin morphogénétique et fonctionnel est déjà *préfixé* en vertu de la téléologie inhérente aux transformations de l'embryon. La question de la prédestination des feuillettes, qui contient déjà en puissance le germe de la problématique de l'*Entwicklungsmechanik*, est conceptualisée par von Baer à l'aide d'une typologie du développement dont le cadre normatif est essentiellement emprunté à l'anatomie comparée de Cuvier. La corrélation entre les connexions anatomiques et l'activité fonctionnelle concrète des organes, qui est le propre du fonctionnalisme, permet à von Baer d'intégrer ces principes à ce que T. Lenoir nomme un *matérialisme vital*¹⁰⁷. À la fois influencé

the comb and the characteristic structure of the beak. Thus the animal develops in a pattern leading from the most universal, essential to the more specialized and individual characters". Lenoir, T. (1982). *The Strategy of Life: Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology*. Dordrecht: D. Reidel, pp. 84, 85.

106 Baer, K. von (2004). La ruine de la théorie de la préformation (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène. une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII^e/XX^e siècle* (p. 17-21). Paris: Rue d'ULM. pp. 14, 15. cf. : Baer, K. v. (1828). *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion*. Königsberg. pp. 144, 145.

107 Lenoir, T., *The Strategy of Life*, p. 76.

par l'épistémologie idéaliste de la *Naturphilosophie* (particulièrement déterminante chez ses prédécesseurs Burdach et Döllinger) et soucieux de fonder les connaissances embryologiques par une méthode empiriste rigoureuse, von Baer s'efforce d'identifier le schème téléologique à ses conditions physico-chimiques sous-jacentes. Dans le germe, ces conditions génératives ne consistent pas principalement en une structure initiale de l'œuf (follicule de Graaf) ou de son centre d'activité (l'ovule), mais en sa composition chimique vitale (*Grundmischung*), dont la stimulation enclenche une réaction de structuration différenciatrice du centre vers la périphérie. La réalisation potentielle du type se trouve donc chimiquement prédéterminée dans la substance germinale, von Baer confinant par la même occasion toute projection d'épigenèse causale à l'intérieur de ce cadre normatif. S'installe donc dès la fondation baérienne de l'*Entwicklungsgeschichte* ce dualisme entre une cause synthétique commandant et un embryon commandé. Cela dit, von Baer adhère néanmoins à l'idéal d'une science embryologique analytique, présentant certaines explications mécaniques des phénomènes embryonnaires observés, telles la structuration du cœur sous l'effet de la circulation sanguine et la formation de l'œil par une excroissance du tube nerveux. Or, tant les limites épistémiques de l'embryologie comparée que la conviction idéaliste d'une correspondance effective entre les idées rationnelles et les phénomènes naturels¹⁰⁸, font de son programme de recherche « un projet d'embryologie synthétique »¹⁰⁹, auquel l'étude analytique ne peut que compléter de manière fort restreinte la portée de l'explication typologique. L'induction d'une subordination de l'embryon à un pouvoir régulateur et normatif est ainsi justifiée par l'incapacité d'expliquer, à partir des conditions matérielles connues, l'abolition des variations embryonnaires primitives et le respect systématique de l'ordonnance spécifique des séquences ultérieures.

Afin d'expliquer ce retour à la conformité morphologique de la norme, von Baer ne fait donc pas appel aux propriétés matérielles connues, mais à « l'essence (l'Idée selon la nouvelle école) de la forme animale générative [qui] commande le développement de l'embryon »¹¹⁰. Bien que l'emploi de la notion platonicienne puisse donner l'impression d'une capitulation

108 *Ibid.*, p. 74.

109 Duchesneau, F. (1987). *Genèse de la théorie cellulaire*. Montréal-Paris: Bellarmin-Vrin. p. 126.

110 Baer, K. von, *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere*, p. 148. Texte original : [...] *dass nicht die Materie, wie sie grade angeordnet ist, sondern die Wesenheit (die Idee nach der neuen Schule) der zeugenden Thierform die Entwicklung der Frucht beherrscht* (souligné par von Baer).

méthodologique, son opacité est compensée par l'appréhension positive des lois encadrant l'effet téléo-dirigé de « l'Idée » chimiquement et structurellement implantée et exercée sur le processus d'individuation croissante des parties. Ces lois sont reconnues dans leur universalité non seulement en vertu de leur application généralisée à l'ensemble des phénomènes embryonnaires, mais parce que leur législation se trouve rationnellement en harmonie avec la systématique zoologique. Le concept de *type* possède ainsi une fonction triple : (1) les transformations anatomiques généralisées et la différenciation des parties élémentaires qu'il dirige en tant qu'« essence » assurent le destin morphologique de l'organisme conformément à son espèce; (2) l'individualisation progressive de l'animal le distancie des autres types de manière proportionnelle au degré de différenciation; (3) le concept de type unifie dans une sphère catégorielle close un groupe zoologique à l'aide d'un plan d'organisation commun pour l'ensemble des membres de la classe, à partir du stade initial jusqu'au point de divergence taxonomique, où les sous-groupes se différencieront selon les particularités partagées de leur plan comme des variations sur un thème, et deviendront à leur tour le genre d'espèces divergentes, et ainsi de suite jusqu'à la réalisation définitive des espèces naturelles. C'est d'ailleurs en vertu de cette dernière fonction que le programme baérien possède une ambition taxonomique, basée sur la découverte d'homologies embryologiques entre les espèces réunies sous l'un des quatre grands embranchements zoologiques établis (articulés, vertébrés, mollusques et radiaires). Bien plus qu'une simple étude descriptive du développement embryonnaire, l'embryologie trouve donc ses lettres de noblesse par rapport à l'anatomie en retraçant l'ordre idéal sous-tendant les manifestations systématiques et individuelles du vivant.

c) Haeckel et l'historicisation de la typologie baérienne

Bien qu'Haeckel ne soit pas un embryologiste de plein droit (il étudia avant tout la morphologie des invertébrés), il assume parfaitement l'héritage méthodologique du fondateur de l'*Entwicklungsgeschichte*, érigeant cette discipline en un véritable système théorique de biologie générale. Mais revenons à la typologie baérienne, dont l'intégration haeckelienne nous apparaît hautement significative dans le cadre de cette étude. Si Haeckel critique l'origine

transcendante du type en tant qu'incarnation d'une « Idée fondamentale du Créateur » (GM, II, 11), il attribue malgré tout à von Baer l'immense découverte des deux principes opposés du développement, soit *le type de formation (Typus der Bildung)* et *le degré de formation externe (Grad der Ausbildung)*. Haeckel se réfère ici à un passage de *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere (De l'embryologie des animaux 1828)* dans lequel von Baer distingue entre la différenciation des parties et le type, ce dernier étant défini comme « le rapport de positionnement des éléments organiques et des organes ». Von Baer explique que le type est « somme toute différent des niveaux de formation, dans la mesure où le même type peut exister dans plusieurs niveaux de formation, et inversement, le même niveau de formation peut être atteint dans plusieurs types »¹¹¹ (GM, II, 10). Le type représente donc un *ordre interne* instauré par un agencement particulier de caractéristiques anatomiques et d'éléments organiques dont le degré de différenciation n'est que *l'expression externe*. Bernard Balan¹¹² remarque d'ailleurs que le concept de différenciation n'est que descriptif et qu'il suggère, en tant qu'*explanandum*, la présence de mécanismes physiologiques sous-jacents inaccessibles à la recherche empirique. En définitive, l'utilisation du type en tant qu'*explanans* de « la forme externe » est rationnellement fondée, car l'unité synthétique à partir de laquelle se manifeste la cause téléologique est bien réelle, et la réalisation systématique de la destinée spécifique de l'embryon s'accomplit en toute harmonie avec l'ordre taxonomique naturel.

Avec l'intention de corriger l'idée anthropomorphique d'un développement « prédestiné » (*prädestinirten*) par un plan divin, Haeckel réinterprétera à la lumière de la *Descendenztheorie* ce qu'il nomme désormais les « deux seuls facteurs organiques de la formation » : « nous reconnaissons en le type de formation l'effet des forces formatrices internes de l'hérédité, et en le degré de formation externe l'effet des forces formatrices externes de l'adaptation, celui-là [étant] le phénomène de division de la reproduction, celui-ci la

111 Von Baer cité par Haeckel : *Der Typus dagegen ist das Lagerungsverhältniss der organischen Elemente und der Organe [...] Der Typus ist von der Stufe der Ausbildung durchaus verschieden, so dass derselbe Typus in mehreren Stufen der Ausbildung bestehen kann, und umgekehrt, dieselbe Stufe der Ausbildung in mehreren Typen erreicht wird.*

112 Balan se réfère à un extrait des *Beyträge* de von Baer : « Les éléments organiques individuels se développent dans la formation supérieure par différenciation de la matière animale. Forme et composition dépendent cependant du type, qui domine dans l'animal ou dans une de ses parties principales. On peut ainsi conclure de la forme externe à l'ordre interne ». Balan, B., *L'ordre et le temps*, p. 261.

nutrition »¹¹³ (*GM* II 12). Ce faisant, il semble dénaturer l'explication causale de la théorie baérienne, faisant de la différenciation, originalement un effet observable de l'actualisation du type, un facteur épigénétique schématiquement équivalent. Certes, von Baer admettait l'existence d'adaptations physiologiques aux conditions matérielles, telle la production des solides par la répartition des liquides nutritifs. Or, ces effets de différenciation ne menaient jamais à une déviation du plan d'organisation, ou s'ils le faisaient, cette transgression n'était que temporaire, et le développement était rapidement ramené à l'intérieur des balises normatives du type¹¹⁴. Or, Haeckel justifie cette appropriation conceptuelle par une avancée analytique, soit la réduction « moniste » de ces principes à leurs causes physico-chimiques. Bien qu'Haeckel s'en tienne à transposer la représentation schématique du type en celle de l'hérédité et de l'adaptation – les mécanismes sous-tendant les phénomènes héréditaires et adaptatifs sont toujours à peu près inconnus – cette substitution dévoile l'origine immanente du type en le présentant comme le produit historique des reproductions successives de corps organisés. La reprise darwinienne de l'épigénèse baérienne représente donc l'historicisation d'un ordre rationnel constitutif d'une science du développement.

Une telle historicisation met-elle en péril la normalisation typologique de la morphogénèse telle qu'on la retrouvait chez von Baer? Si l'on répond par la négative, une norme héréditaire inscrirait la typologie en toute continuité avec la tradition baérienne, faisant en sorte que l'on pourrait parler de plein droit d'un *prédéterminisme typologique* chez Haeckel. Mais dans les années 1850, une révision de la typologie baérienne, menée par la subordination de la forme de l'organisme à son organisation, était de plus en plus souhaitée; ce nouvel ordre physiologique était entre autres soutenu par la théorie cellulaire et les recherches croissantes sur les invertébrés. Parmi ces dernières, les descriptions des formes larvaires et des organismes polymorphiques mettaient systématiquement en évidence les exigences de l'économie individuelle sur la forme. Darwin acheva ce renversement par la rupture de l'harmonie fonctionnelle entre la structure et le milieu : la vie en tant que lutte pour l'existence « déborde

113 Texte original : *Wir erkennen in dem Bildungstypus die Wirkung des inneren Bildungstriebes der Vererbung, in dem Ausbildungsgrad die Wirkung des äusseren Bildungstriebes der Vererbung, in dem Ausbildungsgrad die Wirkung des äusseren Bildungstriebes der Anpassung, jene eine Theilerscheinung der Fortpflanzung, diese der Ernährung.*

114 *Ibid.*, p. 260.

la structure et ne peut pleinement s'y refléter »¹¹⁵. Traits analogiques (homoplasiques) à l'appui, la norme qu'impose la sélection naturelle *de l'extérieur* est avant tout physiologique, et si elle favorise la conservation de certains traits, les nombreuses observations de Darwin démontrent qu'une innovation morphologique est toujours à l'origine d'une nouvelle norme. Échouant apparemment à rencontrer l'exigence théorique de la variation, la récapitulation morphologique est alors perçue par Peter Bowler comme une théorie lamarkienne plutôt que darwinienne¹¹⁶. S'il est juste, comme le dit parfois Haeckel, que « l'ontogénie n'est *rien de plus* que la courte récapitulation de la phylogénie » (*GM II 6*), alors elle se réduirait effectivement à l'action d'un type formateur qui relierait *a priori* une succession pré-ordonnée de formes embryonnaires.

2.2 La constitution de la séquence morphologique : de Darwin à Haeckel

a) Darwin : la récapitulation comme produit de la sélection naturelle

Ayant été introduit à l'embryologie de von Baer par le biais d'une réflexion de Johannes Müller dans le cadre de son *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen* (la traduction anglaise ayant le titre *Elements of Physiology* 1842)¹¹⁷, Darwin réinterpréta avant Haeckel le concept de type, et ce en tant que produit généalogique de l'évolution par sélection naturelle. Il reconnut dès *L'Origine des espèces* l'observation d'une « communauté de conformation embryonnaire » permettant d'induire une « communauté d'origine »¹¹⁸ ancestrale, d'où l'importance de l'embryologie comparée pour la reconstruction généalogique. Loin d'invalider la méthodologie baérienne, il explique plutôt l'origine généalogique de ses fondements et confirme ainsi sa pertinence : un ensemble d'espèces partagent des conformations embryonnaires lorsqu'un ancêtre commun transmet à ses descendants un ensemble de traits développementaux, faisant en sorte que les espèces dérivées suivent des

115 Canguilhem *et al.*, *Du développement à l'évolution*, p. 30.

116 Bowler, P. J. (1989). *Evolution. The History of an Idea*. Berkeley: University of California Press. p. 202.

117 Richards, R. (1992). *The Meaning of Evolution. The Morphological Construction and Ideological Reconstruction of Darwin's Theory*. Chicago et Londres: The University of Chicago Press, p. 107.

118 Darwin, C., *L'Origine des espèces*, p. 506.

destins morphologiques homologues selon leurs parcours adaptatifs respectifs. Darwin rend même compte de la différenciation et de la ressemblance générale des embryons par une explication évolutionnaire fondée sur l'observation de deux régularités : (1) *la variation tardive*, qui consiste en la propension générale des variations de ne pas apparaître à une période précoce du développement; (2) *l'hérédité homochronique*, selon laquelle les variations héritées se manifestent généralement à l'âge correspondant à leur apparition première chez l'ancêtre. Comme l'embryogenèse correspond à une période où l'organisme ne joue pas pleinement son rôle dans l'économie de la nature, les traits embryonnaires se trouvent ainsi épargnés de l'action modificatrice de la sélection naturelle, ce qui leur confère leur importance taxonomique particulière. Ainsi, l'apparition tardive des variations et le respect chez les descendants de l'ordre séquentiel de leur insertion fera en sorte que les formes adultes seront sujettes à des modifications de plus en plus prononcées par rapport à leurs embryons. Relevant chez von Baer d'un ordre logique transcendant, la ressemblance des embryons au sein d'une même classe ainsi que l'origine de la multiplicité de leurs différenciations spécifiques se trouvent désormais ramenées au simple jeu des variations contingentes, de leur hérédité et de la sélection naturelle.

Jadis négligée en raison de la faible portion de l'*Origine* dédiée à l'embryologie, cette intégration des lois de von Baer à la théorie darwinienne constitua un coup de force majeur, dont la portée fut rapidement comprise par Haeckel qui systématisa cette ébauche théorique à l'aide de divers matériaux provenant des différentes branches de la tradition biologique allemande. En ce sens, cette ébauche contenait déjà certains fondements théoriques de la récapitulation haeckelienne. Outre le dévoilement des liens de parenté, l'examen embryologique permet heureusement, selon Darwin, de retracer la morphologie de l'ancêtre commun lorsque « la conformation de l'embryon nous indique [...] d'une manière plus ou moins nette ce qu'a dû être la conformation de l'ancêtre très ancien et moins modifié du groupe »¹¹⁹. Il est significatif que Darwin ait donc perçu en sa théorie le potentiel de réalisation d'une synthèse entre deux théories originellement rivales du développement, soit celle de la différenciation progressive de von Baer et celle du parallélisme, notamment défendue par

119 *Ibid.*, p. 506.

Meckel. De manière générale, la théorie paralléliste conçoit le développement des êtres supérieurs comme la répétition séquentielle de l'anatomie adulte des êtres inférieurs. Les parallélistes tels que Meckel¹²⁰ et Serres défendaient ainsi une compréhension alternative de l'économie naturelle constitutive de la génération; celle-ci serait constituée par la récupération de structures adultes primitives, plutôt que sur la généralisation de formes embryonnaires. Selon les tendances observées par Darwin, l'accumulation diachronique de variations tardives fera en sorte que les formes adultes ancestrales seront moins modifiées que les formes dérivées, et posséderont donc des traits moins différenciés¹²¹.

Afin d'annexer à cette synthèse un support à la fois théorique et empirique, cette nouvelle correspondance entre l'indifférenciation des traits embryonnaires et celle des formes adultes ancestrales devra s'appuyer sur un parallèle désormais triple, cette fois suggéré par Louis Agassiz, entre la succession des phases développementales, la taxonomie des groupes zoologiques existants et l'ordre géologique d'apparition des fossiles. Chez Agassiz cependant, le parallèle morphogénétique relève de l'action universelle d'une loi de perfectionnement des formes vivantes appliquée tant au développement individuel qu'au développement des espèces, et ce en fonction d'un plan divin de Création. Illustrant ce triple parallèle, la formation de la queue des poissons constitue le modèle empirique de la théorie d'Agassiz. L'hétérocerquie, c'est-à-dire l'inégalité de la courbure de la queue, étant à la fois caractéristique de poissons fossilisés, des poissons inférieurs existants comme l'esturgeon et d'un stade ontogénétique commun à tous les téléostéens, reste un trait rudimentaire par rapport à l'homocerquie retrouvée chez les téléostéens adultes. Cette progression anatomique constatée par la conjonction des résultats de l'anatomie, de la paléontologie et de l'embryologie

120 Gliboff atténue cette opposition couramment soulignée entre les théories de Meckel et von Baer, rappelant que ce dernier aurait galvaudé la thèse paralléliste pour mieux l'invalider. En réalité, Meckel aurait fondé son parallélisme non pas sur une répétition d'organismes entiers, mais sur un simple passage, particulier à chaque organe, par les niveaux d'organisation de formes adultes inférieures. *H. G. Bronn, Ernst Haeckel, and the Origins of German Darwinism*, pp. 17, 18. Une véritable réconciliation entre les deux thèses ne sera pourtant pleinement réalisée qu'au sein de la théorie darwinienne. Par ailleurs, Richards démontre que Darwin était dès les années 1840 à l'affût du débat sur le parallélisme, notamment en raison de ses liens avec Huxley mais également en vertu de ses lectures d'Agassiz, de Robert Chambers, de Richard Owen et de Milne-Edwards. Richards, R., *The Meaning of Evolution*, pp.111-152.

121 Gayon, J. (1993). Le concept de récapitulation à l'épreuve de la théorie darwinienne de l'évolution *Histoire du concept de récapitulation. Ontogenèse et phylogenèse en biologie et sciences humaines* (pp. 79-92.). Paris: Masson, p. 86.

témoigne non seulement de la supériorité natatoire de l'homocercue, mais révèle aussi la nécessité de son rôle transitoire au sein du développement des vertébrés supérieurs. Comme l'affirme Bernard Balan, « hors de toute perspective évolutionniste [...] l'idée de récapitulation de la série ancestrale par la croissance de ses descendants, est donc accomplie par Agassiz »¹²², sans que le concept haeckelien de « récapitulation » ait néanmoins été formulé. En raison de l'état fragmentaire du registre paléontologique, il était ainsi fort avantageux pour Darwin d'apporter les ajustements nécessaires aux conclusions d'Agassiz pour les transformer en un ensemble théorique appuyant la transmutation des espèces. Tandis que la récapitulation d'Agassiz relevait d'une loi interne de développement dont les fondements métaphysiques renvoyaient à une harmonie préétablie, elle n'est chez Darwin qu'une régularité morphogénétique produite par les mécanismes d'hérédité et la sélection naturelle. À défaut d'être une loi, sa récurrence phénoménale permettrait néanmoins à la morphologie embryonnaire, par l'analyse de ces vestiges du passé, d'accomplir une reconstitution partielle des ramifications généalogiques.

En dépit de cette intégration assumée, Darwin n'a pourtant jamais traité la récapitulation comme un élément central à sa théorie, et les éditions ultérieures de *l'Origine des espèces* (1859) ne signalent aucune adoption soupçonnée du cadre conceptuel haeckelien. Cette distance marquée entre les théories respectives de Darwin et Haeckel réside essentiellement en une compréhension typologique de l'hérédité chez le morphologiste d'Iéna, tandis que l'hérédité est inférée par Darwin comme étant la transmission individuelle d'une collection particulière de caractères. Rappelons ici l'identité conceptuelle établie par Haeckel entre l'hérédité et le type baérien. Elle s'inscrit en marge de la conception darwinienne sur deux points; premièrement, elle pose l'hérédité en tant que « force » conservatrice qui tend à rendre conforme l'individu au type spécifique, tandis que Darwin insiste au contraire sur la transmission héréditaire des variations menant graduellement à la déviation de l'espèce; surtout, cette conception typologique confère à l'hérédité une fonction architectonique essentielle à la réalisation de l'ensemble des stades du développement. Or pour Darwin, les nombreux cas d'atavisme, révélant l'existence de nombreux caractères latents, témoignent

122 Balan, B., *L'ordre et le temps*, p. 425.

d'une relative autonomie réciproque entre le développement et l'hérédité : « the transmission of a character and its development, which ordinarily go together and thus escape discrimination, are distinct powers; and these powers in some cases are even antagonistic, for each acts alternately in successive generations »¹²³. Bien que Darwin admette qu'il y ait des différences héréditaires au niveau de la race ou de l'espèce, associant ainsi descendance et hérédité, ces différences concernent essentiellement des regroupements de collections partagées de caractères communs, plutôt que des modalités communes de structuration ontogénétique. Quant à l'explication du développement, Darwin semble se satisfaire des lois de von Baer, sans tenter d'y intégrer les approches analytiques des études histologiques : modelé par la sélection naturelle, le développement n'est après tout qu'un moyen d'exprimer certaines variations dont la détermination relève de lois pour la plupart inconnues¹²⁴.

b) Haeckel : la récapitulation comme architectonique de l'ontogenèse

Pour sa part, Haeckel répondra à la particularité manifeste des phénomènes ataviques par la distinction entre l'hérédité virtuelle (*Erblichkeit* ou *Atavismus*) et l'hérédité actuelle (*Vererbung* ou *Hereditas*); cette invention conceptuelle aura pour effet d'intégrer certains phénomènes – incluant les écarts morphologiques caractéristiques du dimorphisme sexuel – au cadre explicatif tout en préservant l'étroite association entre l'*Entwicklung* et la *Vererbung* (*GM* II 170). Plus qu'un effet secondaire de l'évolution par sélection naturelle, la récapitulation haeckelienne reliera donc de manière constitutive hérédité et développement, comme en témoigne cette définition de la loi biogénétique : « l'ontogenèse est la courte et rapide récapitulation de la phylogenèse, conditionnée par les fonctions physiologiques de l'hérédité (reproduction) et de l'adaptation (nutrition) »¹²⁵ (*GM* II 300). Si l'on ne peut réduire l'ontogenèse à un phénomène héréditaire en raison de l'omniprésence des conditions adaptatives, il n'en demeure pas moins qu'elle se trouve instituée par la brève répétition des

123 Darwin cité par Gayon, J. (1998). *Darwinism's Struggle for Survival* (Traduit par M. Cobb). Cambridge: Cambridge University Press, p. 45.

124 *Ibid.*, p. 44.

125 Texte original : *Die Ontogenese ist die kurze und schnelle Recapitulation der Phylogenese, bedingt durch die physiologischen Functionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernahrung)*.

formes monumentales du développement de sa lignée. Appuyée par une large base empirique (répétition de parties dépourvues de fonction, phénomènes ataviques entre espèces parentes, etc.¹²⁶), la récapitulation partiellement constatée pour l'ensemble des stades du développement révèle la nature *mnésique* de l'hérédité et le schème constitutif de cette mémoire, qui consiste en la *succession chronologique de formes ayant marqué l'histoire phylogénétique*. Au cours de son déploiement ontogénétique, cette mémoire ne fait ni l'objet d'une expression aléatoire des formes inscrites ni d'une sélection téléodirigée en fonction des besoins fonctionnels; son actualisation ne consiste qu'en la projection mécanique d'une séquence morphologique fixe, elle-même produite « mécaniquement »¹²⁷ par la phylogénèse. Plus qu'une transmission de caractères, l'hérédité est premièrement la transmission de schèmes morphologiques mémorisés dont le respect global de l'ordre séquentiel reste vital à la réalisation du développement organique. Conformément aux lois homotopiques et homochroniques de l'hérédité (*GM II* 188-190), ces traces du passé adaptatif doivent être comprises comme les étapes fonctionnellement nécessaires de l'ontogenèse, cette succession restant le seul parcours génétique connu vers la complexification organique. Comme chez Agassiz, ce n'est donc qu'en récapitulant la progression morphogénétique au cours de l'histoire que l'organisme pourra incarner les acquis historiques du perfectionnement organique et ainsi poursuivre cette ascension. Si la récapitulation d'Agassiz relevait d'un principe d'économie universelle et était rendue possible en vertu d'une loi téléologique de perfectionnement, Haeckel saura au contraire percevoir en cette économie l'occasion de rendre intelligible tant les phénomènes héréditaires que développementaux à l'aide d'explications mécaniques.

En ce qui concerne la mécanique de la récapitulation, on doit schématiquement distinguer la *constitution de la séquence* à l'échelle phylogénétique de *sa projection* ontogénétique, bien qu'une analyse le moins approfondie nous conduise rapidement à la reconnaissance de leur unité systémique. En ce qui a trait à la première, le mérite revient tout d'abord à Stephen J. Gould d'avoir clairement formulé les deux principes nécessaires à

126 Haeckel, E. (1874). *La création des êtres organisés d'après les lois naturelles*. (Traduit par C. Letourneau). Paris: C. Reinwald. pp. 11-14.

127 Il est d'ailleurs intéressant de constater la parenté de ce modèle récapitulatif avec les modèles kinéoscopiques des années 1860, dont les mécanismes assuraient déjà la projection chronologique et automatisée d'images photographiques. Voir notamment la page 151 au troisième chapitre de cette thèse.

toute schématisation évolutionnaire de la récapitulation.

Le premier indique que les adaptations physiologiques à l'origine des variations morphologiques doivent avoir lieu vers la fin de la morphogenèse, afin d'éviter que les formes ancestrales soient altérées ou même supprimées de la séquence héritée : « au cours du développement individuel, les caractères hérités doivent en gros survenir plus tôt que les caractères adaptés; plus tôt un caractère déterminé se manifeste dans l'ontogenèse, plus longtemps il s'inscrira comme une acquisition des ancêtres, et plus sa valeur morphologique s'en trouvera augmentée » (GM II 298)¹²⁸. Grâce à l'hérédité des caractères acquis, ces adaptations tardives seront par la suite transmises aux générations subséquentes en occupant un statut provisoire d'*hérédité progressive* (GM II 177-180); si elles sont maintenues et renforcées par la sélection naturelle, elles intégreront alors officiellement la séquence récapitulée au sein de la lignée. Gould a nommé ce processus le *principe de l'addition terminale*¹²⁹, mais l'érection de ce modèle en principe nous apparaît toutefois excessive. Alors qu'il possède une forte inclination pour la multiplication des néologismes et la formulation de nouvelles lois, Haeckel ne lui a pourtant jamais réservé une loi, ni même un concept. Abstraction faite de l'adaptation lamarckienne à l'origine de toute forme d'acquisition, il s'agit clairement d'un emprunt nécessaire de la *variation tardive* darwinienne, mais dont la signification s'en trouvera amplifiée au sein du système haeckelien. Nous verrons que le statut théorique de ce processus s'avère d'ailleurs tout à fait déterminant pour la problématique qui oriente cette analyse : une adaptation exclusivement réservée à l'âge adulte réduirait de toute évidence le développement à la répétition d'une séquence prédéterminée de formes du passé.

D'autre part, la constitution de la séquence dépend également d'un certain contrôle fonctionnel de sa dimension. Ainsi, Gould appelle *principe de condensation* la nécessité de raccourcir continuellement, au cours de l'évolution, la longueur d'une ontogenèse ancestrale afin d'y permettre l'intégration d'un nouveau segment sans avoir à prolonger démesurément la période embryonnaire. Haeckel indique en effet qu'une « répétition complète et fidèle du

128 Texte original : *Im Laufe der individuellen Entwicklung treten die erblichen Charaktere im Ganzen früher als die angepassten auf, und je früher ein bestimmter Charakter in der Ontogenese auftritt, desto weiter liegt die Zeit zurück, in welcher er von den Vorfahren erworben wurde, und desto bedeutender ist sein morphologischer Werth*

129 Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. pp. 74, 75.

développement phylétique dans le développement biontique [individuel] est effacée et abrégée par des contractions secondaires »¹³⁰, ce qui permet à l'ontogénèse d'emprunter « un chemin plus direct » (*GM II* 300). Absents chez Darwin, ces phénomènes de condensation avaient néanmoins déjà été abordés par le naturaliste germano-brésilien Fritz Müller (1822-1897), duquel Haeckel est grandement tributaire.

c) *F. Müller, récapitulation et condensation : correction darwinienne des anomalies*

Déçu du dénouement de la révolution de 1848, F. Müller¹³¹ embrasse l'isolement que lui procure un poste de tuteur privé auprès de la famille Lamprecht, dans un village près de Grimmen, en Poméranie occidentale. Portant le poids social d'une réputation d'athée anarchiste, il se laissera séduire par la richesse de l'histoire naturelle du sud-est du Brésil pour y émigrer en 1852. En 1856, un poste de tuteur à Desterro (aujourd'hui Florianópolis) lui permet de se consacrer à l'étude des invertébrés marins. Une lecture révélatrice de *l'Origine des espèces* stimule un intérêt grandissant pour la phylogénie des crustacés. Sa découverte des *Rhizocephala*, une sous-espèce parasitaire de cirripèdes, donne un élan à ses recherches sur l'ontogénèse des crustacés. Deux ans avant la parution de la

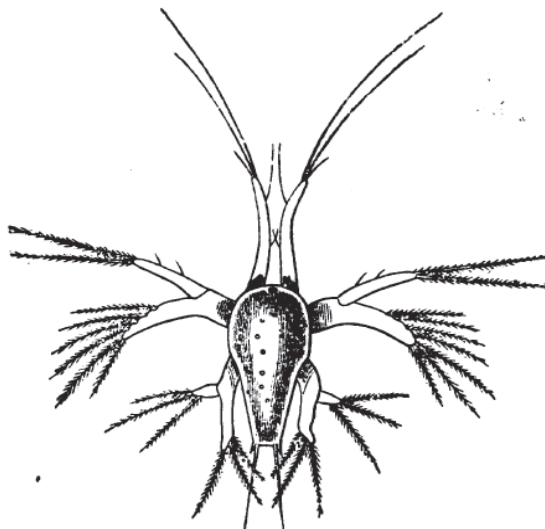


Figure 2 : Le nauplius de *Penaeus* possède une peau mince repliée sur le corps et un ensemble rudimentaire de membres en bourgeonnement. (F. Müller, 1869)

Morphologie générale, il apporte donc un support corroboratif considérable à la théorie darwinienne avec un ouvrage intitulé *Für Darwin* (1864)¹³², dans lequel il défend sa révision

130 Texte original : *Die vollständige und getreue Wiederholung der phyletischen durch die biontische Entwicklung wird verwischt und abgekürzt durch sekundäre Zusammenziehung, indem die Ontogenese einen immer geraderen Weg einschlägt.*

131 Une biographie de Fritz Müller a été récemment publiée : West, D. A. (2003). *Fritz Müller a Naturalist in Brazil*. Pocahontas Press: Blacksburg.

132 Müller, F. (1864). *Für Darwin*. Leipzig: Engelmann. Ayant affirmé qu'il s'agissait probablement de la contribution la plus importante au support de ses idées, Darwin en commanda la traduction, pour laquelle

généalogique de la taxonomie des crustacés; mais la contribution de Müller réside surtout dans la modélisation de l'action de la sélection naturelle sur les divers types de déviation développementale et de leurs relations avec les variations adultes.

Faisant usage des *nauplii* de *Penaeus* (type de crevette marine) comme appât de pêche, F. Müller fut captivé par le fait que chez ces crevettes, contrairement à plusieurs espèces de

Décapoda, le stade larvaire *zoé*¹³³ était précédé par le *nauplius* (figure 2), comme c'est le cas des crustacés inférieurs (copépodes, cirripèdes, *Rhizocephala*, etc.). Il infère donc que, chez d'autres *Décapoda* tels le crabe, le stade naupliaire devait néanmoins être présent sous une forme embryonnaire. À la lumière de la théorie darwinienne, il formula l'hypothèse selon laquelle l'ensemble des

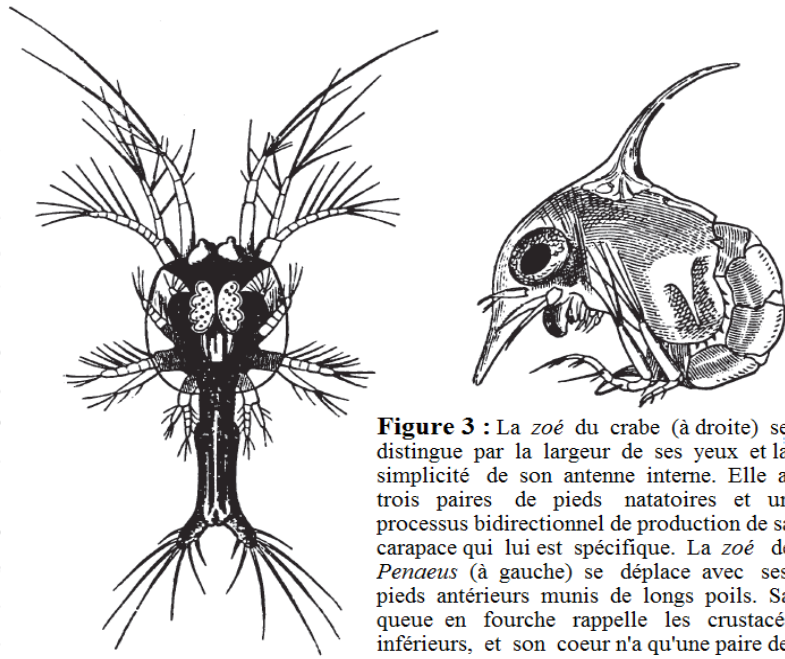


Figure 3 : La *zoé* du crabe (à droite) se distingue par la largeur de ses yeux et la simplicité de son antenne interne. Elle a trois paires de pieds natatoires et un processus bidirectionnel de production de sa carapace qui lui est spécifique. La *zoé* de *Penaeus* (à gauche) se déplace avec ses pieds antérieurs munis de longs poils. Sa queue en fourche rappelle les crustacés inférieurs, et son coeur n'a qu'une paire de fissues, tandis que les autres *zoëa* en ont deux. (F. Müller, 1869)

crustacés possèdent donc un ancêtre commun de forme naupliaire. En cohérence avec cette idée, il formula deux autres hypothèses : (1) le stade larvaire *zoé*, caractéristique des crustacés supérieurs, correspond également à un ancêtre commun de cette sous-classe; (2) il existe un ancêtre commun aux *Décapoda* et celui-ci possède une forme homologue au *Mysis*, genre de

Müller envoya six additions, incluant une explication adaptative détaillée de l'évolution parasitaire des *Rhizocephala* : Müller, F. (1869). *Facts and Arguments for Darwin*. (Traduit par F. L. S. Dallas, 2^e éd.). London: John Murray.

133 Premier stade larvaire de la plupart des décapodes, la larve *zoé* (voir figure 3) chez le crabe se distingue de l'anatomie adulte, entre autres, par l'absence de la partie intermédiaire du corps, des cinq paires de pieds à l'origine de la dénomination « décapode », des branchies (une légère protubérance est à peine visible) et de membres au niveau de l'abdomen et de la queue, cette dernière se trouvant finalement en un seul morceau. Faut de branchies, un échange de gaz au niveau épidermique lui assure une respiration rudimentaire. *Ibid.*, pp. 49, 50.

crustacé existant correspondant au dernier stade larvaire de cet embranchement. Formulé dès 1862¹³⁴, cet ensemble d'hypothèses est en effet conforme au rôle d'avant-plan accordé par Darwin à l'ontogénie comparée dans l'entreprise de reconstruction généalogique. Elle fait aussi écho à la réappropriation darwinienne de la récapitulation d'Agassiz.

Cependant, l'examen empirique mit au jour de nombreuses anomalies : absence d'un stade morphogénétique homologue à la larve *zoé* chez les *Edriophthalma* (classe incluant les isopodes et les amphipodes), divergences morphologiques et physiologiques (ex : mode de locomotion) majeures entre les *zoëa* de la crevette *Penaeus* (figure 3) et celles des autres *Décapoda* comme le crabe, absence d'un stade développemental comparable au *Mysis* chez certaines espèces de crevette marine, éloignement prononcé des états naupliaires des cirripèdes et des *Rhizocephala* en comparaison avec leurs morphologies adultes respectives, etc. Si la théorie darwinienne peut être corroborée par une reconstruction phylogénique des crustacés, ce n'est donc qu'au prix d'une révision des principes de la « vieille école » de morphologie, dont Johannes Müller et Louis Agassiz seraient, selon Fritz Müller, les principaux représentants. De manière conséquente avec la loi biogénétique de von Baer, Johannes Müller affirmait que « plus les embryons d'animaux différents sont jeunes, plus ils se rapprochent du type commun »¹³⁵ et donc plus ils se ressemblent. Chez les crustacés, ce que l'on pourrait qualifier d'exception à cette tendance devient pourtant la norme. Fritz Müller enchaîne ainsi les contre-exemples : des œufs ovariens affichant des couleurs et des dimensions différentes permettant *ab initio* de discriminer clairement les espèces d'un même genre; les plus grandes similitudes dont font preuve les développements respectifs des cirripèdes et des *Rhizocephala* se situent non pas au stade initial, mais au stade intermédiaire; surtout, malgré des ontogénèses fort distinctes, les *Isopoda* et *Amphipoda* adultes ont plusieurs affinités morphologiques.

Cette remise en cause de l'extrapolation à l'ensemble du règne animal, d'un principe baérien fondé initialement sur l'embryogénie du poulet, portera F. Müller à discriminer deux types de genèse du développement :

Descendants therefore reach a new goal, either by deviating sooner or later whilst still on

134 Cette formulation se retrouve dans la correspondance avec son frère Hermann Müller. West, D. A., *Fritz Müller a Naturalist in Brazil*, p. 118. Cette hypothèse se trouve également formulée dans le texte de 1864, Müller, F., *Facts and Arguments for Darwin*, p. 13.

135 Johannes Müller cité par Fritz Müller, *Ibid.*, p. 103.

*the way towards the form of their parents, or by passing along this course without deviation, but then, instead of standing still, advance still farther. [...] In the former case the developmental history of the descendants can only agree with that of their ancestors up to a certain point at which their courses separate, - as to their structure in the adult state it will teach us nothing. In the second case the entire development of the progenitors is also passed through by the descendants, and, therefore, so far as the production of a species depends upon this second mode of progress, the historical development of the species will be mirrored in its developmental history.*¹³⁶

Si la théorie récapitulative d'Agassiz rendait compte du développement de plusieurs groupes de vertébrés, seule la théorie darwinienne permet l'explication de ses nombreuses anomalies, tout en indiquant la production mécanique du phénomène récapitulatif. Contrairement à l'embryon, la larve doit prendre elle-même en charge l'approvisionnement en nourriture. Sortie de l'œuf, elle se retrouve donc, comme un adulte dépourvu de maturité sexuelle, en pleine lutte pour l'existence. Elle sera ainsi propice à l'accumulation de nombreuses variations, dont la formation d'une carapace chez les *zoëa* des *Décapoda* est un bon exemple. Cette conciliation entre le développement et la survie insère donc un ralentissement et une falsification d'une séquence développementale qui engendrera une déviation affectant l'ensemble des traits morphologiques concernés. Contrairement à plusieurs développements embryonnaires, une ontogenèse dans laquelle se succèdent états larvaires et métamorphoses ne récapitulera pas l'histoire évolutionnaire de son espèce. On doit donc accepter que son étude ne nous livre pas une esquisse claire de la morphologie d'un ancêtre archétypal, faute de quoi elle pourra identifier un « groupe de formes étant au même niveau par rapport à des traits essentiels »¹³⁷. Sur ce point, F. Müller s'inscrit également en faux contre Agassiz qui soutenait, dans une perspective fonctionnaliste, que les parties les plus importantes pour l'organisme et pour l'espèce apparaissent en premier. Il établira plutôt ses critères taxonomiques sur la base d'éléments participant à un plan d'organisation (*Bauplan*), dont l'agencement n'en demeure pas moins relativement flexible : mode de segmentation, position de l'embryon, nombre et position des membres produits. Ainsi, la larve *zoé* de *Penaeus* (figure 3) rejoint celle du crabe au niveau du nombre de membres en formation, bien qu'elle contraste par sa forme, son mode de locomotion ainsi que par certaines structures internes. La théorie darwinienne joue donc un

136 Souligné par F. Müller, *Ibid.*, pp. 111, 112.

137 *Ibid.*, p. 111.

rôle heuristique dans cette révision méthodologique de la systématique, en révélant l'importance d'éléments architecturaux comme la segmentation et l'axe embryonnaire, aux dépens de traits plus propices à la variation.

Malgré tout, la production d'une espèce dépend largement de l'addition terminale, nous dit F. Müller : si la confrontation au cas des crustacés pouvait paraître à première vue comme un désaveu du modèle récapitulatif, F. Müller le conforte plutôt en sa fonction créatrice du développement des espèces. La conservation embryonnaire d'un développement ancestral, augmenté d'un prolongement dans la vie adulte, constitue la trame génétique de fond nécessaire à tout remaniement adaptatif subséquent. Conformément à l'action permanente de la sélection naturelle, tant les ajustements récapitulatifs que les modifications larvaires s'avéreront avantageux pour l'espèce : « the historical record preserved in developmental history is gradually *effaced* as the development strikes into a constantly straighter course from the egg to the perfect animal, and it is frequently *sophisticated* by the struggle for existence which the free-living larvae have to undergo »¹³⁸. Exercée à un degré moindre sur le développement embryonnaire, la pression physiologique assurera néanmoins dans les deux cas une optimisation de la séquence, (1) soit par la suppression directe d'un détour morphogénétique encombrant suivi d'un pontage reliant la chaîne, (2) soit par la fusion de deux séquences initialement successives. Dans le second cas, F. Müller parle d'une « compression de plusieurs étapes en une seule »¹³⁹, exemplifiée par l'apparition simultanée de nouvelles paires de membres.

Premièrement chez F. Müller, des processus de condensation soutiennent donc une hypermorphose régulatrice en fonction de contraintes dictées par une économie du développement. Ami et lecteur convaincu de F. Müller (il aurait tenté, en vain, de le convaincre de revenir à la vie académique allemande), Haeckel fera son éloge en soulignant la qualité exceptionnelle de son ouvrage sur la morphologie des crustacés, le qualifiant d'« exemple insurpassable d'un traitement moniste et causal de l'histoire développementale » (*GM* II 185). Adoptant l'ensemble de ses conclusions, dont l'origine commune des formes larvaires des crustacés supérieurs et inférieurs, il est confiant que « l'abréviation ou la

138 Souligné par F. Müller, *Ibid.*, p. 114.

139 *Ibid.*, p. 127.

simplification du développement éclairera, de manière semblable, plusieurs phénomènes ontogénétiques parmi les plus importants, particulièrement chez les animaux supérieurs et les plantes »¹⁴⁰ (*GM* II 186). Il induira donc à partir de ces processus de condensation la *loi de l'hérédité abrégée ou simplifiée*, qui consiste en une généralisation systémique de la formule de F. Müller.

d) L'érection de la récapitulation en loi : Haeckel et l'approche déductiviste

Au sein d'un ensemble législatif, cette loi est agencée avec d'autres lois pour constituer la raison suffisante des phénomènes d'hérédité et d'adaptation responsables de la biogenèse. Or selon une perspective mécaniste, les lois ne traduisent pas un ordre physique transcendant duquel les phénomènes ne seraient que le reflet. Elles ouvrent plutôt la voie à l'intelligibilité d'un ordre de généralité traduisant de manière inductive et déductive les relations causales ayant lieu dans des contextes particuliers de manifestation phénoménale. L'épistémologie de Haeckel est sur ce point tributaire de l'empirisme de John Stuart Mill, comme en témoigne cet extrait de *System of Logic* retrouvé dans la partie méthodologique de la *Morphologie générale* :

*the Deductive Method [...] consists of three operations : the first, one of direct induction; the second, of ratiocination; and the third, of verification. [...] the laws of each separate cause which takes a share in producing the effect, is the first desideratum of the Deductive Method [...] the second part follows; that of determining, from the laws of the causes, what effect any given combination of those causes will produce. [...] and its application forms, under the name of Verification, the third essential component part of the Deductive Method [...] to warrant reliance upon the general conclusions arrived at by deduction, these conclusions must be found, on a careful comparison, to accord with the results of direct observation wherever it can be had.*¹⁴¹

Loin de s'inscrire en contradiction avec une science « moniste », l'exercice de formulation de lois orienté par une heuristique mécaniste se trouve au cœur de l'édification de la connaissance

140 Texte original : *In ähnlicher Weise erklärt uns die Abkürzung oder Vereinfachung der Entwicklung viele der wichtigsten ontogenetischen Erscheinungen, besonders bei den höheren Thieren und Pflanzen.*

141 Mill, J. S. (1858). *A System of Logic, Ratiocinative and Inductive*. New York: Harper & Brothers. pp. 264, 265, 267, 269. Ce passage cité par Haeckel en *GM* I 81 provient de la traduction allemande du troisième chapitre de l'ouvrage : Mill, J. S. (1849). *Die inductive Logik. Eine Darlegung der philosophischen Principien wissenschaftlicher Forschung, insbesondere der Naturforschung.* (Traduit par J. Schiel). Brunswick: Friedrich Bieweg und Cohn.

positive. Dépassant un inductivisme primaire, l'empirisme de Mill procure à Haeckel les assises méthodologiques qui justifieront son projet d'*Entwicklungsgeschichte* synthétique. À l'instar de von Baer, Haeckel plaide pour « l'enrichissement mutuel de l'observation et de la pensée, l'union étroite de la description de la nature et de la philosophie naturelle, l'interaction nécessaire entre l'expérience et la théorie » (*GM I 64*)¹⁴². Comme l'a mentionné Gliboff¹⁴³, l'enchevêtrement des lois de l'hérédité et de l'adaptation rend fort ardue toute prédiction précise du résultat morphologique final et semble écarter toute vérification expérimentale de l'exactitude de ces lois. Or, Mill renonçait lui-même à une telle prédictibilité en biologie, croyant que toute tentative d'isolement expérimental des différentes relations causales ne se faisait qu'au prix de la destruction même du phénomène physiologique¹⁴⁴. Alors les opérations d'induction et de vérification s'appuient sur la description comparative des structures anatomiques et histologiques les plus simples¹⁴⁵, de là l'intérêt pour une monographie sur les radiolaires et pour l'étude des invertébrés. Chez Haeckel, c'est donc à partir de ce travail analytique que seront induites les lois primaires (par exemple, l'induction de la loi de l'hérédité sexuelle à partir des nombreux cas de dimorphisme). Rendant compte de l'uniformité des phénomènes héréditaires et adaptatifs, ces lois causales seront combinées à la sélection naturelle qui agira sur les manifestations concrètes de ces lois, engendrant une « métamorphose progressive [...] et un anoblissement de tous les organismes »¹⁴⁶. Dans un effort de ratiocination, les combinaisons causales seront donc déduites de la mise en relation circonstancielle de ces lois, déductions qui seront traduites par la formulation de lois générales comme la loi biogénétique de la récapitulation : « il est seulement possible d'accéder aux lois générales de la nature les plus importantes *par la synthèse*, auxquelles l'analyse la plus étendue ne conduit jamais » (*GM I 78*)¹⁴⁷. Le système haeckelien est donc tissé par un réseau

142 Texte original : *die gegenseitige Ergänzung von Beobachtung und Gedanken, der innige Zusammenhang von Naturbeschreibung und Naturphilosophie, die nothwendige Wechselwirkung zwischen Empirie und Theorie.*

143 Gliboff, S., *H. G. Bronn, Ernst Haeckel, and the Origins of German Darwinism*, pp. 155, 156.

144 Mill, J. S., *A System of Logic*, p. 265.

145 « In general, the laws of the causes on which the effect depends may be obtained by an induction from comparatively simple instances, or, at the worst, by deduction from the laws of simpler causes so obtained ». *Ibid.*, p. 267.

146 Haeckel cité par Nyhart, L. *Biology takes Form*, p. 130.

147 Texte original : *Nur durch Synthese ist es möglich, zu den wichtigsten allgemeinen Naturgesetzen zu gelangen, zu denen die ausgedehnteste Analyse niemals hinführt.*

de lois construit principalement de manière déductive, mais dont la corroboration empirique répond aux critères de description et de comparaison établis par Mill.

Il n'y a donc pas chez Haeckel de contradiction, contrairement à ce que soutenait Russell¹⁴⁸, entre un « matérialisme dogmatique » et une « morphologie idéaliste ». À l'instar de Darwin, Haeckel intègre plutôt des généralisations morphologiques et physiologiques valides à un cadre heuristique permettant de retracer schématiquement l'explication mécanique des régularités phénoménales observées. Il situe d'ailleurs cette approche déductiviste au sein d'une entreprise de reconquête « du terrain perdu de la philosophie » (*GM I 67*); situant aux deux extrémités du spectre méthodologique les excès de la *Naturphilosophie* et la réaction réductionniste, il défend un équilibre mitoyen entre recherche empirique et philosophie naturelle, analyse et synthèse, induction et déduction. Par exemple, la mise en relation des données analytiques de l'anatomie comparée, de l'embryologie et de l'histologie doit passer par une compréhension globale de l'organisme en tant que tout et en relation avec son environnement (*GM I 75*). À cet égard, le système haeckelien relie de manière fondamentale les individus physiologiques entre eux via la transmission héréditaire d'une série de schèmes morphologiques au sein d'individualités généalogiques abstraites. La récapitulation haeckelienne demeure donc indissociable d'une réflexion profonde sur le problème de l'individualité biologique, c'est-à-dire sur la nature de l'organisation, de la cohésion et de l'évolution des relations constituantes entre les entités organiques.

2.3 La projection de la séquence au sein d'individus physiologiques

En effet, la méthode déductive de Mill possède l'énorme avantage de légitimer l'admission de lois spécifiques aux phénomènes de formation organique tout en évitant une adhésion implicite à un vitalisme ontologique :

after physical science had attained a certain development, could there be any real doubt where to look for the laws on which the phenomena of life depend, since they must be the mechanical and chemical laws of the solid and fluid substances composing the organized body and the medium in which it subsists, together with the peculiar vital laws of the

148 Russell, E. S., *Form and Function*, pp. 248, 249.

*different tissues constituting the organic structure*¹⁴⁹.

C'est à partir de ces prémisses épistémologiques qu'Haeckel distinguera les champs théoriques dédiés à la physique et à la chimie organiques d'une *tectologie*, c'est-à-dire une théorie de la structuration générale des organismes. Les premiers incluent (1) la *promorphologie*, c'est-à-dire l'analyse géométrique de la forme externe résultant de la production organique, et (2) une théorie protoplasmique-plastidulaire du vivant, servant de chimie organique provisoire. Reconnaisant le caractère hautement spéculatif de cette dernière, Haeckel proposera néanmoins, parmi nombre de biologistes de la même période¹⁵⁰, une théorie de l'hérédité compatible avec les éléments corroborés de son système. À défaut de refléter une véritable compréhension causale de la nature des phénomènes héréditaires, la fonction de ces *êtres de raison* consiste en la participation à une certaine cohésion de la représentation théorique en comblant provisoirement un vide épistémique, plutôt qu'en une véritable détermination des avancées positives du programme de recherche en cours. Par contre, la tectologie construit un véritable modèle de l'individualité biologique à partir des conquêtes des sciences biologiques, de la théorie cellulaire et de la théorie darwinienne.

a) La tectologie haeckelienne : le développement des individus biologiques

Haeckel fut introduit au problème de l'individualité dès 1852, lorsqu'il étudiait la botanique sous la tutelle d'Alexander Braun. Même après un examen empirique approfondi, l'individualité végétale reste difficilement intelligible et semble ne pouvoir être appréhendée qu'au niveau de l'espèce. Braun aurait évité cette impasse en proposant *le bourgeon* en tant que substrat de cette individualité. Ainsi, la plante comme tout morphologique formerait « une unité familiale [*Familienverein*] de bourgeons individuels »¹⁵¹.

Dans le monde animal, deux candidats s'imposent d'emblée : l'organisme et la cellule.

149 Mill, J. S., *A System of Logic*, p. 265.

150 Pour un exposé critique sur la vaste production de théories héréditaires pré-mendéliennes, Delage, Y. (1895). *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*. Paris: C. Reinwald.

151 Alexander Braun cité par R. Richards, *The Tragic Sense of Life, Ernst Haeckel and the Struggle over Evolutionary Thought*, p. 128.

Haeckel a effectivement intégré les catégories de la théorie cellulaire et l'idée du *Zellenstaat* lors de sa collaboration avec Virchow, mais ses nombreuses analyses de divers organismes marins le convainquirent qu'il est problématique de réserver l'individualité physiologique à la cellule et à l'organisme respectivement. Tandis que le *scyphistome* (un type de polype) est le produit conventionnel du développement d'un œuf fécondé par une méduse adulte, son corps est remarquablement composé de « bourgeons » superposés et générés asexuellement qui, une fois dispersés, formeront des méduses à leur tour¹⁵². Ces bourgeons étant des organisations pluricellulaires à part entière, ils représentent un cas limite qui force à entrevoir la pertinence d'une véritable catégorie individuelle intermédiaire entre l'organisme et la cellule.

La conception haeckelienne de l'individualité biologique n'est pourtant élaborée qu'à l'occasion d'une première monographie sur les radiolaires (1862). L'immense diversité morphologique de ces protozoaires marins convainquit Haeckel de la pertinence de remettre en cause la notion morphologique du type par la théorie darwinienne. À la frontière de l'organique et de l'inorganique, l'évaluation de l'influence du milieu n'est pas une mince tâche dans le cas de la capsule calcaireuse de certains radiolaires, dont l'impressionnante précision géométrique semble relever d'un processus de cristallisation. Mais contrairement aux cristaux, dont la forme géométrique est entièrement réductible à la composition moléculaire et aux lois physico-chimiques immédiates, l'hétérogénéité des parties des formes organiques est redevable à leur physiologie, et fait de la morphologie organique un produit complexe des adaptations diachroniques et synchroniques. Haeckel reléguera donc l'étude abstraite de la forme à la promorphologie, subordonnée à une théorie de l'individualisation constituante. Or, chez ces unicellulaires, ces adaptations ont mené à une alternance entre des stades libres et coloniaux. Afin de rendre compte de ces cycles de vie, Haeckel établit une première distinction entre les individus physiologiques et les individus morphologiques. Organisée en fonction d'une division du travail analogue à la différenciation cellulaire des métazoaires, la colonie de radiolaires incarne un seul individu physiologique composé d'une pluralité d'individus morphologiques (chacun des radiolaires), dont chacun possède l'option fonctionnelle de redevenir un individu physiologique à part entière (stade libre). Comme Virchow avait déjà

152 *Ibid.*, p. 131.

introduit l'analogie sociologique dans le contexte de la théorie cellulaire, il était donc tout à fait naturel de reconnaître l'unité fonctionnelle d'une véritable colonie d'unicellulaires.

L'émergence d'une unité physiologique supérieure à partir d'un agrégat de parties primitivement indépendantes sera donc un problème directeur de la tectologie, qui ne trouvera sa forme achevée qu'au sein de la *Morphologie générale*. Si l'organisation des végétaux, le polymorphisme et les regroupements coloniaux nous confrontent au problème de l'individualité, ce dernier concerne néanmoins l'ensemble des êtres vivants, comme en témoignent les nombreuses transformations de l'ontogenèse. Dans l'ordre exposé, le but de cette théorie sera donc, d'après l'analyse de Stéphane Schmitt, de « reconnaître la structure des formes vivantes, de les décomposer en leurs individus élémentaires, et d'établir les lois d'assemblage et d'agrégation des individus »¹⁵³.

Conformément à la tradition, une première identification des entités hétérogènes se fera au sein d'une étude morphologique comparative, et leur individualité sera avant tout reconnue comme étant de nature morphologique, répondant au critère de l'inséparabilité formelle. Selon ce critère, l'individu morphologique sera défini comme suit : « une unité de phénomènes qui constitue en soi un tout formel, achevé et continuellement relié; un tout dont on ne peut retirer les parties constituantes et que l'on ne peut généralement pas séparer sans anéantir l'essence, le caractère de la forme en sa totalité » (*GM I 265*)¹⁵⁴. Pour sa part, l'individualité physiologique est réservée à un tout fonctionnel, c'est-à-dire à l'autoconservation indépendante d'une forme pour une période de temps donnée (*GM I 304*).

Ensuite, l'individualité des traits morphologiques qui composent les différents organismes sera ainsi reconnue comme telle : « les parties constituantes des individus, que nous avons différenciées en tant qu'organes de différents ordres, sont elles-mêmes dans un certain sens des individus, de sorte que nous pouvons considérer l'organisme individuel entier comme un système d'individus de différents ordres, associés de manière unitaire » (*GM I 25*)¹⁵⁵. Bien que l'individualité physiologique soit d'abord réservée à un tout autonome, les

153 Schmitt, S. (2009). Haeckel, un darwinien allemand? *C. R. Biologies*, 332, p. 113.

154 Texte original : [...] *allgemein diejenige einheitliche Formerscheinung, welche ein in sich abgeschlossenes und formell kontinuierlich zusammenhängendes Ganzes bildet; ein Ganzes, von dessen constituirenden Bestandtheilen man keinen hinwegnehmen, und das man überhaupt nicht in Theile auseinander legen kann, ohne das Wesen, den Character der ganzen Form zu vernichten.*

155 Texte original : *Die constituirenden Theile der Individuen, die wir so eben als Organe verschiedener*

sous-niveaux d'individualité morphologique correspondront néanmoins, en continuité avec le modèle sociologique, à un certain ordre hiérarchique de l'organisation du travail, à partir duquel les parties constituantes subordonnent leurs parties élémentaires. Ainsi, Haeckel précise que chaque ordre morphologique « se manifeste dans des organismes particuliers en tant qu'individualité physiologique » (*GM I 266*), correspondant à la fois à un niveau d'organisation dans l'économie d'une unité physiologique supérieure et à un type physiologique que l'on retrouve dans la chaîne des êtres organisés. Applicables tant au niveau morphologique que physiologique, six catégories seront premièrement discriminées : (1) les *organismes élémentaires* (ou « plastides »), incluant les cytodes (unicellulaires sans noyau) et les cellules en général; (2) les *organes*, des formes homogènes (ex : tissu épithélial) aux formes hétérogènes (sous-systèmes : le cœur, l'estomac, etc.); (3) les *antimères*, ou parties homotypiques bilatérales et symétriques; (4) les *métamères*, ou formes segmentales (ex : la tige d'une plante); (5) *la personne ou bionte* (le bourgeon chez les végétaux, l'organisme individuel communément reconnu chez les animaux); (6) *la colonie* (agencements de végétaux, population d'animaux) (*GM I 266*). Par exemple, les cellules trouvent leur pendant systématique chez les protistes, et les branchies – en tant que métamères indifférenciés – chez les annélides.

En vertu de la loi de la récapitulation, c'est finalement la morphologie mémorisée des individus physiologiques ancestraux qui rend possible l'ontogenèse : chaque individu physiologique en développement passe par tous les ordres morphologiques ancestraux avant d'atteindre sa forme définitive. Si l'on retrouve par exemple l'émergence de métamères hétéronomes (différenciés) chez la plupart des mollusques, la formation des vertèbres représente une individualité morphologique de ce niveau qui émerge au cours de l'ontogenèse de l'être humain. Ce n'est donc pas un hasard si cette catégorisation ascendante reflète des stades fondamentaux de l'ontogenèse des êtres supérieurs, c'est-à-dire les formations successives (1) du zygote, (2) du blastoderme, (3) de la différenciation d'un axe transversal et du cœlome, suivies (4) des processus de métamérisation, (5) de la différenciation des parties

Ordnung unterschieden haben, selbst wieder im gewissen Sinne Individuen sind, so dass wir den ganzen individuellen Organismus als ein System von einheitlich verbundenen Individuen verschiedener Ordnung betrachten können.

jusqu'à la maturité et finalement (6) de l'interaction fonctionnelle au sein d'une communauté. En fait, la progression physiologique inhérente à la constitution de la séquence héréditaire prend tout son sens avec la notion d'individualité morphologique. Comme le perfectionnement organique consiste en une complexification physiologique par la division du travail et la centralisation de l'organisme, cette progression repose premièrement sur l'addition d'un niveau d'individualité supplémentaire. Engrammée en fin de séquence, cette grande innovation de la lignée ne saurait être supprimée sans mener à une dégénérescence organique, de sorte que la lignée dépend entièrement de la répétition des étapes fondamentales de son parcours phylogénétique. De plus, une complexification de second ordre dépendra de l'agrégation d'individus morphologiques supplémentaires d'un niveau déjà atteint; par exemple, une combinaison particulière d'antimères et de métamères sera caractéristique d'une forme spécifique de vertébré, assurant un certain niveau de complexité fonctionnelle. Finalement, la diversification des parties agrégées se fait par un processus de différenciation en fonction d'une division adéquate du travail. Ainsi, la schématisation de l'individualisation biologique permet à Haeckel de fonder le perfectionnement organique sur une conception agrégative et différenciatrice de l'évolution, plutôt que sur une accumulation indéfinie de variations.

Déjà, l'on assiste à une intime corrélation génétique entre les domaines du physiologique et du morphologique, où la constitution du second dépend des innovations du premier, tandis que la constitution du premier dépend de la projection du deuxième. Déjà, la loi de la récapitulation déduite des lois causales de l'hérédité et de l'adaptation promet une explication mécanique éventuelle de cette réciprocité. Et encore, cette conception agrégative, notamment caractéristique du modèle épigénétique de Wolff, définit de même pour Haeckel le mode de développement des espèces. Pour qu'elle soit « biogénétique », la loi de la récapitulation doit également impliquer des *individus généalogiques*, dont l'existence réside dans la permanence d'un cycle de reproduction, formé au fil des générations et prenant la forme représentative d'un arbre ramifié. Citons ici Yves Delage, dont l'acuité de l'expression éclaire la nouvelle pertinence empirique de cette invention conceptuelle dans un contexte de progression de la théorie cellulaire :

l'ontogenèse nous apparaît alors comme un grand arbre généalogique à divisions dichotomiques, dans lequel chaque cellule a sa lignée ascendante représentée par une

*ligne brisée formée d'une seule file de cellules jusqu'à l'œuf, et sa lignée descendante représentée par un rameau plus ou moins touffu qui part d'elle et monte en se divisant vers le niveau supérieur [...] Les cellules situées dans le plan le plus élevé auquel l'arbre est arrivé à un moment donné sont seules vivantes, ou plutôt ont seules une existence réelle; celles situées au-dessous ne figurent dans l'arbre que pour mémoire [...] cela permet de parler avec assurance de la cellule mère d'un organe ou d'un tissu, bien que, le plus souvent, on ne puisse dire où et à quel moment elle a existé. Cela constitue une image très satisfaisante, utile à avoir devant les yeux quand on veut saisir dans son ensemble la conception de l'Individu. L'arbre d'ailleurs continue à croître tant que les cellules continuent à se diviser; c'est-à-dire toute la vie et, à ce point de vue comme aux autres, c'est par une convention arbitraire que l'on donne à l'ontogenèse une autre borne que la mort.*¹⁵⁶

Delage attribue à L. Bard (1886) et à DeVries (1889) cette « phylogénie cellulaire », mais il ne fait aucun doute qu'une telle conception se trouvait déjà à l'état embryonnaire au sein de la tectologie haeckelienne. Contrairement aux deux autres types d'individualité, Haeckel n'y distingue que trois niveaux d'individualité généalogique : l'ontogenèse, l'espèce et la lignée ou *phylum*. Outre son unité fonctionnelle, l'unité cyclique de l'ontogenèse ou « histoire germinale » (*Keimgeschichte*) est prise en charge par la division de ses cellules constituanes, ces individus élémentaires de la biogenèse. L'arbre ontogénétique n'a d'ailleurs « aucune autre borne que la mort », Haeckel discernant trois phases développementales, soit l'évolution ou la maturation (*Aufbildung*), la maturité (*Umbildung*) et l'involution ou sénescence (*Rückbildung*) (*GM* II 20). Cet arbre cellulaire forme ainsi le cycle génératif élémentaire de l'unité supérieure de l'espèce, elle-même n'étant qu'une « somme de cycles génératifs semblables » qui se compose d'une manière analogue à la composition de l'histoire germinale, c'est-à-dire « à partir d'une multitude de cycles génératifs » (*GM* II 30). La cohérence unitaire de ce deuxième ordre d'individualité généalogique repose surtout sur l'action de la sélection naturelle, dont les variations produites au cours de l'histoire géologique sont premièrement significatives à l'échelle spécifique. Or le *phylum*, dont l'extension généalogique inclut la première génération spontanée de la *monère* (protozoaire originel) pour atteindre la plus récente ontogenèse de la lignée, possède une importance particulière non pas en raison de son ampleur historique, mais par le lien génétique qui l'unit à ses « microcosmes » ontogénétiques. Sans la récapitulation de la série phylogénétique dans le cycle ontogénétique, une immense proportion de l'arbre

156 Delage, Y., *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, p. 153.

généalogique ne serait qu'un vague souvenir fossilisé des adaptations ancestrales révolues. La récapitulation confère ainsi au *phylum* sa vitalité en tant que patrimoine génétique et marque la dépendance mutuelle de ces deux niveaux d'individualité cyclique. Cette schématisation de l'individualité apparaît donc comme la condition théorique même de la loi biogénétique de la récapitulation.

Comme l'a relevé Schmitt, « l'ontogenèse est la répétition de la phylogenèse, car ces phénomènes correspondent tous deux au développement d'un individu généalogique »¹⁵⁷. Au sujet de ce parallèle développemental dénotant une même appartenance structurelle, quelques remarques s'imposent. Tout d'abord, les phénomènes phylogénétiques répondent de même aux lois d'agrégation et de différenciation, rappelant les modèles épigénétiques respectifs de Wolff et de von Baer. D'ailleurs, la phylogenèse témoigne d'un passage par des phases analogues à celles de l'ontogenèse, c'est-à-dire la croissance (fondation des principaux embranchements), la différenciation (ramification de sous-classes) et la dégénération (le parasitisme, la disparition des espèces) (*GM* II 367-369). Par exemple, les organes sexuels devront leur apparition phylogénétique à un processus de différenciation, signifiant une organisation physiologique portant vers une division croissante du travail (*GM* II 29). Et pourtant, l'arbre phylétique apparaît néanmoins comme une épigenèse ouverte sur la contingence dès ses balbutiements spontanés, n'étant contraint que par la seule configuration de sa propre évolution. Par contre, la subordination de l'ontogenèse au niveau phylogénétique fait de ce cycle élémentaire un bionte (personne) virtuel qui se trouve dès le départ morphologiquement informé. Même émergente, la dimension téléologique de l'individu physiologique est remplacée par l'expression mécanique de la séquence phylétique. Si la théorie haeckelienne relève d'un *prédéterminisme normatif*, alors cette norme serait dépourvue de la téléologie baérienne : le type haeckelien ne régule pas, il informe de manière séquentielle le développement de schèmes morphologiques qui assurent son architectonique à tous les niveaux d'organisation. Or, c'est bien sur la base de la nature mécanique, et donc matérielle de cette détermination d'individus physiologiques, qu'il faudra ici remettre en cause le postulat préformationniste.

157 Schmitt, S., *Haeckel, un darwinien allemand?*, p. 115.

b) *L'action mécanique de la phylogenèse : réduction et adaptation*

« La phylogenèse est la cause mécanique de l'ontogenèse »¹⁵⁸. Formulée dans le cadre de l'*Anthropogénie* (1874), cette proclamation célèbre suscita de nombreuses réactions au cours de l'histoire, passant par la perplexité de Huxley et de De Beer (1934) et la condamnation de Remane (1960)¹⁵⁹. Russell y voyait de la pure rhétorique¹⁶⁰, et Dominic Lecourt (2006) perçoit en cette formulation l'annonce de la version « forte » de la loi de la récapitulation, selon laquelle « le développement individuel se trouve ainsi soumis à une norme absolue »¹⁶¹. Nous suggérons au contraire que l'appel au mécanisme libère le développement typologique d'un absolutisme légal. Cet extrait de l'*Anthropogénie* est d'ailleurs suivi d'un passage qui précise le sens de ces concepts : « le développement de l'espèce, conformément aux lois de l'hérédité et de l'adaptation, détermina les phases du développement de l'individu »¹⁶². L'*Anthropogénie* ne contient à cet égard aucune innovation théorique, et cette unique élaboration de la récapitulation, si forte soit-elle, se trouvait bel et bien déjà formulée en 1866 :

*La phylogenèse [...] est un processus physiologique qui, comme toutes les autres fonctions physiologiques des organismes, est déterminé, de manière absolument nécessaire, par des causes mécaniques. Ces causes sont des mouvements d'atomes et de molécules qui composent la matière organique [...] Le développement phylétique ou paléontologique de la lignée et de toutes ses catégories subordonnées n'est ni le résultat délibérément téléologique d'un Créateur intelligent, ni le produit d'une quelconque force mystique inconnue, mais le simple effet nécessaire de ces processus physico-chimiques connus. (GM II 365)*¹⁶³

158 Haeckel, E. (1877). *Anthropogénie ou histoire de l'évolution humaine*. (Traduit par C. Letourneau). Paris: C. Reinwald. p. 5.

159 Gould, S. J., *Ontogeny and Phylogeny*, p. 421.

160 Russell, E. S., *Form and Function*, p. 314.

161 Lecourt attribue cette opinion à Jean Gayon, qui ne figure pourtant pas dans la deuxième édition de *Darwin et l'Après-Darwin*, traduite en anglais. Lecourt poursuit : « que cette version forte (Gayon) de la loi haeckelienne soit inscrite au début d'un ouvrage consacré à l'origine et à l'évolution de l'homme éclaire sans doute le sens général de l'évolutionnisme de l'auteur. Il s'agit de vaincre la théologie chrétienne de la création sur son propre terrain – celui de l'origine – et d'en extirper tous les résidus métaphysiques dans les théories sociales ». Lecourt, D. (2006). Loi biogénétique fondamentale. Dans D. Lecourt (dir.), *Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences* (4^e éd., p. 691-693). Paris: PUF. p. 691.

162 Haeckel, E., *Anthropogénie ou histoire de l'évolution humaine*, p. 5.

163 Texte original : *Die Phylogenese [...] ist ein physiologischer Process, welcher, gleich allen übrigen physiologischen Functionen der Organismen, mit absoluter Nothwendigkeit durch mechanische Ursachen*

Ce principe réductionniste n'est compatible avec une action causale de l'histoire de la lignée sur l'histoire germinale que par l'adhésion à une ontologie fondée sur le principe d'*effet mécanique médiatisé*. Récemment, Craver et Bechtel (2007)¹⁶⁴ ont éclairé cette notion afin de résoudre le paradoxe apparent relatif aux effets causaux impliquant différents niveaux d'organisation. Selon eux, l'interaction causale entre des niveaux supérieurs et inférieurs d'un système se trouve déterminée par *une relation de constitution*, au sein de laquelle il faut situer des mécanismes à l'intérieur de composés plus larges qui modulent les comportements des mécanismes sous-jacents. Cette modulation descendante n'est toutefois rendue possible que par la médiation même des mécanismes inférieurs. Faisant du mécanisme inférieur à la fois l'agent causal ascendant et l'objet de l'effet descendant, la relation de constitution défie la logique conventionnelle de la causalité, à partir de laquelle on subsume une série d'actions causales asymétriques (l'agent cause son effet, mais pas *vice versa*), distinguant clairement pour chacune d'elles les agents causaux des objets subissant les effets. Dans le cas d'une organisation à plusieurs niveaux, «the relation is symmetrical precisely because the mechanism as a whole is fully constituted by the organized activities of its parts [...] components act as they do because of factors acting on mechanisms, and mechanisms act as they do because of the activities of their lower-level components»¹⁶⁵. Appuyée par l'empirisme déductif de Mill, la présence implicite d'une telle logique constitutive de la causalité maintient en place les différents éléments du système haeckelien, dont la théorie de l'individualité biologique forme la monture. Composée d'une multiplicité d'ontogénèses interagissant de manière synchronique et diachronique, la phylogénèse ne peut être la cause de ses ontogénèses constituantes que par une modulation de leur progression qui est mécaniquement médiatisée par leur propre activité. Suivant cette logique de constitution, la phylogénèse n'est donc la cause mécanique de l'ontogénèse, que parce que l'ontogénèse est à son tour la cause mécanique

bewirkt wird. Diese Ursachen sind Bewegungen der Atome und Moleküle, welche die organische Materie zusammensetzen [...] Die phyletische oder paläontologische Entwicklung der Stämme und ihrer sämtlichen subordinirten Kategorieen ist also weder das vorbedachte zweckmässige Resultat eines denkenden Schöpfers, noch das Product irgend einer unbekanntten mystischen Naturkraft, sondern die einfache und nothwendige Wirkung derjenigen bekannten physikalisch-chemischen Prozesse [...].

164 Craver, C. & Bechtel, W. (2007). Top-down causation without top-down causes. *Biology and Philosophy*, 22, 547-563.

165 *Ibid.*, pp. 7, 8.

de la phylogénèse. Ainsi, Haeckel insiste surtout sur la « causalité descendante » en raison de l'importance de cette modulation supérieure du comportement ontogénétique à l'égard de l'utilisation méthodologique de la récapitulation à des fins de reconstruction phylogénique : il n'en demeure pas moins qu'une adhésion équivalente à une causalité ascendante est implicite.

En précisant que la détermination phylogénétique de l'ontogénèse se fait « conformément aux lois de l'hérédité et de l'adaptation », Haeckel signale la nature de cette médiation mécanique. Ensuite, il complète de manière schématique la réduction de ces lois aux processus physiologiques respectifs de la reproduction et de la nutrition, eux-mêmes étant analysés en termes de relations moléculaires. À cet égard, l'essentiel de cette réduction de principe de la biogénèse à ses éléments matériels s'est développé plus tardivement, dans le cadre de la *Die Perigenesis der Plastidule (La périgénèse des plastidules 1876)*¹⁶⁶. Insatisfait de la théorie des gemmules avancée par Darwin¹⁶⁷, Haeckel souhaitait présenter, de manière essentiellement heuristique, une conjecture sur l'hérédité plus conforme aux dernières percées de l'histologie, de la théorie cellulaire et de la chimie organique. Ayant été initié aux études histologiques par Virchow, il adhère néanmoins à la variante protoplasmique de la théorie cellulaire qui, élaborée principalement par Max Schultze (1861), jouissait d'un certain succès avant la découverte de la mitose. À partir de l'observation de cellules dépourvues d'enveloppe, on infère que la cellule est essentiellement une substance demi-fluide dont la composition chimique (un azoté de carbone) est très complexe. Selon Haeckel, cette matière vivante ou *protoplasme* « apparaît comme le support même des phénomènes vitaux, comme le facteur en acte de la vie cellulaire », accomplissant « les fonctions de la nutrition et de la reproduction, de la sensation et du mouvement »¹⁶⁸. À l'instar de von Baer, Haeckel comprend donc la manifestation première de la vie comme le produit d'une réaction chimique, à laquelle était prédisposé un composé albuminoïde (protéinique). En 1864, il découvre dans la Méditerranée une masse gélatineuse dépourvue d'enveloppe et de noyau, qu'il nomme *monère*; sans organisation apparente, cette entité matérielle remplirait pourtant l'ensemble des fonctions

166 Haeckel, E. (1876). *Die Perigenesis der Plastidule*. Berlin. La traduction française de l'essai fait partie de : Haeckel, E. (1880). *Essais de psychologie cellulaire*. (Traduit par J. Soury). Paris: Germer Baillière et cie.

167 Darwin, C. (1868). *De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*. (Traduit par J.-J. Moulinié). Paris: C. Reinwald. Voir la page 331 au septième chapitre de cette thèse.

168 Haeckel, E., *La périgénèse des plastidules*, p. 22.

vitales élémentaires. En plus de cette découverte en systématique, la primauté de son apparition est soutenue parallèlement au niveau phylogénétique par le postulat qu'elle correspondrait à la cellule originelle, et au niveau ontogénétique par la fusion effective des noyaux impliqués dans la reproduction, correspondant au stade développemental de la *Monerula* (selon l'interprétation de Haeckel des observations de van Beneden)¹⁶⁹.

De manière tant originelle que fondamentale, « la vie proprement dite est liée, non à un corps d'une certaine forme, morphologiquement différencié et muni d'organes, mais à une substance amorphe d'une nature physique et d'une composition chimique déterminée »¹⁷⁰. Il faut accorder à cette heuristique sur la nature plasmique du vivant une importance particulière, car elle conditionne la perspective haeckelienne à l'égard des adaptations physiologiques et de la relation entre les phénomènes héréditaires et adaptatifs. Contrairement aux anatomistes qui adhèrent à la *physiologie mécanique* (Carl Ludwig, Wilhelm His, etc. voir chapitre 3), Haeckel met très peu d'emphasis sur les phénomènes d'adaptation impliquant des ajustements anatomiques qui transforment la mécanique corporelle selon les besoins fonctionnels. Fidèle à une certaine approche zoologique, Haeckel insiste davantage sur les influences cumulatives du milieu exercées sur une organisation matérielle réactive : changements climatiques, composition chimique des sols, etc. À partir de l'activité cellulaire, la modification trophique (*trophische Veränderung*) sera d'ailleurs le fait central de son modèle adaptatif. Fonction spécifique au fait organique, la nutrition implique l'absorption de composés chimiques étrangers qui modifient à des degrés divers l'agencement moléculaire du substrat protoplasmique à l'origine de l'ensemble des opérations vitales, parmi lesquelles se trouve l'indispensable reproduction. Sous l'influence de Johannes Müller, Haeckel confère d'ailleurs à la reproduction une origine trophique; c'est à force d'assimilation de nutriments que la monère, atteignant une dimension disproportionnée, se scinde en deux pour former deux nouveaux organismes. L'hérédité consiste donc premièrement en la transmission matérielle de la substance protoplasmique, et la multiplication de cette dernière, rendant possible la croissance ontogénétique, ne se fait qu'au prix de l'intériorisation d'une relative altérité moléculaire caractéristique de la réaction adaptative.

169 Sur ces découvertes et la théorie protoplasmique en général, voir le cinquième chapitre de cet ouvrage.

170 *Ibid.*, p. 31.

Bien qu'elle dépende d'une production et d'une diffusion matérielles, l'hérédité demeure néanmoins la transmission d'une mémoire organique. Haeckel suggère l'hypothèse selon laquelle celle-ci soit orchestrée par le mouvement ondulatoire de certains éléments moléculaires du protoplasme, nommées « plastidules ». Selon les observations d'Elsberg, une énorme quantité de ces molécules seraient contenues dans des complexes intra-cellulaires et différenciés nommés « plassons ». Si l'on doit à ces éléments organiques « la somme des processus physiques et chimiques que nous appelons, d'un seul mot, la vie », c'est d'abord en raison des « aptitudes extrêmement remarquables » que possède le carbone, leur composé principal, permettant la production « de combinaisons d'une complexité et d'une instabilité extraordinaires »¹⁷¹. Cette flexibilité disposerait les plastidules à un agencement particulier du positionnement de leurs atomes en fonction d'une mémorisation des influences traduites en termes de séries ordonnées de mouvements moléculaires. Au niveau élémentaire, l'architectonique ontogénétique est donc analysée en termes d'ondes produites par ces mouvements moléculaires qui agenceraient la matière reproduisant un ordre morphologique déterminé.

L'explication des phénomènes vitaux en termes de mouvements moléculaires n'était pas nouvelle : elle reflétait une lente progression de la physique moléculaire et de la chimie organique qui peinaient malgré tout à s'articuler empiriquement avec les modèles histologiques et physiologiques établis. Par exemple, Liebig expliquait la fermentation par un mouvement moléculaire du ferment qui brisait les molécules de sucre¹⁷². Pour sa part, Haeckel reprit l'essentiel de la théorie plastidulaire de l'hérédité d'Elsberg¹⁷³, la permanence du nombre des plastidules en moins. Conformément à son monisme, il y intégra également de vagues notions de « volonté » et de « sensibilité » en voulant rendre compte de la vie psychique de la matière, ce qui poussa Yves Delage à qualifier la théorie haeckelienne de l'hérédité d'« exécration fatras métaphysique indigne d'un naturaliste de ce siècle »¹⁷⁴! Pour notre propos, l'intérêt porté à cette

171 *Ibid.*, p. 36.

172 Pichot, A. (2011). *Expliquer la vie. De l'âme à la molécule*. Versailles: Quae. p. 692.

173 Erlsberg, L. (1874). Regeneration, or the preservation of organic molecules; a contribution to the doctrine of Evolution. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science*, 23(2), 87-103. cf : (1876). On the plastidule-hypothesis. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science*, 25, 178-187.

174 Delage, Y., *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, pp. 464, 465.

théorie se trouve dans l'articulation heuristique des dimensions physico-chimique et historique du développement opérée par le concept de *mémoire*. Par analogie avec la mémoire psychique, la série d'ondes engrammées dans le support moléculaire se trouve d'abord à l'état latent (*Erblichkeit*) et certains segments jouissent d'une consolidation (formulée comme le passage de l'hérédité progressive à l'hérédité conservée) à force d'actualisations répétées (*Vererbung*); par contre, l'accès ponctuel à des sous-segments particuliers parmi la séquence ondulatoire reste impossible, faute d'une faculté téléologique de régulation de l'expression mnésique selon les besoins fonctionnels de l'organisme.

Mais l'absence de régulation ne signifie pas l'absence de variations. Si l'intellection mécanique n'admet qu'une expression unilatérale d'une partie de la séquence héritée dans son intégralité, l'exposition physiologique du support plastidulaire en fait le foyer d'adaptations passives à l'activité métabolique :

*L'adaptation ou la variation est simplement le résultat des influences matérielles subies par la matière constituante de l'organisme sous l'influence du milieu matériel ambiant [...] Ces influences extérieures ont pour moyens d'action les phénomènes moléculaires de la nutrition dans la trame de chaque partie du corps. Dans chaque acte d'adaptation le mouvement moléculaire spécial à l'individu est troublé ou modifié, soit dans la totalité de l'individu, soit dans une de ses parties, par des influences mécaniques, physiques ou chimiques.*¹⁷⁵

Les variations physico-chimiques affectent donc l'intégrité du registre morphogénétique : (1) par la production constante, sous l'influence ondulatoire de plastidules existantes, de nouvelles plastidules à partir du liquide nutritif protoplasmique; (2) par une influence externe modifiant directement le mouvement plastidulaire. Dans les deux cas, ces variations sont propagées lors de la division des cellules mères, assurant ainsi l'hérédité des caractères acquis tant au niveau ontogénétique qu'inter-générationnel. Ainsi, « tout mouvement de nouvelles plastidules [...] se compose donc [...] de la série d'anciens mouvements des plastidules, fidèlement conservés de génération en génération par *l'hérédité*, et, en second lieu, d'une partie moins considérable de mouvements du même genre, nouvellement acquis par *l'adaptation* »¹⁷⁶. La dite découverte de von Baer, soit la dualité reprise par Haeckel entre le type (héréditaire) et les degrés de différenciation (adaptatif), est donc relative à la répétition différentielle de la *périgenèse*

175 Haeckel, E., *La création des êtres organisés d'après les lois naturelles*, pp. 142, 143.

176 Haeckel, E., *La périgenèse des plastidules*, p.52.

(l'histoire du mouvement des plastidules); comme les deux phénomènes concernent les mouvements des plastidules, cette dualité schématique n'est donc pas appuyée par des mécanismes physiologiques distincts, mais par un contexte génétique dans lequel se conjuguent continuité et rupture. Considérant la reproduction comme une modalité du phénomène général de la nutrition (*GM I 17*), Haeckel reconnaîtra que leur opposition reste grossière et que les phénomènes héréditaires et adaptatifs sont en réalité « pleinement enchevêtrés et entremêlés »¹⁷⁷, faisant de la distinction empirique une tâche souvent irréalisable.

Intrinsèque au fait physiologique, l'adaptation généralisée à l'ensemble des stades du développement écarte l'interprétation du système haeckelien comme s'inscrivant dans un prédéterminisme causal strict. Bien que modulé par les niveaux supérieurs d'organisation, le comportement moléculaire reste déterminé par les propriétés atomiques de la base carbonique, dont l'extraordinaire instabilité ouvre « un champ illimité pour la production de nouvelles formes »¹⁷⁸. Certes, cette instabilité est atténuée par les innovations morphologiques majeures, à commencer par la formation du noyau, siège étanche de la conservation héréditaire. De même, Haeckel insistera sur l'importance de la distinction entre le développement et l'embryogenèse, critiquant au passage la compréhension de la larve comme étant un « embryon libre ». En effet, l'embryogenèse se caractérise par l'isolement relatif qu'elle procure à l'être en développement, l'enveloppant d'une membrane qui le met à l'abri des fluctuations du milieu (*GM II 21*). Ces acquis évolutionnaires favorisent vraisemblablement la conservation de la séquence récapitulée et réservent la réception d'adaptations nouvelles pour la période de maturité. Or, comme nous le verrons prochainement, les divergences morphologiques de la *gastrula* entre différents *phyla*, représentant un cas majeur de falsification, sont paradoxalement causées par une adaptation secondaire à la vie embryonnaire. Bien que la conservation héréditaire semble *a priori* favoriser sa progression, la phylogenèse ne peut enrayer la dimension physiologique de sa récapitulation par l'accumulation terminale de dispositifs novateurs. Source d'adaptations contingentes, l'individu physiologique reste le lieu matériel à l'origine même de toute récapitulation, ce qui écarte par le fait même la réduction de

177 Haeckel, E., *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, p. 207.

178 Haeckel, E., *La périgenèse des plastidules*, p. 52.

l'ontogenèse à une pure projection en séquence d'individus morphologiques dématérialisés.

c) Palingenèse et cœnogenèse

Sous l'influence de F. Müller, Haeckel reconnaissait l'importance des adaptations secondaires depuis la *Morphologie générale*, mais ce n'est qu'à la suite des critiques adressées à sa *théorie de la Gastraea* qu'il chercha à les annexer concrètement à son système biogénétique. Fidèle à ses habitudes, c'est par la création d'une distinction néologique qu'il le fit, cette fois-ci entre les *traits palingénétiques*, fruits de l'addition terminale s'insérant dans la séquence récapitulée, et les *traits cœnogénétiques*, issus d'adaptations en période de maturation. Face à l'insuffisance de certains supports homologiques sur lesquels devait s'appuyer l'inférence de morphologies ancestrales et de liens généalogiques, cette conceptualisation permet d'interpréter l'absence d'homologies embryonnaires comme le fruit d'adaptations secondaires qui se sont insérées dans la séquence morphogénétique en cours de développement. En vertu de l'explication cœnogénétique, ce qui se présentait d'abord comme des anomalies accumulées par un programme de recherche hautement menacé par l'ascension de programmes rivaux, est désormais intégré au cadre explicatif, protégeant ainsi de la falsification l'heuristique nucléaire (relative à son *hard core*) de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne : la loi biogénétique de la récapitulation. L'ajout de ce nouveau modèle ouvrira finalement la voie à la justification de nouvelles relations phylétiques anticipées, assumant l'ascension du programme.

L'explication de ces nouveaux faits est ici illustrée par celle du stade embryonnaire appelé *gastrula*, dont l'universalité pour l'ensemble des métazoaires apparaît comme le corollaire d'une origine monophylétique. Opérant une synthèse entre la théorie de la récapitulation et la théorie des feuillettes, Haeckel poursuit – après sa reprise des conclusions de Kovalewsky – la réforme darwinienne de la systématique héritée de Cuvier et de von Baer, selon laquelle les grands types animaux, dont la discrimination serait fondée sur des plans d'organisation (*Bauplan*) totalement indépendants, formeraient des catégories closes et incomparables. En effet, la reconnaissance d'une origine monophylétique à ces groupes

constituerait une victoire sans précédent pour la théorie darwinienne par rapport à la typologie classique. Voici donc comment Haeckel résume sa *théorie de la Gastraea* :

Le règne animal dans son ensemble se partage en deux divisions principales : le groupe inférieur, plus ancien, des protozoaires (animaux primordiaux [Urthiere]) et le groupe supérieur, plus récent, des métazoaires (animaux à tube digestif [Darmthiere]) [...] les protozoaires ne forment jamais de feuillet germinal, ne possèdent jamais de véritable tube digestif et, en particulier, ne développent jamais de tissus différenciés [...] Le grand groupe des métazoaires ou animaux à tube digestif (les six races des zoophytes, des vers, des mollusques, des échinodermes, des arthropodes et des vertébrés) est au contraire probablement d'origine monophylétique et provient d'une unique forme ancestrale commune, la Gastraea [...] les métazoaires forment toujours deux feuillets germinaux primaires, possèdent toujours un véritable tube digestif (à l'exception de quelques formes régressées), et développent toujours des tissus différenciés; ces tissus proviennent toujours des deux feuillets germinaux primaires qui ont été transmis en héritage de la Gastraea à tous les métazoaires, de la plus simple éponge jusqu'à l'homme.¹⁷⁹

L'interprétation phylogénique de la théorie des feuillets disposa assurément Haeckel à la recherche de l'organisme-modèle dont la morphologie actuelle pouvait plus ou moins correspondre à l'ancêtre auquel on doit attribuer l'innovation structurale à l'origine des *Metazoa*. Ce fut le cas des éponges calcaires, chez lesquelles Haeckel (1872) découvrit l'ébauche primitive d'un intestin précédant la formation des feuillets germinaux. Toujours chez les éponges, ces feuillets primaires persistent d'ailleurs la vie durant sous une forme peu différenciée, devenant des organes tout à fait fonctionnels à la maturité (l'ectoderme remplit les fonctions de la sensation et de la locomotion, l'endoderme de la nutrition et de la reproduction). Pour que l'éponge calcaire puisse jouer le rôle que joue l'*Amphioxus* dans la théorie des ascidies, c'est-à-dire celui de représentant taxonomique actuel de la forme paléontologique originelle, il fallait déterminer les homologues clés avec l'ensemble des groupes subordonnés par la descendance. Or, la *gastrula* est caractérisée par l'ouverture de la cavité intestinale à un seul pôle de l'axe, et cela à partir d'un corps creux et segmenté, formé par les membranes endodermique et ectodermique¹⁸⁰ : s'imposaient donc comme critères homologues de base la présence des deux feuillets et celle de l'intestin primitif pour les six

179 Haeckel, E. (2004). La théorie de la Gastraea et la fondation de la classification phylogénétique (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène. Une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII^e/XX^e siècle* (p. 60-69). Paris: Rue d'ULM. p. 62. Traduction d'une série d'extraits tirés de : (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 8, 1-55.

180 Haeckel, E., *La théorie de la Gastraea et la fondation de la classification phylogénétique*, p. 65.

types animaux.

Ces homologues ont été retrouvées chez tous les groupes d'animaux, mais une récapitulation claire et sans équivoque de la forme originelle manquait malheureusement à l'appel dans la classe des arthropodes et chez les vertébrés. Faute d'être parvenu à une confirmation empirique convaincante, Haeckel revendiqua alors la « liberté de spéculation de la philosophie naturelle »¹⁸¹, faisant référence aux principes déductivistes élaborés dans la partie méthodologique de la *Morphologie générale*, pour justifier sa dérogation de la stricte démarche inductive. Il fit premièrement remarquer que la *gastrula* est présente dans son intégralité chez l'*Amphioxus*, d'où il faut déduire son altération adaptative au cours de l'évolution des *Vertebrata*. De même, la forme recherchée resterait présente dans les stades embryonnaires précoces du *Nauplius* : même statut ancestral, même déduction d'une falsification ultérieure de la morphologie récapitulée du *Gastraea*. Dès 1874, Haeckel associait l'absence d'« homologie totale » chez certains groupes à une « adaptation secondaire »¹⁸² liée à la formation du *vitellus nutritif*, qui engendrerait un processus de segmentation partiel. Sous la pression des critiques suivant la diffusion de la théorie, il systématisa cette notion à l'occasion d'un second article, *Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere (La gastrula et la segmentation embryonnaire des animaux 1875)*¹⁸³.

C'est ainsi qu'Haeckel présenta une version « critique » de l'*Entwicklungsgeschichte* germinale, séparant l'ontogénie en deux parties distinctes, soit la palingénie, qui est l'histoire de la « courte récapitulation de l'histoire généalogique ancestrale », et la cœnogénie, qui est définie inversement comme l'histoire d'« un ingrédient nouveau, étranger, une falsification ou une dissimulation de chaque extrait de la phylogénie »¹⁸⁴. Comme la cœnogénèse représente toute forme qui n'est pas une récapitulation ancestrale, la trame palingénétique est donc toujours génétiquement première, et le rôle de la nouvelle discipline palingénétique est donc de retracer l'engrammation originale du palimpseste développemental. À cet égard, le morphologiste portera un intérêt supérieur au fait palingénétique, car sa connaissance lui

181 *Ibid.*, p. 66.

182 *Ibid.*, p. 69.

183 Haeckel, E. (1875). Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 9, 402-508.

184 *Ibid.*, p. 409.

donnera accès aux formes archétypales sans même qu'une consultation du registre paléontologique soit nécessaire. Pour sa part, le physiologiste s'intéressera davantage aux diverses formes de cænogenèse, qui le renseigneront sur les modalités d'adaptation et sur l'impact causal des différents contextes génétiques. À la suite de F. Müller, Haeckel discriminera d'ailleurs les phénomènes cænogénétiques suivants : la déviation directe, ou simple altération de la forme récapitulée; l'hétérochronie, qui consiste en l'apparition précoce ou tardive d'un schème morphologique par rapport à l'ordre temporel de la phylogenèse; l'hétérotopie, qui dénote un changement de position d'une partie par rapport à l'emplacement ancestral; la condensation ou abréviation de F. Müller, déjà présente sous forme de loi héréditaire dans la *Morphologie*.

L'apparition de ces types de « falsification » du registre palingénétique est favorisée par certains contextes adaptatifs, telles la lutte pour l'existence inhérente au développement larvaire dans le cas des arthropodes et la formation d'un vitellus nutritif dans le cas des vertébrés. Haeckel analysera particulièrement les impacts cænogénétiques de ce deuxième phénomène. Il évalue d'abord l'hypothèse d'une corrélation entre les différents degrés de variation de la *gastrula* (et des stades antérieurs et ultérieurs) et la dimension de ce vitellus étranger. De manière schématique, quatre catégories seront retenues selon les différents modes de segmentation résultant de cette adaptation : (1) la segmentation primordiale, typique de la *Gastraea* ancestrale; (2) une segmentation « inégale » en partie affectée par la présence d'un vitellus segmenté, par laquelle est produite une *gastrula* en forme de cloche; (3) la segmentation « discoïdale » d'une *gastrula* élargie, où l'intestin primitif est produit à partir d'une substance nutritive non segmentée; (4) une segmentation « superficielle » qui donne une forme de bulle à l'embryon en gastrulation, sous l'influence d'une grande cavité où se situe le vitellus¹⁸⁵. Tandis que les ascidiens comme l'*Amphioxus* auront préservé l'*archigastrula* par un processus de segmentation primordiale en l'absence d'un vitellus, l'adaptation répétée à un vitellus non segmenté aura doté quelques arthropodes et l'ensemble des vertébrés d'une *gastrula* discoïde. Appuyée par l'embryologie comparée, cette schématisation cænogénique constitue donc un modèle d'intégration des anomalies accumulées par le modèle initial, limité

185 *Ibid.*, p. 407.

à la collecte d'homologies et à leur ordonnance au sein d'une séquence morphologique héritée.

L'article de 1875 marque donc une étape importante dans la progression du programme de recherche haeckelien, que l'on peut qualifier de tournant cœnogénique. Car si le but du morphologiste reste la saisie d'un segment palingénétique qui, réuni aux autres segments, offrira un portrait condensé de l'histoire généalogique, cette tâche s'avère irréalisable sans l'entière reconnaissance de l'omniprésence du fait cœnogénétique et sans l'analyse causale de ses modalités d'influence. La prise en compte des falsifications cœnogénétiques s'impose désormais comme partie fondamentale du travail morphologique; précisément, la méthode renouvelée inclut la détermination des homologies palingénétiques primaires (présence des feuillettes et de l'intestin primitif dans le cas de la *gastrula*) et secondaires (particularités morphologiques de l'*archigastrula*), ainsi que l'intégration d'*homologies cœnogéniques*, comme la forme discoïdale de la gastrula des vertébrés. L'interprétation de la nature palingénétique ou cœnogénétique d'un trait s'inscrit donc dans un processus de déduction impliquant la comparaison morphologique de divers *phyla*, la prise en acte des conditions différentielles d'adaptation et des modes de réaction cœnogénétique, ainsi que l'identification de catégories morphogénétiques selon ce modèle d'intégration.

Adressant une critique à peine voilée à Canguilhem *et al.*, Bernard Balan a donc tout à fait raison de préciser :

qu'il est caricatural de soutenir que le vivant est pour Haeckel un être purement récapitulatif, défini par son passé, sans présent, ni futur [...] la loi biogénétique suppose avant tout un « causalnexus » entre Ontogenèse et Phylogenèse, dont dérive un parallélisme morphologique relatif et fragmentaire, largement perturbé par le jeu infiniment multiple et varié des adaptations : loin de faire du vivant un organisme purement récapitulatif, cette loi garantit seulement la valeur palingénétique possible des homologies, sans préjuger entièrement des règles de leur établissement et de leur portée exacte, qui constituent des problèmes pratiques à résoudre chaque fois en fonction de la nature des dispositions locales dans leur ensemble¹⁸⁶.

Contrairement à l'impression donnée par certaines des formulations mêmes de Haeckel, le rôle génétique des adaptations développementales est loin d'être marginal. L'apparition précoce de la corde dorsale des vertébrés en vertu d'une accélération hétérochronique, la formation tardive des organes sexuels et du cœlome, ainsi que la variation hétérotopique du mésoderme

186 Balan, B., *L'ordre et le temps*, pp. 453, 457.

sont des exemples déterminants de cœnogénèse qui ont profondément marqué le développement des êtres supérieurs. À cet égard, il faut une fois de plus insister sur la proximité entre Haeckel et F. Müller; mis à part les cas de dégénérescence parasitaire, les phénomènes cœnogénétiques participent au cycle de complexification et de perfectionnement des organismes, notamment par la modulation sélective des mécanismes de condensation et des adaptations aux contraintes trophiques. La cœnogénèse complique en effet la tâche du morphologiste, mais elle rend possible la poursuite du développement des formes organiques en favorisant la survie au sein d'une lutte pour l'existence embryonnaire ou larvaire. Si la monture de l'échelle ascendante de l'évolution se bâtit principalement par une série d'additions terminales, c'est en vertu d'une sélection naturelle qui écarte du même coup une ascension orthogénétique qui serait prédéterminée dès l'émergence de la génération spontanée originelle. Selon Haeckel, les innovations morphologiques majeures possèdent en effet une valeur universelle, et seront majoritairement retenues par la sélection naturelle. C'est le cas de la *gastrula*, car « si quelqu'un souhaite construire *a priori* une forme animale aussi simple que possible qui posséderait cet organe animal primitif le plus important, l'intestin, et les deux feuillets germinaux, il parviendrait à la même forme que celle qui est représentée par la *gastrula* actuelle »¹⁸⁷. L'individu physiologique possède donc une latitude adaptative considérable, et l'altération secondaire des formes originelles comme celle du *Gastraea* procédera donc selon les nécessités fonctionnelles; mais la conservation de l'innovation structurale qu'elle inaugure reste nécessaire au progrès organique, sans quoi l'adaptation ouvre la voie à la dégénérescence.

2.4 Conclusion

Aux critiques acerbes de l'anatomiste Wilhelm His qui avait pour cible la loi biogénétique de la recapitulation, critiques que nous aborderons plus amplement au chapitre suivant, la réplique de Haeckel peut se résumer en ces termes : « ou bien l'ontogénèse est un extrait abrégé de la phylogénèse ou bien elle ne l'est pas. Entre ces deux options il n'y en a pas

187 Haeckel, E., *La théorie de la Gastraea et la fondation de la classification phylogénétique*, p. 66.

de troisième! Ou bien épigénèse et descendance – ou bien préformation et Création »!¹⁸⁸ Pris à la lettre, il s'agit sans doute d'un faux dilemme, mais cette dichotomie ainsi soumise annonce déjà, quelques années avant l'inauguration du programme de l'*Entwicklungsmechanik*, la redéfinition d'une problématique classique du développement qui déborde manifestement du cadre disciplinaire de l'embryologie comparée. Par son achèvement d'un tournant mécaniste qui s'était mis en branle en réaction aux excès spéculatifs de la *Naturphilosophie*, la théorie darwinienne posséderait les moyens, par son immense potentiel synthétique, d'extirper les derniers vestiges de la pensée téléologique. Parmi ceux-ci, un préformationnisme profond subsisterait-il après la démonstration probante de l'épigénèse formelle et les révélations consolidatrices de la théorie cellulaire? Sans que cette expression soit employée, c'est également un « préformationnisme de l'Idée » qui est nié par le couple *épigénèse et descendance* : car la théorie darwinienne dévoile que l'origine même des formes organisées, et non pas seulement leur transformation individuelle, est le produit d'une épigénèse mécanique et créatrice. Selon Haeckel, une épigénèse à la fois mécanique et créatrice, c'est-à-dire qui engendre par le seul moyen des forces physico-chimiques un réel accroissement (et non pas seulement apparent) de la diversité effective, ne peut être conçue qu'en tant que manifestation des phénomènes d'hérédité et d'adaptation globalement coordonnés par la loi biogénétique de la récapitulation.

La rétention des contributions théoriques de Wolff et de von Baer à l'histoire du développement est indispensable à la compréhension d'une telle épigénèse. Construit à partir d'un report de la fructification végétale, le modèle de Wolff fait transparaître la nature agrégative de la génération par l'intussusception d'une substance nutritive étrangère qui imposera nécessairement une altérité relative au corps en formation. Haeckel fera de ce principe agrégatif une tendance développementale dont la régularité assure la progression organique à tous les niveaux d'organisation, tout en retenant l'idée que l'assimilation matérielle s'inscrit comme activité organique élémentaire dont la reproduction et la différenciation seraient les dérivées. Afin de rendre intelligible le transfert vers les descendants d'un ordre

188 Haeckel, E., *Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter*, p. 6. Texte original : *Entweder ist die Ontogenese ein gedrängter Auszug der Phylogenese oder sie ist dies nicht. Zwischen diesen beiden Annahmen giebt es keine dritte! Entweder Epigenese und Descendenz – oder Präformation und Schöpfung!*

morphogénétique appartenant à des unités physiologiques parentes, Haeckel déduira l'existence d'éléments moléculaires qui à la fois mémorisent cet ordre et dont l'action ondulatoire et collective sur la structure protoplasmique permet de le recréer.

Dans cet effort de reconstruction rationnelle du système haeckelien, c'est ici qu'intervient le modèle de von Baer, qui rendait compte de cet ordre en tant qu'enchaînement épigénétique des types. Cette succession typologique agissait en tant que cadre normatif qui confine l'épigenèse causale à des variations matérielles intra-spécifiques. Lorsque des déviations embryonnaires se manifestent, elles sont éventuellement résorbées par une régulation téléologique qui témoigne de l'incarnation de l'Idée. Selon les réflexions du philosophe Elliott Sober sur les principes de la théorie darwinienne, cette théorie des types s'insérerait dans une tradition essentialiste héritée principalement d'Aristote. Le *modèle de l'état naturel* serait spécifique à la pensée aristotélicienne, selon laquelle une *tendance naturelle* s'oppose plus ou moins à des *forces interférentielles* qui, si elles sont dominantes, marquent l'échec de la forme à maîtriser la matière; ce renversement du rapport de force est représenté par un produit génétique jugé « monstrueux », contraire à l'ordre naturel. De manière analogue à la logique génotypique, le dépassement partiel d'une typologie essentialiste aurait cependant été effectué par von Baer en faisant du type une *norme de réaction* par l'élimination du statut interférentiel des fluctuations contenues à l'intérieur du cadre normatif. Par contre, toute transgression de ces normes spécifiques serait de nature tératologique dans le système baerien. Selon Sober, le seul véritable dépassement de la pensée aristotélicienne est en ce sens accompli par Darwin : « it is perhaps not too great an anachronism to view Darwin as reversing the typological pattern of explanation : Aristotle explained variation as arising from uniformity (by the effects of interfering forces); Darwin explained uniformity as arising from variation (by selection) »¹⁸⁹.

En associant l'hérédité au type baerien et l'adaptation au degré de différenciation, le système haeckelien apparaît en continuité avec le modèle aristotélicien. De plus, en étendant la sphère d'influence de l'architectonique héréditaire jusqu'à la mise en forme des éléments moléculaires, Haeckel consolide à première vue ce modèle dans sa logique d'état naturel.

189 Sober, E. (1985). Darwin on natural selection: A philosophical perspective. Dans D. Kohn (dir.), *The Darwinian Heritage* (p. 867-899). Princeton: Princeton University Press. p. 879.

Comme l'a pertinemment signalé André Pichot :

on est parti d'une génération reproduisant à l'identique la forme spécifique et laissant varier « accidentellement » les caractères individuels. Avec cette hérédité haeckelienne, on est maintenant arrivé à une génération qui transmet tous les caractères de l'individu à sa descendance. Cette hérédité est donc bien plus conservatrice que la génération fixiste ne l'était¹⁹⁰.

Or contrairement au type baérien, l'hérédité haeckelienne n'est pas normative, mais témoigne de la détermination morphologique et mécaniquement médiatisée du comportement ontogénétique par un niveau supérieur d'organisation. Tandis que chez von Baer la cause synthétique commandait l'embryon, chez Haeckel la projection de la séquence de schèmes morphologiques structure l'individu physiologique en fonction du contexte de survie et des conditions matérielles impliquées dans l'activité trophique. En somme, l'absence d'un statut indépendant qui serait accordé à l'ontogenèse marque sans doute à la fois une prédétermination phylogénétique et une prédestination morphologique caractéristique de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne. Toutefois, la réalisation conservatrice de cette destinée dépend toujours d'une disposition contingente et différentielle à la réception physiologique de la séquence; lorsqu'un équilibre est rompu entre les conditions du milieu et l'ordre morphogénétique communiqué, la déviation cœnogénétique du type est éminemment naturelle, au service de l'espèce et de la progression organique. Une réception minimalement viable impliquerait nécessairement la conservation des innovations structurales de la séquence récapitulative, sans quoi l'architectonique prendra une fin dégénérative ou létale. Cette exigence fonctionnelle de la transmission héréditaire des *Baupläne* archétypaux représente donc une position théorique équilibrée rendant compte de la prédétermination minimale pour qu'une série épigénétique des métamorphoses soit réalisable.

Reprenons la formule initiale : en contexte darwinien, la décomposition analytique de la nécessité en son niveau mécanique ouvre la voie métaphysique de la contingence dans la détermination de l'être organique, tant au niveau de la genèse des espèces qu'au niveau de la génération des organismes. Vecteur de cette ouverture heuristique, le système haeckelien agit certainement comme condition de possibilité de la réévaluation entreprise par Roux du potentiel *générateur* du développement. L'*Entwicklungsmechanik* aura pour tâche éventuelle

190 Pichot, A., *Expliquer la vie*, p. 694.

de remplir les cases laissées vides par ce système.

Mais la genèse d'une véritable physiologie du développement impliquait d'abord la transformation de l'*Entwicklungsgeschichte* en une discipline physiologique. Élaboré par Carl Ludwig, le programme réductionniste de physiologie offrait les outils et les orientations méthodologiques nécessaires à sa réalisation. Au chapitre qui suit, nous analyserons comment Wilhelm His prit donc en charge ce projet, et comment sa *physique du développement* entra en rivalité avec le programme haeckelien. À bien des égards, le profond fossé qui séparait ces deux approches épistémiques devra ultimement se résorber face à leur réelle complémentarité méthodologique. Apparaîtront pourtant comme irréconciliables les paradigmes à la base de leurs théorisations respectives du développement : l'épigenèse typologique de Haeckel et la préstructuration mécanique de His.

DEUXIÈME PARTIE

De His à Roux : vers l'établissement d'une physiologie du développement

Questions of phylogeny will be for long of the utmost importance, and of the greatest interest in biology; but the single word « heredity » cannot dispense science from the duty of making every possible inquiry into the mechanism of organic growth and of organic formation. To think that heredity will build organic beings without mechanical means is a piece of unscientific mysticism.

Wilhelm His, *On the Principles of Animal Morphology*, 1888

Chapitre 3

His contre Haeckel : explications historique et mécanique de l'ontogenèse

Les morphologistes évolutionnaires issus de l'école d'Iéna comprenaient l'origine et les transformations des formes organiques comme un phénomène physiologique. Qu'elle s'inscrive au sein d'une métaphysique matérialiste ou idéaliste, l'heuristique mécaniste porte la représentation théorique vers la détermination schématique de niveaux de réduction suivant une décomposition analytique des phénomènes morphologiques. Malgré l'adoption dominante d'une telle heuristique par les sciences biologiques, des divergences méthodologiques considérables apparaissent entre les programmes de recherche dont l'analyse restait indispensable à notre enquête. Chez Gegenbaur par exemple, bien que la subordination de la morphologie à la physiologie suggère un certain réductionnisme, les transformations de structure s'opèrent selon des régularités observées à l'échelle morphologique dont l'étude permet l'appréhension de lois spéciales. De même, la prétention nomologique de la méthode morphologique est justifiée par Haeckel en vertu de l'empirisme de J. S. Mill. Par contre, en réduisant les formes organiques à des processus fonctionnels¹⁹¹, Dohrn sème le doute sur la scientificité d'une recherche phylogénique menée exclusivement par une méthodologie morphologique, dépourvue de toute étude sur la genèse tant synchronique que diachronique des fonctions. À cet égard, la terminologie favorisée peut indiquer le statut épistémologique, voire ontologique, attribué à l'objet morphologique : la préférence de Gegenbaur pour le terme « structure » met l'accent sur la spécificité de l'organisation en tant qu'unité de composition irréductible au fonctionnement isolé des parties, tandis que Dohrn semble prêter à la notion de « forme » le sens d'apparence phénoménale, ce qui suggère que sa réalité objective ne peut être saisie qu'en vertu d'une analyse fonctionnelle.

L'appel de Dohrn à l'interdisciplinarité peut sembler ici louable, mais l'indignation des morphologistes face à cette initiative s'inscrit au sein d'une rivalité tant méthodologique qu'institutionnelle qui parcourut le XIX^e siècle et s'intensifia avec l'ascension fulgurante de la physiologie. Cette rivalité a fait l'objet d'une remarquable étude de Lynn Nyhart (1995), dans laquelle elle retrace à la fois les divergences épistémologiques à l'origine de son établissement,

¹⁹¹ Voir le point 1.3 de cette thèse.

ainsi que le climat politique favorable à la *différenciation institutionnelle*, notamment par la création de nouvelles chaires de zoologie et de physiologie. La méthode morphologique, dont l'objet peut être défini comme la connaissance de la transformation des formes vivantes et des lois régissant leur développement¹⁹², s'inscrivait déjà dans une tradition bien établie, nonobstant la diversité de ses orientations; mentionnons au passage le formalisme de Goethe et de Geoffroy St-Hilaire, le fonctionnalisme de Cuvier et le « téléomécanisme »¹⁹³ de Johannes Müller et de Karl von Baer. Or, les succès prometteurs de la physique – la doctrine de la conservation de l'énergie s'y trouve au premier rang – de la chimie et de la théorie cellulaire soutinrent l'émergence d'un programme réductionniste nourri de l'espoir que la physiologie puisse rejoindre la physique et la chimie au rang des sciences exactes. En 1847, une rencontre entre Carl Ludwig (1816-1895) et trois anciens étudiants de Johannes Müller, soit Emil Du Bois-Reymond (1818-1896), Ernst Brücke (1819-1892) et Hermann von Helmholtz (1821-1894), s'avéra déterminante : un plan méthodologique en vue de créer une véritable révolution physiologique en zoologie est établi, et des ambitions réductionnistes sont rapidement exprimées dans l'introduction des *Untersuchungen über thierische Elektrizität (Recherches sur l'électricité animale 1848)*, ouvrage programmatique de Du Bois-Reymond¹⁹⁴. L'un des principaux aspects du programme sera l'évacuation définitive de tout relent de téléologie du cadre explicatif, qu'il se trouve justifié par un empirisme inductif ou encore en tant qu'intermédiaire heuristique à la conquête des faits analytiques. Sous tous ses déguisements philosophiques et conceptuels (forces et principes vitaux, lois de développement, entités hypothétiques, etc.), la téléologie ne représente pas moins un frein aux ambitions scientifiques de la biologie, comme les égarements de la *Naturphilosophie* en témoignent; à l'instar des sciences exactes, la physiologie doit désormais faire place à une analyse fonctionnelle qui s'appuie sur la production de données quantitatives à l'aide d'instruments de mesure novateurs et de calculs mathématiques concluants.

Parmi ces chefs de file de la physiologie réductionniste, Carl Ludwig est considéré par

192 Nyhart, L. (1995). *Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*. Chicago and London: The University of Chicago Press., pp. 88, 89.

193 Pour un compte rendu du téléo-mécanisme, voir le chapitre 7, pages 350, 351. cf : Lenoir, T. (1982). *The Strategy of Life: Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology*. Dordrecht: D. Reidel.

194 Coleman, W. (1977). *Biology in the Nineteenth Century. Problems of Form, Function, and Transformation*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 122, 151.

certaines comme le fondateur de la physiologie moderne¹⁹⁵. Dès 1846, Ludwig inaugure une nouvelle ère dans les études physiologiques par l'invention du kymographe, premier instrument servant à enregistrer les variations de la pression sanguine, corrigeant ainsi les irrégularités du manomètre conventionnel sous les impulsions des mouvements respiratoires. Le kymographe servit de prototype à la conception d'une série d'instruments qui allaient permettre l'avènement de *la méthode graphique* dans les sciences expérimentales. Rapidement, l'arrivée de nombreux instruments de mesure stimula l'adaptation de la méthode des sciences physiques aux objets physiologiques, ce qui eut pour effet de (1) réduire l'altération subjective de l'observation par la transformation de phénomènes qualitatifs en données quantitatives et comparatives et (2) de soumettre à l'analyse plusieurs processus qui étaient auparavant restés invisibles ou partiellement observables. Ce tournant instrumental transforma les laboratoires en hauts lieux d'enseignement et de recherche, munis de vastes appareils dont l'utilisation méthodique, de même que l'innovation technique, devait être forcément intégrée à l'expertise physiologique. La production et la mise en relation de phénomènes graphiques sera donc à l'origine de nombreuses découvertes, dont une énumération serait ici digressive; mentionnons seulement que, sous la direction de Ludwig (1865-1895), l'Institut de physiologie de Leipzig accueillit plus de deux cents collaborateurs nationaux et internationaux qui contribuèrent à un succès scientifique sans précédent : aucun autre laboratoire de physiologie n'a jamais été le siège d'autant de découvertes fondamentales et sanctionnées que le *Neue Physiologische Anstalt* dirigé par Ludwig¹⁹⁶.

Annexée à des principes réductionnistes, la méthode graphique renouvelle le modèle empiriste par une extension de l'expérience par-delà l'analyse du phénomène d'origine. La représentation graphique ou numérique devient ainsi l'objet premier de l'analyse comparative, à partir de laquelle s'opèrent de nombreuses inférences, déductions et formulations d'hypothèses. Sous l'influence de Claude Bernard, le physiologiste et grand inventeur d'instruments graphiques Étienne-Jules Marey (1830-1904), soutenait que si le mouvement est

195 « In truth, Ludwig was the unquestionable founder of the precise, quantitative, physico-chemical direction in physiology, whose results were destined to place medicine on an entirely new basis ». Rothschuh, K. E. (1973). *History of Physiology*. New York: Robert E. Krieger Publishing Company, p. 205 ; Borell, M. (1987). Instrumentation and the rise of modern physiology. *Science & Technology Studies*, 5(2), 53-62.

196 Rothschuh, K. E., *History of Physiology*, pp. 207-209.

l'acte vital le plus important, « en ce que toutes les fonctions empruntent son concours pour s'accomplir », alors seule la méthode graphique permet de saisir véritablement ce mouvement « dans un sens plus large », de suivre les « changements d'état » sur la trajectoire des processus dynamiques¹⁹⁷. Cette conception apparaît d'ailleurs compatible avec les prémisses physicalistes du programme physiologique. Dans son *Lehrbuch der Physiologie des Menschen* (*Traité de physiologie humaine* 1858), Ludwig affirme que « la physiologie scientifique a pour tâche de déterminer le fonctionnement du corps animal et de dériver nécessairement ces fonctions de ses propres *conditions élémentaires* »¹⁹⁸, celles-ci n'étant elles-mêmes que la conséquence des phénomènes moléculaires d'attraction et de répulsion qui les composent. Au cours de ces mouvements atomiques complexes impliquant de l'éther luminifère et de l'électricité, les composants chimiques font l'objet de diverses recombinaisons fonctionnelles selon le degré d'affinité des atomes dissemblables; chaque type de configuration physico-chimique est à la base de composants matériels variables en densité, en stabilité, en résistance et en élasticité. S'il est initialement souhaitable de distinguer de manière schématique les conséquences chimiques des conséquences dynamiques des mouvements moléculaires, ces processus physiques sont en principe réductibles à de tels rapports élémentaires, et la physiologie doit même aspirer à l'atteinte future d'une telle réduction. Certes, l'idéal réductionniste en physiologie n'était pas sans précédent, mais les récentes démonstrations de l'interconvertibilité des processus électriques, magnétiques, chimiques et mécaniques laissent désormais inférer l'existence d'un dénominateur commun saisissable empiriquement sous la forme de données numériques : l'énergie. En tant qu'équivalent organique de la combustion, l'oxydation était ainsi comprise par le médecin et physicien Julius Robert von Mayer (1814-1878) comme la source principale de production d'énergie de l'organisme destinée à être convertie en travail mécanique¹⁹⁹. Reconnaisant un possible effet mécanique « indirect » suivant la libération physiologique de la chaleur, Ludwig rappelle dans *l'Introduction* de son

197 Marey, É.-J. (1868). *Du mouvement dans les fonctions de la vie*. Paris: Germer Baillière, p. vi.

198 Texte original : *Die wissenschaftliche Physiologie hat die Aufgabe die Leistungen des Thierleibes festzustellen und sie aus den elementaren Bedingungen desselben mit Nothwendigkeit herzuleiten*. Ludwig, C. (1858). *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*. Leipzig & Heidelberg: C. F. Winter'sche Verlagshandlung, p. 2. Pour la traduction anglaise: Ludwig, C. (1966). The 'Introduction' to Carl Ludwig's *Textbook of Human Physiology* (1858) (Traduit par M. H. Frank, & J. J. Weiss) *Medical History*, 10, 76-86.

199 Coleman, W., *Biology in the Nineteenth Century*, pp. 122, 123.

ouvrage programmatique que « le corps animal est principalement composé de substances produisant de la chaleur, et les transformations dont celles-ci sont l'objet (surtout des oxydations) dégagent de la chaleur »²⁰⁰. En adaptant le modèle expérimental de Joule à la « locomotive organique », la compréhension des interactions fonctionnelles entre différents types de processus physiques par la détermination des transferts énergétiques apparaissait désormais à la portée d'une méthodologie informée des modèles de la thermodynamique classique et de la chimie.

C'est à la lumière de l'avènement d'une science physiologique réductionniste qu'il faut donc situer le rejet radical de Ludwig de la méthode morphologique. D'un point de vue physiologique, la forme particulière d'une partie anatomique ou histologique ne fait qu'orienter dans l'espace et dans le temps une activité physico-chimique déterminante dans un contexte fonctionnel précis. Derrière la forme se cache une diversité quasi infinie d'agencements physico-chimiques en équilibre qui soutiennent d'innombrables conversions énergétiques structurellement dirigées. À cet égard, l'observation anatomique ne capte que l'effet global de canalisation des processus provenant des niveaux inférieurs d'organisation, sans accéder réellement aux causes fondamentales de l'activité organique²⁰¹.

La critique de Ludwig envers l'étude de Rudolph Wagner sur la transmission du réflexe dans la moelle épinière reflète cette perspective. Après avoir observé la structure du réseau nerveux, Wagner inféra que la position des cellules ganglionnaires à des points stratégiques d'embranchement leur confère une fonction comme points de jonctions dont dépend l'acheminement des impulsions réflexes²⁰² vers les muscles. Le morphologiste reconnut volontiers qu'il était nécessaire de connaître les facteurs physico-chimiques afin de parvenir à la raison suffisante de la transmission de l'impulsion nerveuse, mais sans pour autant renoncer à la conviction qu'une explication physiologique qui ne tiendrait pas compte du mode d'intégration des réseaux anatomiques demeurerait incomplète. En référence aux travaux de Du Bois-Reymond et de Conrad Eckhard, Ludwig répondit qu'il avait été démontré que les

200 Texte original : *Der thierische Körper setzt sich nun vorzugsweise aus wärmetragenden Stoffen zusammen, und die Umsetzungen, welche diese Stoffe erleiden (meist Oxydationen), sind wärmeentwickelnde.* Ludwig, C., *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, p. 7.

201 *Ibid.*, p. 11.

202 Nyhart, L., *Biology Takes Form*, p. 70.

impulsions réflexes se manifestent de manière totalement indépendante des particularités anatomiques ou chimiques de la structure nerveuse : ils correspondent simplement à une décharge électrique qui peut être acheminée par diverses structures matérielles, en la présence ou en l'absence de cellules ganglionnaires. Devant l'incapacité de la méthode morphologique à résoudre de manière probante des problèmes de nature physiologique, l'anatomie scientifique doit tout d'abord se résoudre à la subordination disciplinaire, pour ensuite réformer sa méthodologie sur la base de modèles mathématiques qui substitueront à la vague observation de caractéristiques générales des données géométriques rigoureuses et des calculs comparatifs.

Forte des progrès des sciences exactes, de l'intégration de ses modèles et de ses innovations techniques, la physiologie réductionniste souffrait néanmoins des restrictions de son propre champ d'étude. De l'aveu même de Ludwig, elle devait renoncer à l'ambition d'analyser le développement, faute de posséder la base empirique nécessaire à l'explication causale de celui-ci. Selon le physiologiste et anatomiste Karl Reichert (1811-83), comme la majeure partie des phénomènes vitaux (la fécondation, la régénération, etc.) résistaient à une étude physiologique, l'étude du comportement morphologique à divers niveaux d'organisation demeurait la seule forme d'intelligibilité de leurs rapports systémiques. Mais le programme de recherche réductionniste était également contraint, et de manière moins circonstancielle, par l'unilatéralité assumée de son approche analytique. S'agissant d'effets organisationnels, même une base empirique complète ne constituerait pas une condition suffisante pour une réduction physico-chimique des phénomènes développementaux pris isolément; une physiologie du développement ne pourrait, selon Reichert, se priver d'une démarche synthétique qui prendrait en considération la coordination systémique des parties dans l'étude des processus de différenciation²⁰³. Ces obstacles préservaient la morphologie d'un simple renversement méthodologique, et comme en témoignaient les succès d'une *Entwicklungsgeschichte* poursuivie par Robert Remak, ainsi que les victoires de la théorie cellulaire, cette approche jouait toujours un rôle épistémique et institutionnel indispensable tout en étant garante d'une tradition établie.

De plus, la méthode morphologique a jouit d'un certain regain de crédibilité

203 *Ibid.*, p. 72.

scientifique lors de la diffusion de la théorie darwinienne, et ce particulièrement dans son entreprise taxonomique. Suite à la restructuration de la classification des invertébrés par Rudolf Leuckart (1822-1898) en 1848 (il remplaça notamment la classe des radiés par celles des cœlentérés et des échinodermes), Ludwig rappela la stérilité des spéculations taxonomiques sans une connaissance préalable des fonctions élémentaires rendant possible l'activité des animaux concernés²⁰⁴. Or, rappelons que Darwin conforta la méthode morphologique, et particulièrement l'embryologie baérienne, dans ses prétentions taxonomiques : (1) par le dévoilement de l'origine généalogique des types identifiés et de leur mise en relation; (2) par l'idée que les homologues établies relèvent en fait d'une communauté de conformation morphologique qui permet d'en déduire une communauté ancestrale²⁰⁵. Loin de vouloir réformer la morphologie, Darwin consolide ses principes fondamentaux en la dotant d'un cadre explicatif mécaniste. Sous le regard de la morphologie évolutionnaire, la forme est bien plus qu'un simple conducteur transportant les processus déterminants du fonctionnement organique : elle représente non seulement la trace d'une connexion matérielle dissimulée qui relie les individus d'une même lignée et les espèces qu'ils composent, mais sa simple présence lui confère le statut de trait sélectionné justement en vertu de sa valeur fonctionnelle. Dans un contexte particulier de lutte pour l'existence, la présence d'un trait morphologique devient tout aussi nécessaire à la survie (à l'exception de certains atavismes) qu'un processus métabolique, comme le prouve la persistance historique du trait à l'âge adulte. Dans un contexte darwinien, l'impact de la critique de Ludwig est atténué, mais comme la controverse entre Dohrn et les maîtres d'Iéna en témoigne, sa pertinence fondamentale demeure : sans la moindre analyse fonctionnelle, un appel systématique à des principes darwiniens joints à la recension de ressemblances entre les formes constitue-t-il vraiment une explication probante?

Toute aussi fulgurante que l'ascension de la physiologie réductionniste dans les années 1840 et 1850, celle de la morphologie évolutionnaire dans les années 1860 et 1870 donna lieu à une situation épistémologique qui reflète les difficultés internes d'une méthodologie morphologique qui se veut autonome : le développement est à la fois considéré par les

204 *Ibid.*, p. 97.

205 Voir le chapitre 2, page 65.

morphologistes comme un processus physiologique et est néanmoins écarté de toute étude physiologique depuis l'élaboration même du programme de recherche réductionniste. Résultat : l'absence d'une authentique physiologie du développement est compensée par diverses représentations théoriques régies par l'articulation de deux concepts haeckeliens, soit l'hérédité et l'adaptation. Renvoyant à des inconnues explicatives du domaine de la physiologie, la validité de ces concepts repose toutefois sur des observations morphologiques : conformité des traits entre organismes parents dans le cas de l'hérédité, altération de la forme suivie de son apparition chez les descendants dans le cas de l'adaptation. De ces observations sont induites certaines régularités formulées sous la forme de « lois » qui, intégrées à un réseau de lois et d'analogies déjà en place, constituent une *théorie morphologique de la physiologie du développement* qui reste somme toute rudimentaire face à la portée explicative des connaissances acquises par la physiologie expérimentale.

Pourtant, la domination de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne sur les études embryologiques ne fut réellement menacée qu'avec la naissance de l'*Entwicklungsmechanik* en 1885. Certes, la récapitulation haeckelienne fit l'objet de révisions empiriques sous le poids de certaines anomalies révélées, telles que la reconnaissance d'un parcours récapitulatif distinct pour certains organes, l'intégration des adaptations cœnogénétiques larvaires et embryonnaires, ainsi que l'interprétation des traits néoténiques (conservation de traits embryonnaires ou juvéniles à l'âge adulte) comme étant dégénéralifs; mais ces ajustements provenaient généralement de l'intérieur même du cadre méthodologique haeckelien. Tant le succès institutionnel des recherches phylogéniques que la réduction du développement à une représentation généalogique étaient sans doute une source d'irritation pour les physiologistes de Berlin, et la publication par Wilhelm His (1831-1904) de *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung (La Forme de notre corps et le problème physiologique de son origine 1874)*²⁰⁶, dans la foulée d'une réception houleuse de la théorie de la Gastrea²⁰⁷, marqua le tournant physiologique souhaité de l'*Entwicklungsgeschichte* en offrant une véritable alternative à l'explication phylogénétique.

206 His, W. (1874). *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung*. Leipzig: F. C. W. Vogel.

207 Voir le chapitre 2, page 93.

3.1 L'embryogenèse en trois dimensions : déduction mécanique et expérimentation

Le parcours académique de Wilhelm His se distingue par des contacts influents avec plusieurs piliers majeurs de la recherche tant du côté d'une science morphologique fonctionnaliste que de la physiologie expérimentale. Après avoir entamé ses études médicales en Suisse en 1849, Wilhelm His profite d'un transfert à l'Université de Berlin pour étudier auprès de Johannes Müller et de l'embryologiste Robert Remak. Dans le cadre de sa formation clinique à Wurtzbourg, il assiste aux cours de Virchow et d'Albert von Kölliker. Au cours de ses voyages, il fait la rencontre du physiologiste Ernst von Brücke à Vienne et assiste aux leçons de Claude Bernard à Paris. Déjà fortement marqué par ses lectures de Carl Ludwig, il deviendra son collègue de proximité en succédant à Ernst Heinrich Weber à la tête de la Chaire d'anatomie de l'Université de Leipzig en 1872.²⁰⁸ Ainsi, l'acquisition de compétences diverses au cours de sa formation, particulièrement celles relevant des études physiologiques et embryologiques, le disposa à des études embryologiques à partir d'éléments méthodologiques de provenance physiologique.

Ouvrage programmatique, *La Forme de notre corps et le problème physiologique de son origine* (1874)²⁰⁹ regroupe notamment un condensé de monographie sur l'embryologie du poulet (1868)²¹⁰, une critique de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne, ainsi que des études connexes sur l'embryologie du saumon et l'embryologie humaine. Dédiant symboliquement l'ouvrage à Carl Ludwig, His compte émanciper l'*Entwicklungsgeschichte* de son assujettissement à la théorie darwinienne afin qu'elle devienne une science explicative et autonome. « L'histoire du développement », affirme His, « chemine vers une *science physiologique*; elle doit non seulement décrire l'organisation de chaque forme singulière de l'œuf selon les différentes phases, mais doit déduire que chaque stade du développement dans l'ensemble de ses particularités apparaît comme la *conséquence nécessaire de processus*

208 Querner, H. (1981). His, Wilhelm *Dictionary of Scientific Biography* (Vol. 6). New York: Scribner, p. 434.

209 His, W. (1874). *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung*. Leipzig: F. C. W. Vogel.

210 His, W. (1868). *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei*. Leipzig.

immédiats »²¹¹. Reprenant les concepts de Ludwig, His amène désormais l'objet développemental sur le terrain de l'analyse physiologique. En vertu de l'heuristique mécaniste, tout phénomène vital, si complexe soit-il, est absolument déterminé par les conditions matérielles de son existence.

Comme l'avait exprimé Claude Bernard, « jamais un expérimentateur ne pourra admettre qu'il y ait une variation dans l'expression de ce phénomène sans qu'en même temps il ne soit survenu des conditions nouvelles dans sa manifestation »²¹². Si les corps vivants sont pourvus d'une « spontanéité », c'est-à-dire d'une relative indépendance à l'égard du milieu cosmique, rendant apparemment leur comportement imprévisible et inexplicable selon les modèles conventionnels de la physique et de la chimie, c'est en raison d'une « harmonie réciproque » et circonstancielle, liée à l'organisation fonctionnelle de ces conditions.²¹³ Malgré son infinie complexité, l'architectonique développementale n'est donc pas soustraite aux influences physico-chimiques générales et repose, tout comme l'activité fonctionnelle d'un organisme adulte, sur la constance nécessaire de ses causes déterminantes. À cet égard, seule la méthode expérimentale possède les outils analytiques pour espérer décomposer la complexité développementale en des relations de plus en plus simples, et ainsi ramener peu à peu ces phénomènes à leurs conditions élémentaires.

Carl Ludwig suggère deux stratégies méthodologiques distinctes en vue d'opérer une analyse fonctionnelle féconde. La première, que l'on pourrait qualifier de *reproduction artificielle*, consiste en la combinaison de modèles théoriques et de techniques en vue de reproduire le plus fidèlement possible, à partir de conditions matérielles sélectionnées et contrôlées, le phénomène physiologique sous analyse. En vertu du principe déterministe, une réplique exacte des effets produits par l'activité organique démontrerait de manière probante la saisie de l'ensemble des conditions matérielles et fonctionnelles *suffisantes* pour la production du phénomène. À cet égard, Ludwig souligne que « cette méthode directe est celle qui mène

211 Souligné par l'auteur. Texte original : *Die Entwicklungsgeschichte ist ihrem Wesen nach eine physiologische Wissenschaft, sie hat den Aufbau jeder einzelnen Form aus dem Ei nach den Verschiedenen Phasen nicht allein zu beschreiben, sondern derart abzuleiten, dass jede Entwicklungsstufe mit allen ihren Besonderheiten als nothwendige Folge der unmittelbar vorangegangenen erscheint.* His, W., *Unsere Körperform*, p. 2.

212 Bernard, C. (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*. Paris: J. B. Baillière et Fils. p. 94.

213 *Ibid.*, pp. 101, 102.

aux plus grands éclaircissements, bien qu'elle soit rarement utilisée »²¹⁴, et il cite en exemple la reproduction concluante des processus digestifs, la circulation sanguine modélisée par des tubes élastiques, ainsi que la stimulation électrique de l'activité musculaire. La deuxième stratégie est généralement associée à la méthode expérimentale et se trouve particulièrement promue par Claude Bernard : l'isolement de certaines conditions ou variables par une intervention directe dans la production du phénomène vital. Qu'elle prenne la forme d'une vivisection, d'une altération chimique ou encore d'une modification des conditions ambiantes (température, pression atmosphérique, etc.), la mise en application positive de cette « observation provoquée »²¹⁵ doit être, selon Ludwig, clairement orientée selon un cadre préalable. Ainsi, les conditions connues ou présupposées doivent être catégorisées selon le degré de régularité ou de variabilité de leur effet : une intervention sur un *residuum* inconstant mènerait, par exemple, à une observation peu concluante. Fort prometteuse, cette stratégie est néanmoins mise au défi par l'étroite intrication des conditions constituantes de l'harmonie réciproque des processus. À cet égard, Ludwig constate que l'observation d'un *residuum* privé d'une de ses conditions normales offre de précieux renseignements sur la zone globale d'influence de cette variable à l'égard du tout fonctionnel, sans pourtant dévoiler les mécanismes à l'origine de cet effet.

Le physiologiste suisse Adolf Fick tenta, sans succès, de persuader His d'adopter la seconde stratégie, question de prouver expérimentalement ses théories développementales. Les réticences de His à cet égard relevaient vraisemblablement tant des inconvénients qui lui étaient associés que de sa confiance visionnaire à l'égard du potentiel démonstratif d'une reproduction mécanique du développement embryonnaire. En fait, l'*Entwicklungsgeschichte* physiologique de His s'inscrit en continuité du programme de recherche réductionniste selon trois points méthodologiques importants, soit la collaboration entre une anatomie de type « mécaniste » et la physiologie, l'importance de la création dirigée d'instruments de mesure et la reconnaissance de la validité et du potentiel épistémique de la reproduction artificielle.

214 Texte original : *Diese direkte Methode ist diejenige, welche sogleich zu den grössten Aufschlüssen führt; aber si ist nur selten anwendbar.* Ludwig, C., *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, p. 14.

215 Bernard, C., *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, p. 35.

a) *Précisions embryographiques : microtome, méthode projective et modèles de cire*

Tout d'abord, His précise la description morphologique de l'embryon et organise ses données embryographiques en fonction d'une représentation tridimensionnelle du développement grâce à l'invention du microtome. Jumelé aux techniques de fixation qui progressèrent de manière significative à la fin des années 1860, le microtome pouvait réaliser des coupes précises de moins de 0.01 millimètre, rendant désormais possible, par exemple, l'observation du cœur d'un embryon humain de cinq semaines et moins. En comparaison avec la coupe manuelle, le microtome facilitait également la production sérielle de sections; pendant les quatre premières années d'utilisation du nouvel instrument, His effectua plus de cinq mille sections d'embryon, tandis qu'il arrivait à peine à produire quelques sections par jour et d'une qualité moindre avec le couteau conventionnel²¹⁶. Parmi les innovations techniques de His, l'embryographe, un appareil prismatique permettant de reproduire exactement les sections microscopiques, de même que l'utilisation inédite de la photographie, se joignirent au microtome dans cette entreprise d'acuité morphographique des éléments histologiques. C'est d'ailleurs à partir de cette nouvelle précision anatomique que His révisa notamment la théorie embryologique des feuillettes de Robert Remak. En résumé, His rejeta la tripartition des feuillettes et fit un certain retour à une bipartition animale et végétale, mais en spécifiant pour chaque division un feuillette fondamental, un plateau musculaire et un feuillette « parablastique » : le mésoderme fut alors interprété comme une étape transitoire impliquant une association entre le cordon axial et les plaques musculaires, mais dont la partie circulatoire serait également d'origine *parablastique*²¹⁷. Nous exposerons bientôt la théorie parablastique plus en détail. Pour l'heure, insistons sur l'un des apports épistémologiques les plus significatifs du microtome : *la représentation tridimensionnelle du développement embryonnaire*. La coupe et le montage des séries de sections se faisant désormais dans l'immobilité, la position naturelle de chaque section était donc conservée²¹⁸, ce qui rendait

216 Nyhart, L., *Biology Takes Form*, p. 201.

217 His, W., *Unserer Körperform*, pp.37-39, 217.

218 Pour une description contemporaine des techniques de fixation jointes à l'usage du microtome, Lee, A. B. (1885). *The Microtome's Vade-mecum. A Handbook of the Methods of Microscopic Anatomy*. Philadelphia: P. Blakiston, Son & Co. pp. 203-212.

possible la reconstitution spatio-temporelle du développement. Afin de parvenir à une telle reconstitution, His joignit au travail du microtome une méthode de graphisme dite « projective » : comme un embryon ne peut être sectionné qu'une seule fois, il s'agissait de produire, à partir de sections longitudinales et frontales, les sections transversales équivalentes par une extension géométrique des lignes de profil. Il était même possible de produire un dessin en trois dimensions par la jonction de points et l'ajout final de hachures²¹⁹.

L'insertion dans l'outillage méthodologique d'une autre technique de modélisation matérielle qui « donne corps » à une reconstitution de plus en plus fidèle de l'anatomie de l'embryon, allait assurer un appui cognitif à la recherche des principes mécaniques qui régissent son développement. Nick Hopwood a analysé le rôle épistémologique de la conversion matérielle de ces représentations graphiques par la création de *modèles de cire*. His acquit des habiletés nécessaires à la réalisation autonome de tels modèles par une étroite collaboration avec le modéliste de renommée internationale Adolf Ziegler. Comme le mentionne Hopwood, l'avantage dans la construction du modèle de cire ne réside pas tant dans la poursuite des effets mécaniques de la croissance du corps embryonnaire, que dans la précision visuelle et tactile exceptionnelle que fournit la cire dans l'exercice mimétique. Si ces modèles possèdent une valeur évidente en tant que matériel pédagogique, le processus synthétique de recorporisation des sections informe également le créateur d'une compréhension de l'embryon en tant que tout corporel. Du témoignage même de His : « when working plastically it is indeed nearly impossible to close one's eyes to the basic processes of the development of form. I too long ago was forced to mechanical views not through abstract considerations but through the empirical results of my first attempts at modelling »²²⁰. La modélisation à l'aide de cire reste cependant distincte des « expériences simples » de reproduction mécanique réalisées à l'aide de matériaux comme le cuir, le bois, le verre et les différentes variétés de caoutchouc; l'extrême malléabilité de la cire permet de reproduire l'exacte morphologie externe et interne de l'embryon sans qu'il y ait la moindre soumission aux modalités architecturales d'une véritable embryogenèse : il s'agit plutôt d'une visualisation

219 Hopwood, N. (1999). "Giving body" to embryos: modeling, mechanism, and the microtome in late nineteenth-century anatomy. *Isis*, 90(3), pp. 479, 480.

220 His cité par Hopwood, *Ibid.*, p. 492.

incorporée de la forme finale sur laquelle s'appuiera l'architecte dans la déduction du plan d'édification.

Bien que l'invention du microtome, l'élaboration de la méthode projective et la création de modèles de cire représentent, à première vue, un progrès exclusivement sur le plan morphologique, la reconstitution tridimensionnelle s'inscrit comme une condition nécessaire à la réalisation d'une reproduction mécanique telle que prescrite par Ludwig. Comme l'explique His, cette combinaison rationnelle de sectionnements, de projections graphiques et de reconstructions plastiques participe en effet à la compréhension de l'embryon comme *corps plastique*, là où l'observation analytique de sections en deux dimensions a échoué²²¹. En plus de ce cheminement cognitif, de ces étapes, est produit un matériel anatomique indispensable à l'étude physiologique qui suivra. Par l'utilisation de la reconstruction structurelle comme base empirique de l'analyse fonctionnelle, His fera écho à la conception de Ludwig à l'égard de la coordination méthodologique des disciplines relevant, d'une part, d'une analyse anatomique abstraite de toute considération fonctionnelle et, d'autre part, d'une analyse physiologique axée sur la compréhension de l'interaction fonctionnelle des structures matérielles identifiées. En effet, Ludwig confie à une anatomie de type « mécaniste » la tâche de réaliser ce plan topographique préalable à toute étude physiologique²²². De manière remarquable, l'invention du microtome permet donc à His d'innover sur les deux plans et démontre l'intime association épistémologique des deux types d'analyse. Si une simple amélioration quantitative des techniques d'observation histologique est souvent une occasion de réviser les détails anatomiques des transformations embryonnaires, la méthode projective transforme l'histoire du développement en une cinématique tridimensionnelle qui, par l'application de modèles géométrico-mécaniques, déduira les relations physiques déterminantes des parties de l'embryon en formation. La masse, le volume, la densité et l'élasticité des corps concernés se présenteront désormais comme des données hautement significatives pour la compréhension des conditions physiques de la morphogénèse. Dans une perspective réductionniste, cette reconstitution spatio-temporelle fait donc passer l'*Entwicklungsgeschichte* d'une étude descriptive au statut de science explicative.

221 His, W., *On the Principles of Animal Morphology*, pp. 291, 292.

222 Ludwig, C., *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, p. 13.

b) *La reproduction artificielle en tant qu'exercice de synthèse*

La conception synthétique de la reproduction artificielle telle que présentée par le physiologiste Étienne-Jules Marey est également révélatrice de la signification épistémologique de la méthode employée par His. Contrairement à Ludwig, Marey soutient que la reproduction mécanique est bel et bien un *exercice de synthèse*, bien qu'elle s'appuie sur une conjonction de faits préalablement établis par une analyse complète. Si l'analyse révèle premièrement les conditions du phénomène, le rôle de la *synthèse expérimentale* est de « contrôler les résultats de l'analyse en reproduisant un phénomène par le rassemblement de ses conditions d'existence »²²³. Largement utilisée par les physiiciens, la dite « synthèse » conclut la démarche expérimentale par une démonstration probante de la réunion effective des conditions suffisantes; du moins, la mise en marche de « l'instrument de démonstration » s'avère convaincante et laisse, aux dires de Marey, une vive impression de clarté et d'évidence. D'ailleurs, l'une des créations les plus évocatrices de Marey consiste en une version améliorée du modèle de Weber, un appareil qui simule de manière schématique, c'est-à-dire qu'il ne reproduit que partiellement le phénomène original, le fonctionnement du système cardio-vasculaire. La spécificité du schéma de Marey est d'y intégrer un mécanisme qui reproduit un effet négligé par Weber, soit le repoussement de la cage thoracique par la systole des

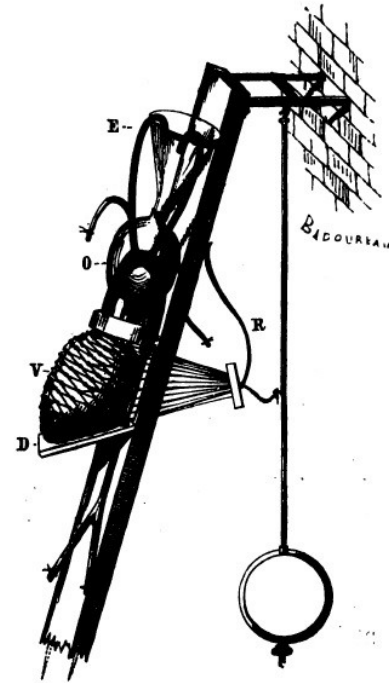


Figure 4 : Schéma du choc du coeur. (Marey, 1868)

ventricules. Déjà complexe, le schéma principal était, entre autres, composé d'un réseau de poches et de tuyaux en caoutchouc, de tubes de verre et de soupapes, et ces composants reproduisaient respectivement le travail de l'oreillette, du ventricule, de l'aorte et des valvules.

223 Marey, E., *Du mouvement dans les fonctions de la vie*, p. 41.

La simulation du pompage à l'aide d'un ballon de verre fournissait déjà la preuve que les sons associés aux battements du cœur étaient produits par les clôtures alternatives des valvules. En remplaçant la pompe de verre par un mécanisme ingénieux, Marey perfectionne l'imitation du mouvement du cœur par l'intégration d'un nouveau paramètre. Voici la description du *schéma du choc du cœur* (figure 4) du physiologiste français :

*[...] le ventricule V est placé dans un filet de soie dont les mailles sont assez serrées. À ces mailles sont fixés des cordonnets qui contournent l'ampoule ventriculaire et se réunissent en faisceau derrière la planche qui supporte l'appareil [...] Derrière la planche oscille un pendule très-lourd qu'une corde lâche relie au faisceau des cordonnets; à chaque oscillation, le pendule tendra la corde, et exerçant une traction sur les mailles du filet, comprimera ainsi le ventricule V. Ce sera l'analogie d'une systole ventriculaire [...]*²²⁴

Par la suite, il suffira de poser sa main ou la surface d'un objet léger sur le ventricule pour constater que la secousse est en fait provoquée lors de la systole (contraction) des organes cardiaques, et non pas sous l'effet d'un quelconque gonflement attribuable à la diastole (décontraction). Le choc de la systole ayant d'abord été observé lors d'une vivisection, ce dernier schéma est surtout l'occasion d'exposer à l'observateur la pleine maîtrise de l'agencement complexe des rouages de la machine cardiaque. Mais même dans de tels cas, la fonction de la synthèse va au-delà de la simple confirmation des résultats analytiques; à cet effet, Marey évoque le développement et la précision d'un ensemble d'idées, de problèmes et d'hypothèses, engagés dans un rapport dialectique avec la construction schématique²²⁵. À l'instar de plusieurs reproductions artificielles impliquant des processus chimiques et électriques, certaines reproductions mécaniques ciblées peuvent même mener directement à la validation d'hypothèses, comme celle de la réduction de la résistance hydraulique en vertu de l'élasticité des vaisseaux sanguins. Brièvement, c'est à l'aide d'un vase de Mariotte et d'un robinet connecté en embranchement à un tube de caoutchouc et à un tube de verre que Marey démontra qu'un conduit élastique utilise de manière optimale la force intermittente développée par le cœur²²⁶. Ce type d'expérience plus modeste en moyens techniques joue pourtant un rôle épistémologique déterminant : faute de pouvoir modifier directement le processus

224 *Ibid.*, pp. 55, 56.

225 *Ibid.*, pp. 63-65.

226 *Ibid.*, pp. 57-61.

physiologique à notre guise (il serait bien incommode de remplacer les vaisseaux par des tubes de verre pour y constater les effets cardiaques sur un animal vivant), l'observation mesurée d'une altération orientée des conditions d'existence proprement rassemblées se présente comme l'équivalent artificiel de l'« observation provoquée » directement sur le phénomène physiologique. L'ensemble des conditions étant connues et contrôlées, l'effet observé peut même s'avérer davantage concluant, car on évite les influences invasives de conditions inconnues. Ainsi, une construction synthétique suffisante devient le champ d'un nouveau travail analytique à l'origine de nouvelles découvertes, où l'on recompose pour mieux décomposer.

En plus de jouer un rôle général d'organisation rationnelle de la représentation théorique, la reproduction artificielle possède donc deux fonctions épistémologiques distinctes selon le contexte méthodologique. On y fait d'abord appel à des fins de persuasion et de corroboration; elle sert ainsi de démonstration synthétique des connaissances analytiques déjà acquises et de la maîtrise technique des conditions d'existence du phénomène. Elle peut également être sollicitée dans le but de tester empiriquement une déduction théorique ou de compléter une explication par l'intégration d'une condition manquante. Dans ce cas, une reconstitution est orchestrée en fonction d'une analyse désormais rendue accessible ou simplement facilitée par le nouveau milieu d'intervention du phénomène artificiellement recréé. En pratique, ces fonctions épistémologiques restent parfois implicites, surtout lorsque la corroboration expérimentale d'un fait et la validation inédite d'une hypothèse sont associées. Si nous insistons sur cette démarcation, c'est pour mieux cerner la spécificité des reproductions artificielles opérées par Wilhelm His et leur rôle dans l'émergence d'une physiologie du développement.

c) Les expériences simples et la déduction de paradigmes mécaniques

En effet, l'histoire tridimensionnelle du développement est une synthèse morphologique qui représente la transformation des parties anatomiques du corps embryonnaire dans sa progression temporelle et spatiale. En ce sens, les reconstitutions graphiques et matérielles remédient à l'absence d'une observation vive, directe et continue du phénomène embryogénétique. His déduit les interactions causales constitutives de la cinématique développementale à la lumière de principes mécaniques simples qui s'appliquent tant aux corps bruts qu'aux corps vivants. Chacune des déductions des rapports mécaniques impliqués est établie en fonction d'une progression morphogénétique empiriquement reconstituée. La validité expérimentale de certaines déductions sera finalement démontrée par

le biais d'« expériences simples », c'est-à-dire d'une reproduction schématique du phénomène morphogénétique concerné qui est facilement réalisable à l'aide de moyens rudimentaires à la portée de tous.

La reproduction la plus exemplaire à cet égard est sans doute la modélisation du développement du cerveau d'un poulet au moyen d'un tube de caoutchouc et d'un

brin de fil. His s'attarde tout d'abord à la description de la formation cérébrale en commençant par la neurulation, c'est-à-dire la séparation du tube neural du disque germinal via l'enroulement de la plaque neurale. Dans la partie antérieure du tube neural, les zones de formation du cerveau finissent par s'élargir en formant, sous une croissance irrégulière, trois

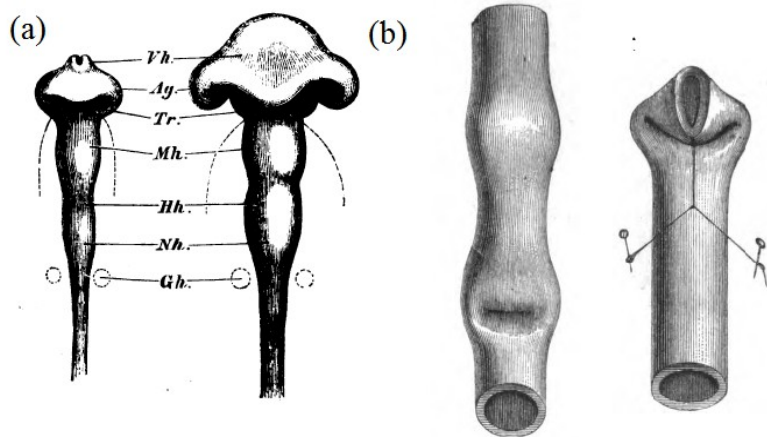


Figure 5: (a) progression du développement cérébral du poulet. Vh.: prosencéphale ; Ag.: vésicules optiques ; Tr.: entonnoir ; Mh.: mésencéphale ; Hh.: partie antérieure du rhombencéphale ; Nh.: partie postérieure du rhombencéphale ; Gh.: position des vésicules auditives. (b) à gauche, illustration d'oreilles de pliure en amorce sur un tube de caoutchouc, convexe dans sa partie antérieure, concave dans sa partie postérieure ; à droite, reproduction de l'oreille de pliure caractéristique de la formation du prosencéphale. (His, 1874)

renflements successifs que von Baer décrit sous les noms de « prosencéphale », « mésencéphale », et « rhombencéphale » (figure 5-a). La partie antérieure du cerveau accueille temporairement le creusement des vésicules optiques, avant que celles-ci s'en séparent sous l'effet d'un bourgeonnement latéral. À la frontière mésencéphalique supérieure, le prosencéphale forme un axe recourbé en crochet, dont l'extrémité est marquée par une saillie, l'entonnoir (hypothalamus). À partir de ces données morphologiques, His prendra en considération la conformation cylindrique du cerveau en formation de même que son élasticité caractéristique pour en déduire les causes mécaniques de cette courbure spécifique et de la forme en sillon des vésicules optiques. Ici, His n'introduit pas son schéma de simulation dans une intention comparative, mais bien par l'établissement d'un rapport d'identité : « le cerveau, à son commencement, *est un tuyau* aux parois moyennement élastiques et à lumière assez vaste en proportion »²²⁷. La manipulation d'un tube de caoutchouc permet donc de reproduire exactement la mécanique de la croissance neurale. Chaque type de manœuvre correspond à un *paradigme* [*Paradigma*] de rapports mécaniques qui prend part, de manière récurrente, à diverses configurations morphologiques. Désigné comme l'« oreille de la pliure » [*Ohr der Knikung*], le simple repliement du tube sur lui-même crée dans la zone pliée un élargissement transversal en forme de sillon au niveau de sa concavité. Ce paradigme de base est sujet à de nombreuses variations quant à l'angle de repliement et aux différents points de pression, ce qui donne lieu à une série de configurations caractéristiques, desquelles une illustration schématique rend beaucoup mieux compte qu'une description verbale. Dans le cas de la formation du prosencéphale, l'oreille de la pliure est appliquée telle quelle et l'accent précis de la courbure est déterminé par une traction de l'extrémité antérieure, maintenue à l'aide d'un fil retenu à des points de fixation (figure 5-b). Ce schéma fort simple reproduit la relation entretenue par le tube neural et le tube digestif antérieur, qui sont connectés au point de l'extrémité aveugle de celui-ci et de la saillie prosencéphalique. À partir de cette connexion, His explique la pression exercée par un différentiel de croissance :

Le tube neural, en particulier le cerveau, croît en longueur plus vite que le tube digestif

227 Souligné par l'auteur. His, W. (2004). Le développement du cerveau et sa modélisation au moyen d'un tube de caoutchouc (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène, une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII^e/XX^e siècle* (p. 81-90). Paris: Rue d'ULM. p. 84. cf : His, W., *Unsere Körperform*, p. 96.

antérieur; comme il ne se produit pas de séparation des deux parties, la plus longue doit par conséquent se courber et les conséquences immédiates de la tension doivent se produire dans les portions du tube digestif antérieur et du tube neural qui sont solidaires l'une de l'autre. Les deux choses se produisent, d'une manière très liée : non seulement le tube neural s'élève et forme un coude au-dessus du tube digestif antérieur, mais en outre les extrémités liées émergent des deux parties comme un entonnoir; on obtient ainsi au niveau du cerveau l'infundibulum décrit plus haut, et au niveau du tube digestif antérieur ce que l'on appelle la poche de Rathke.²²⁸

Comme preuve de la validité de son explication, His signale la concordance morphologique du schéma dans tous les points essentiels du développement cérébral : creusement du sillon sous le prosencéphale, étirement de l'hypothalamus en gouttière, élargissement transversal des vésicules oculaires. Bien que celles-ci tendent vers une progression protubérante sur les côtés, le schéma n'est pas ici remis en cause : exclue du schéma, cette nouvelle traction est plutôt causée par l'action du cordon intermédiaire déplacé sur le côté, à partir duquel naîtront plus tard les ébauches des ganglions spinaux de la tête.

Ainsi, les schémas de His n'ont pas la prétention à la suffisance des modèles synthétiques de Marey. Poussée à sa limite, cette logique synthétique serait difficilement applicable à l'objet développemental; le faste d'un engin capable de reproduire ne serait-ce qu'une étape du développement embryonnaire serait certes admirable, mais la complication de sa fabrication s'annonce bien sûr rebutante. His se contente donc de modéliser des rapports mécaniques isolés par la déduction d'une série de paradigmes, dont la projection orientée par l'étude morphologique servira de cadre explicatif au fait physiologique. Si cette méthode n'affiche pas la précision morphologique des modèles de cire, c'est qu'elle vise la démonstration des dispositifs mécaniques sous-jacents : le tube neural n'apparaît plus comme l'incarnation d'une disposition typologique au développement d'un cerveau adulte, mais comme un corps solide et élastique dont la croissance est modelée par un ensemble de facteurs de résistance, de traction, d'adhésion et de fendage qui proviennent de l'interaction avec son milieu embryonnaire.

La prétention à la suffisance d'un schéma apparaît donc comme un artifice à la fois persuasif, pédagogique et heuristique, mais accessoire par rapport à la prétention qui procure au schéma sa véritable légitimité explicative : *la prétention à la nécessité*, c'est-à-dire celle des

228 His, W., *Le développement du cerveau et sa modélisation au moyen d'un tube de caoutchouc*, p. 87.

principes de la mécanique et de la physique qui, lorsqu'appliqués aux objets phénoménaux, dévoilent leur détermination universellement reconnaissable. En fait, la reproduction artificielle de His remplit, d'une manière spécifique, deux fonctions épistémologiques parmi celles retenues plus tôt : (1) elle se veut une démonstration probante de certaines déterminations nécessaires du développement embryonnaire, où chacun des schémas pris isolément reste le produit d'un exercice analytique; (2) bien que la vérification empirique des déductions paradigmatiques reste symbolique (il s'agit de principes mécaniques simples), la reproduction des manœuvres dans un milieu d'intervention aisément accessible participe à la construction d'une idée synthétique d'une embryogenèse déterminée par la répétition ordonnée de ces paradigmes. Cette synthèse physiologique fera l'objet d'une théorie préstructuraliste du développement présentée comme la seule alternative crédible à l'interprétation phylogénétique de Haeckel.

3.2 Le renouveau du préstructuralisme par une histoire physiologique du développement

Dans une lettre adressée au naturaliste John Murray qui fut publiée dans l'édition de 1888 des *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, Wilhelm His fit une remarque qui n'est pas dépourvue d'intérêt :

*Embryology and morphology cannot proceed independently of all reference to the general laws of matter; - to the laws of physics and of mechanics. This proposition would, perhaps, seem indisputable to every natural philosopher; but, in morphological schools, there are very few who are disposed to adopt it with all its consequences.*²²⁹

Cette critique s'adresse manifestement aux adeptes du programme de recherche haeckelien qui, sous prétexte que la théorie darwinienne offre une explication mécanique du développement, se conforteraient dans la description morphologique, la recherche d'homologies et une physiologie spéculative qui réunit concepts darwiniens et emprunts analogiques comme la « cause mécanique » ou la « force formatrice » de l'hérédité. Selon His, le cloisonnement d'une telle méthodologie sous le couvert d'une heuristique mécaniste participe à une rhétorique qui ne procure qu'une apparence de scientificité.

229 His, W., *On the Principles of Animal Morphology*, p. 293.

Contrairement à celui de Haeckel²³⁰, le mécanisme de His s'inscrit plutôt au sein d'une épistémologie de type newtonien. Toujours pertinents au cours du XIX^e siècle, les principes fondamentaux de la physique newtonienne justifient, selon François Duchesneau, l'instauration d'un système de déduction géométrique à partir de l'ordre empirique sur la base de propriétés atomiques qui « fournissent les conditions suffisantes de la conception géométrique des effets mécaniques généraux ». Les effets gravitationnels et d'attraction ayant une origine causale indéterminée, cette « inconnue explicative » représente « le postulat méthodologique requis pour l'explication mathématique générale des rapports mécaniques ». Si « la mécanique comme science vise à déterminer les forces en jeu dans les mouvements physiques par un calcul qui se fonde sur la masse, la figure, la vitesse, à partir d'une évaluation précise des quantités concernés »²³¹, l'emprunt systématique de ses modèles, dans une entreprise de déduction des déterminations physiques des mouvements morphogénétiques observables, répond à un critère physicaliste de scientificité qui, selon His, reste le seul véritablement conséquent avec le discours mécaniste. À cet égard, l'histoire physiologique du développement se construit par l'application au corps embryonnaire des mêmes lois qu'aux corps inorganiques; la déduction embryologique n'est donc pas distincte, par exemple, de l'explication des transformations géologiques²³².

Sans lui être spécifiques, les paradigmes mécaniques sont toutefois attribuables à l'agencement pré-ordonné du composé organique. La préstructuration apparaîtra comme la condition théorique de l'intellection de relations morphogénétiques nécessaires. Ce retour à la thèse préstructuraliste – communément considérée comme archaïque – contrastait avec la compréhension du développement dont témoignaient plusieurs physiologistes de renom, tels qu'Albert von Kölliker et R. Virchow, qui s'inscrivaient en continuité avec l'embryologie baérienne. En effet, ils concevaient jusqu'alors le développement comme une épigénèse formelle, dont la prédétermination typologique relevait de la composition chimique particulière du protoplasme germinal. Pour His, la postulation d'un tel pouvoir architectonique

230 Voir le chapitre 2 pour un compte rendu du rôle de l'heuristique mécaniste propre au programme de recherche haeckelien, qui est particulièrement influencée par la méthode déductiviste de John Stuart Mill.

231 Duchesneau, F. (2012). *La Physiologie des Lumières: empirisme, modèles et théories*. Paris: Classiques Garnier, pp. 173, 174, 177.

232 His établit lui-même cette analogie entre les phénomènes géologiques et les plis embryologiques. His, W., *On the Principles of Animal Morphology*, p. 294.

contrevient clairement à la stricte traduction méthodologique de l'épistémologie newtonienne. L'étude physiologique du développement embryonnaire apparaît d'ailleurs réfractaire à l'intégration des progrès de la chimie organique et de la thermodynamique qui motivèrent le programme réductionniste; His refuse ainsi, même sous la formulation avouée d'un postulat, de faire appel aux schèmes explicatifs de la chimie en vertu d'un réductionnisme de principe. Dans un souci de clarté et de certitude, il conviendrait mieux de suspendre à une « inconnue explicative » la détermination embryogénétique, plutôt que d'emprunter une obscure analogie philosophique.

a) His et la théorie de la préstructuration du disque germinal

Le tournant préstructuraliste de His se présente donc comme le corollaire de la mise en branle d'une nouvelle embryologie physiologique en conformité avec un réductionnisme physicaliste. Le refus d'une « vitalisation » de l'épistémologie newtonienne par l'adhésion à une force téléologique formatrice sous prétexte qu'elle dénoterait une cause irréductible, accompagna jadis certains mécanistes dans la défense d'une thèse préstructuraliste. À cet égard, la théorie la plus comparable à celle de His est sans doute celle de Haller; bien que son empirisme de stricte allégeance fût resté incompatible avec un physicalisme radical, l'embryologie hallérienne constituait une explication mécaniste des métamorphoses d'une structure tissulaire initiale, canevas dont le développement mécanique était censé donner naissance aux structures et fonctions vitales²³³. D'un point de vue mécaniste, le postulat d'une structure préexistante, dont la configuration initiale contient l'ordre fonctionnel des transformations spécifiques à survenir, apparaît plus rigoureusement intelligible que celui d'une force synthétique qui relèverait d'une matière originelle inorganique, telle la *vis essentialis* de C. F. Wolff. En effet, la raison suffisante de la réalisation spécifique de l'archétype organique et de l'action synchronisée et multidirectionnelle de l'architecture embryonnaire exige bien plus qu'une structuration épigénétique par le seul jeu des forces mécaniques et des processus physico-chimiques connus. C'est donc à partir d'une position

233 Duchesneau, F., *La Physiologie des Lumières*, p. 692.

épistémologique parente que His s'opposera tant à l'inférence d'un ordre chimique découlant d'un protoplasme indifférencié qu'à la rationalisation d'un plan héréditaire construit par la phylogenèse.

Cependant, la logique de la préstructuration ne saurait être réinstaurée de manière *a priori*, alors que sa mise en forme doit se conformer aux nouvelles données histologiques et embryologiques disponibles. La question de l'admission empirique d'une telle structure dans les stades précoces du développement était donc de mise. Von Baer avait d'abord signalé que l'œuf non segmenté de la grenouille possédait un axe défini qui connectait les deux pôles différenciés : cet axe n'était assurément pas étranger au positionnement de l'embryon et aux plans de clivage subséquents. Par la suite, Remak associa les larges cellules de l'hémisphère inférieur au feuillet « végétatif » (l'endoblaste, compris comme l'origine des organes alimentaires) et les cellules plus petites de l'hémisphère supérieur au feuillet « animal » (l'ectoblaste : origine de l'épiderme, du système nerveux et des organes sensoriels).²³⁴ La

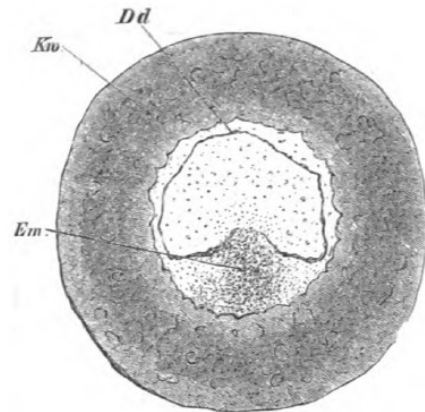


Figure 6: Disque germinal à la quinzième heure d'incubation. Kw: mur germinal ; Dd: feuillet intestino-glandulaire ; Em: traces des souches embryonnaires. (His, 1874)

relation constatée entre l'axe de l'œuf et l'axe embryonnaire des animaux bilatéraux ouvrait ainsi la voie à une relative pré-ordination spatiale de la structuration embryonnaire, en fonction du conditionnement initial d'une segmentation orientée du matériel germinal. Pourtant, His ne se prêta pas à une théorisation significative des déterminations promorphologiques, faisant seulement référence à une possible extrapolation « conséquente » de la structure germinale à l'œuf non fécondé, structure dont les traces morphologiques ne se manifesteraient que lors de la formation du *disque germinal* : c'est en ce dernier substrat que sera associée empiriquement l'idée d'une structure primordiale. Chez le poulet, ce disque plat d'environ 3.5 millimètres forme un anneau de cellules appelé *mur germinal* [*Keimwall*] (blastoderme), tandis qu'en son centre se trouve une cavité remplie de liquide, désignée

²³⁴ Wilson, E. B. (1919). *The Cell in Development and Inheritance*. (2nd^e éd.). New York: The Macmillan Company. pp. 378, 379.

comme le *trou germinal* [*Keimhöhle*] (blastocèle). Avant l'incubation, le disque affiche deux couches de cellules : l'une, externe, est épaisse et compact; l'autre, interne et constituée de cellules éparées, marque une frontière poreuse et inconsistante avec le trou germinal. Lorsque l'incubation est initiée, se forment, à partir de la zone inférieure du feuillet interne, les contours d'un feuillet intestino-glandulaire [*Darmdrüsenblatt*] qui définissent l'ébauche de la zone pariétale. La section à la quinzième heure d'incubation montre (figure 6), dans l'hémisphère inférieur du trou germinal, les premières traces visibles des « ébauches » embryonnaires [*Embryonalanlage*]²³⁵ : ces ébauches sont réparties dans des *régions embryonnaires* spécifiques qui abritent les combinaisons matérielles et structurales de l'organogenèse. L'essentiel de la thèse préstructuraliste se trouve ainsi exprimée :

*[...] d'une part, chaque point dans une région embryonnaire du disque germinal doit correspondre à un organe à venir ou à une partie d'un organe, et d'autre part, chaque organe issu du disque germinal a ses ébauches préformées dans une région précisément localisée du disque plat [...] Le matériel de l'ébauche est déjà présent dans le disque germinal plat, mais il n'est pas morphologiquement délimité, et donc il n'est pas non plus reconnaissable. En suivant le développement de manière régressive, nous arriverons en ce sens à déterminer, même à un stade où la structure morphologique est incomplète ou manquante, la position de chacune des ébauches; si nous voulons être conséquents, nous devons aussi étendre ces déterminations à l'œuf fécondé, et même à l'œuf non fécondé. Je nomme le principe des régions germinales organogénétiques, le principe d'après lequel le disque germinal contient, dans une extension plate, les ébauches des organes préformés et [d'après lequel] est retrouvé, par un retour en arrière, un point du germe pour chaque organe subséquent.*²³⁶

Rappelons que von Baer avait déjà réinterprété les observations de Pander de manière rétroactive, en chargeant les transformations embryonnaires d'une cause téléologique qui mène les parties vers leur destination morphologique et fonctionnelle planifiée; autrement dit, chaque conformation embryonnaire n'avait de valeur qu'en tant que disposition génétique

235 His, W., *Unsere Körperform*, pp. 57, 58.

236 Souligné par His. Texte original: *[...] [dass] einestheils jeder Punkt im Embryonalbezirke der Keimscheibe einem späteren Organ oder Organteil entsprechen muss, und [dass] andernteils jedes aus der Keimscheibe hervorgehende Organ in irgend einem, räumlich bestimmaren Bezirk der flachen Scheibe seine vorgebildete Anlage hat [...] Das Material zur Anlage ist schon in der ebenen Keimscheibe vorhanden, aber morphologisch nicht abgegliedert, und somit als solches nicht ohne Weiteres erkennbar. Auf dem Wege rückläufiger Verfolgung werden wir dahin kommen, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung den Ort jeder Anlage räumlich zu bestimmen, ja wenn wir consequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das eben befruchtete, und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen. Das Princip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält, und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem spätern Organ sich wiederfindet, nenne ich das Princip der organbildenden Keimbezirke. Ibid., p. 19.*

d'une partie potentielle de l'anatomie adulte. En s'appuyant sur la théorie des feuillettes, il était donc possible de retracer, de manière schématique, l'ébauche [*Anlage*] de chaque conformation embryonnaire et de chaque organe pleinement développé; cependant, ces ébauches n'étaient que des dispositions matérielles plus ou moins différenciées selon le niveau de généralité de leur progression typologique; c'est d'ailleurs cette généralité qui leur conférait le statut provisoire de forme embryonnaire, et leur destination particulière dépendait d'un plan qui relevait d'un agencement physico-chimique postulé. Chez His, cette rétrogression devient analogique et dépend plutôt d'une *prédifférenciation*²³⁷ des organes aux points germinaux. Comment ces organes peuvent-ils être « préformés » [*vorgebildet*] sans être morphologiquement « délimités » [*abgegliedert*]? En fait, il faut comprendre cette délimitation comme le *déploiement en trois dimensions* de structures plates, dont la différenciation initiale consiste en une détermination matérielle et spatiale au sein d'une région embryonnaire fixée à l'horizontale. Le développement morphologique ne dépendrait donc plus d'une obscure cause finale ou d'un appel hasardeux à la récapitulation phylogénétique, mais du simple « gonflement » coordonné de structures préexistantes.

Il est caractéristique d'une théorie préstructuraliste de justifier cette rétrogression analogique par l'affirmation de l'inaccessibilité phénoménale de la structure des stades antérieurs. Contre le postulat d'une miniature promorphologique, von Baer avait déjà souligné que les limites de l'observation microscopique n'étaient pas ici en cause, car un simple grossissement était suffisant pour constater le caractère indifférencié des tissus et des organes en formation. En un sens, les théories néo-préstructuralistes de Haller et de Bonnet, qui avaient assimilé certains arguments épigénétistes ainsi que les phénomènes de régénération, avaient déjà délaissé le prétexte de la petitesse au profit de l'hypothèse de la dissimulation translucide, qui suggérait que l'état fluide des rudiments organiques les rendrait indistincts²³⁸. Sur ce point, His aligne également l'argumentaire préstructuraliste sur sa reconstitution empirique des données embryologiques : il est impossible de déduire la morphologie adulte à partir d'une analyse du disque germinal, en raison du caractère *bidimensionnel* de la structure

237 C'est aussi l'interprétation qu'en fait Jane Maienschein, J. (1994). *The Origins of Entwicklungsmechanik*. Dans S. Gilbert (dir.), *A Conceptual History of Modern Embryology* (p. 43-61). Baltimore: The Johns Hopkins University Press. p. 44.

238 Duchesneau, F., *La Physiologie des Lumières*, p. 420.

primordiale. D'ailleurs, l'accession à la troisième dimension par l'accroissement des parties ne s'opère pas de manière uniforme; dans le cas contraire, l'embryon garderait sa forme discoïdale d'origine et sa formidable élasticité serait plus ou moins conservée sous l'augmentation parfaitement symétrique des cellules. C'est plutôt en vertu d'un différentiel de croissance relatif à chaque partie que l'émergence tri-dimensionnelle constitue un facteur morphogénétique déterminant. Annexé au principe des régions germinales, *le principe de la croissance inégale* rend donc possible l'articulation de la thèse préstructuraliste avec l'*Entwicklungsgeschichte* tridimensionnelle par la seule application des schémas paradigmatiques à la reconstitution empirique.

Cette lecture des mécanismes développementaux se manifeste d'ailleurs dès la première ascension des deux feuillets primordiaux. L'inégalité de leurs rythmes de croissance respectifs crée une pression en leurs points d'ancrage, ce qui provoque le plissement du feuillet dans les zones de croissance accrue. Si le même différentiel de croissance persiste, le pli s'accroît dans la même direction jusqu'à ce que ces points se rompent sous la tension : c'est ainsi que le feuillet intestino-glandulaire se sépare partiellement du disque germinal, provoquant par la même occasion l'allongement et la rupture de nombreuses cellules qui le reliaient au feuillet supérieur. Cette scission marquera la formation de deux *plaques musculaires*, chacune ayant pour origine l'un des feuillets primordiaux. S'ensuit le renflement concave d'un mur germinal tiré par la formation de la corde axiale, dont les rebords particulièrement coupants creusent la cavité du futur tube médullaire. Affectant des parties dont la rigidité est désormais comparable à des substances plus terreuses comme l'argile, ces coupures créent des espaces vides qui seront éventuellement remplis par des couches de vaisseaux. À ce stade, la totalité des structures primaires se sont manifestées : feuillets ectodermique (provenance : mur germinal) et endodermique, plaques musculaires dérivées et émergence de structures périphériques. Dispensons-nous d'une relation de chacune des étapes de l'organogenèse : en bref, c'est à partir de la croissance différenciée de ces structures que seront analysées les formations du cœur, des poumons, de la glande thyroïde, du foie, de l'estomac, de la rate, du cerveau, de la tête et du visage.

Globalement, l'organisme en développement est compris comme un système de forces

élastiques dont les modalités de structuration incluent des facteurs de densité et d'adhérence. La déduction du niveau de la tension élastique est opérée grâce à l'analyse comparative de la morphologie cellulaire; ainsi, les cellules filiformes des plaques musculaires témoignent d'une perte d'élasticité par rapport à la forme sphérique des cellules de l'endoderme au repos. Mais, somme toute, la théorie cellulaire reste accessoire au préstructuralisme hisien. La division cellulaire n'étant qu'un mécanisme d'accroissement quantitatif, la cellule est réduite à une unité structurelle dépourvue de toute autonomie individuelle; « fonction de l'organisme »²³⁹, elle est soumise au jeu des facteurs de croissance et des influences mécaniques environnantes. Ainsi, l'embryologie hisienne présuppose un précis équilibrage préalable de l'orchestration des processus organogénétiques. C'est justement dans la prise en compte d'une telle intrication des parties que His affichera son scepticisme à l'égard de l'intervention expérimentale en embryologie : l'interdépendance de processus hautement intriqués est si significative qu'un bris d'équilibre relevant de la création tératologique s'avérerait difficilement évitable. Tant au niveau synchronique que diachronique, la coordination préfixée des innombrables rythmes de croissance se trouve pleinement harmonisée avec la répartition géométrique [*Formanlage*] et les propriétés matérielles [*Substananlage*] de la structure embryonnaire. L'alternance graduelle entre l'activité et le repos a lieu à des moments précis de la construction embryonnaire : (1) afin que la structuration d'une partie soit précisément ordonnée par l'exacte configuration mécanique des parties conjointes; (2) afin que la conformation spécifique d'une partie et les modalités de ses connexions systémiques constituent une force mécanique fonctionnellement intégrée à un point spatio-temporel de la croissance développementale.

Cette interdépendance fonctionnelle sert d'ailleurs de cadre explicatif tant à l'hétérogénéité des métamorphoses embryonnaires qu'à ces nombreux « détours » que prend apparemment l'embryogenèse sur la voie sinueuse de la réalisation de l'anatomie adulte. L'explication de l'élargissement en fuseau de la plaque neurale derrière les proto-vertèbres illustre de manière exemplaire ce dernier cas. His réfute d'abord l'interprétation typologique qui y voit l'ébauche du *sinus rhomboidalis* de la moelle épinière de l'oiseau, en soulignant (1) que cet élargissement ne correspond pas précisément à l'emplacement de la dite partie et (2)

239 His, W., *Unsere Körperform*, p. 61.

qu'il se manifeste également au même stade embryonnaire chez les mammifères. Il est donc inutile de forcer artificiellement la liaison homologique : cette propriété morphologique transitoire est la simple conséquence de rapports mécaniques, ayant pour cause la courbure convexe de l'axe du corps dans sa partie dorsale²⁴⁰. La preuve est finalement complétée par la schématisation paradigmatique du rapport de force, qui consiste en le repliement d'un tube de caoutchouc qui possède une fente transversale en son centre. Devant la récurrence nécessaire de ces effets mécaniques transitoires, on ne saurait nier la continuité de la forme au cours de l'embryogenèse. En effet, la préstructuration même exige qu'une régression analogique soit minimalement appuyée par un fil morphologique permettant d'identifier l'unité structurelle derrière les métamorphoses relatives. Ainsi, His retrace les trois courbures primaires du cerveau dans les premiers plis transversaux du disque germinal. De manière générale, les courbes de la plaque neurale détermineront la ségrégation organogénétique du disque.

b) L'épigenèse parablastique : obstacle d'une physique du développement?

À ce système organogénétique est subordonnée la formation épigénétique de tissus périphériques nécessaires au fonctionnement de l'architecture pré-structurée. En effet, His distingue les ébauches principales ou *archiblastiques* [*Hauptkeim oder archiblastische Anlagen*], qui incluent les tissus nerveux, musculaires, épithéliaux et lymphatiques, des ébauches collatérales ou *parablastiques* [*Nebenkeim oder Parablastische Anlagen*]²⁴¹, qui généreront les cellules sanguines et les vaisseaux sanguins, les tissus conjonctifs, adipeux, osseux et cartilagineux. Absentes des régions embryonnaires du disque germinal, les ébauches parablastiques répondent à des mécanismes développementaux fort complexes, dont l'étude, de l'aveu même de His, comporte des défis techniques et épistémiques considérables. Le comportement morphogénétique général de ces tissus est le suivant : au cours de la croissance du corps embryonnaire, un cordon cellulaire se détache des feuillettes et tissus principaux pour remplir des zones laissées vides entre les parties, comme ce fut le cas des vaisseaux qui ont rempli l'espace entre le feuillettestino-glandulaire et la plaque musculaire endodermique.

240 *Ibid.*, p. 98.

241 *Ibid.*, pp. 41, 42.

Fait remarquable, *ces cellules parablastiques sont pluripotentes* : tantôt elles forment des vaisseaux, tantôt des tissus conjonctifs, ou tout autre tissu de type parablastique selon les besoins fonctionnels de l'organisme. À l'instar du modèle de fructification végétale de Wolff, leur mode de croissance est analogue au bourgeonnement des plantes, ce qui confère à certains tissus parablastiques une structure arborescente. Bien que ces formations soient exclues de la prédétermination interne d'un différentiel de croissance et de la fixation préalable à un point germinal, leur croissance reste entièrement conditionnée par l'influence de la structure archiblastique en développement. En fait, l'épigenèse parablastique est à ce point dépendante de son hôte archiblastique que les deux réseaux histologiques apparaissent intimement intriqués dans un tout fonctionnellement intégré; si interdépendance il y a, seule la dépendance archiblastique est cependant de nature génétique, tandis que son pendant parablastique est principalement de nature fonctionnelle. Pourtant, l'articulation vive de ces productions parallèles porte naturellement à inférer l'existence d'une logique systémique unique derrière une coopération mécanique et trophique; par leur densité, les tissus conjonctifs, osseux et cartilagineux exercent une pression de soutien à diverses formations organogénétiques, telles que les yeux, le cerveau, les tendons et les muscles faciaux, tandis que les vaisseaux capillaires forment un réseau nutritif pour l'ensemble physiologique²⁴². Mais His constate déjà que « les produits archiblastiques et les ébauches parablastiques émergentes restent, tout au cours de leur vie, dans *une opposition* définie les uns envers les autres »²⁴³. Par exemple, il n'est pas rare d'observer, d'une part, que les ramifications des vaisseaux se heurtent aux parties archiblastiques, et que la progression même de cette structure contraint les développements parablastiques au refoulement dans les zones exiguës; d'autre part, ces embranchements pénètrent à leur tour dans les tissus archiblastiques, et leur imposent de toutes parts leur croissance. Bien que cette opposition reste un aspect marginal par rapport à l'association générale des deux sous-systèmes, cette observation ne sera pas étrangère aux théories physiologiques subséquentes, notamment à la théorie de la résistance de Franz Boll et à celle de la lutte interne des parties de Roux. Finalement, mentionnons que sous l'apparition

242 *Ibid.*, p. 128.

243 Texte original: *Die Producte archiblastischen und diejenigen parablastischen Ursprungs stehen zeitlebens in einem bestimmten Gegensatz zu einander. Ibid.*, p. 42.

d'anomalies, la théorie hisienne tendra, dans ses versions subséquentes, vers l'atténuation de cette dualité physiologique; ainsi, les modalités de prolifération des cellules nerveuses s'avéreront fortement analogues à la croissance des vaisseaux : ramification arborescente des fibres nerveuses, maintien de la direction initiale de croissance en l'absence d'une influence mécanique externe, déviation ou bifurcation d'une branche en cas d'obstacle²⁴⁴.

Ces concessions de 1888 ne semblent pas marquer pour autant un tournant épigénétique au sein de l'histoire physiologique du développement. En fait, le préformationnisme hisien est d'abord motivé par la conviction que le développement embryonnaire, en tant que système plus ou moins fermé, répond à un déterminisme absolu :

*It may perhaps seem that interferences of a purely accidental kind govern the disposition of the nervous ramifications. But as we know, the system which results from all these complicated events is finally seen to be of the finest organisation [...] In organic development there is no accidental cause; every single process occupies its own peculiar place, and all together follow the order of the general periodic function of life*²⁴⁵.

Orientée par cette heuristique, la physiologie *repousse l'indétermination* en considérant la contingence comme une modification non repérée des conditions de manifestation du phénomène. Selon Claude Bernard, si le physiologiste « a la certitude *a priori* que ces variations sont déterminées par des rapports rigoureux et mathématiques »²⁴⁶, la constance des lois qui gouvernent le phénomène organique est spécifique à l'ordre fonctionnel qui émane de l'organisation physiologique. L'appréhension des conditions d'existence exige donc une certaine reconnaissance de lois spéciales à l'ordre issu du milieu intérieur. Comme l'exprime si clairement Bernard, « les phénomènes de la vie n'ont leurs lois spéciales, que parce qu'il y a un déterminisme rigoureux dans les *diverses circonstances* qui constituent leurs conditions d'existence ou qui provoquent leurs manifestations »²⁴⁷. En vertu notamment de mécanismes régulateurs, la spontanéité des animaux annonce que l'harmonie qui relève du milieu intérieur reste distincte de l'ordre cosmique tout en répondant à ses déterminations universelles. Pour sa part, His reconnaît bel et bien la pertinence de lois spéciales, mais celles-ci ne concernent que des processus physiques particuliers comme les phénomènes ondulatoires ou la chute des

244 His, W., *On the Principles of Animal Morphology*, p. 297.

245 Souligné par l'auteur, *Ibid.*, p. 297.

246 Bernard, C., *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, p. 94.

247 *Ibid.*, p. 116.

corps; bien qu'il s'agisse de processus complexes, les phénomènes vitaux ne devraient pas faire l'objet d'une formulation nomologique distincte. Ainsi, la stricte application du modèle newtonien sans adaptation préalable au fait physiologique correspond en réalité à une *physique du développement* qui conçoit l'harmonie réciproque de l'embryogenèse comme le simple déploiement mécanique des rouages d'un solide brut en mouvement. Appliquée quelque peu à l'épigenèse des parablastes, l'idée régulatrice est pourtant aussitôt atténuée par la subordination à la mécanique archiblastique; en faisant de la croissance parablastique la simple conséquence des principes d'accroissement de la structure primordiale, His veut éviter une formulation de lois spéciales qui se ferait à partir de généralisations empiriques relatives au comportement complexe des parablastes, et il maintient, sur ce point, la ligne dure du physicalisme.

c) Scientificalité et représentation théorique : le problème de l'hérédité

De manière inusitée, His délaisse cette rigueur méthodologique lorsqu'il associe l'impulsion de croissance à des « lois de l'hérédité ». Au lieu de s'en tenir au statut des inconnues explicatives, il propose, de manière analogue à Haeckel, l'hypothèse d'un mouvement ondulatoire héréditaire à l'origine de cette impulsion. Il l'illustre même à l'aide de la métaphore de pierres qu'on laisse tomber dans un bassin rempli de divers liquides. Voici la narration éclairante qu'en fait Yves Delage :

La première pierre produit un système de vagues qui se développent suivant une loi simple. La seconde développera de nouvelles vagues qui se croiseront avec les premières réfléchies par les parois et interféreront avec elles [...] Au bout d'un certain nombre de jets, la surface de l'eau aura pris une forme extrêmement compliquée, dépendant du lieu et du moment où sont tombées les pierres [...] Ce liquide représente le germe et les pierres représentent les centres d'accroissement à vitesse variée qui se produisent en lui pendant le développement. Mais, pour que la comparaison ait quelque justesse, il ne faut pas prendre de l'eau ou tout autre liquide homogène; il faut imaginer un liquide extrêmement complexe dont la densité, la viscosité et bien d'autres qualités encore varient à chaque instant dans les divers points de sa masse. Alors un seul jet de pierre pourra dessiner à sa surface des figures d'une complexité extrême²⁴⁸.

248 Delage, Y. (1895). *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*. Paris: C. Reinwald, p. 471.

Cette croissance différentielle dépendrait donc de deux variables, soit la diffusion particulière des ondes et les modalités de réception du mouvement en tant que stimulus de croissance plus ou moins prononcé. Toujours au profit de la détermination structurelle, His limite ainsi le pouvoir génétique des mouvements ondulatoires, en dotant les points germinaux d'une « irritabilité » qui conditionne la réception du mouvement selon les diverses combinaisons matérielles présentes en chacun des points. L'irritation étant définie comme la somme des secousses [*Stössen*] ordonnée dans le temps et l'espace²⁴⁹, il s'agit davantage d'une simple disposition mécanique que d'une véritable régulation soutenue par un réseau de mécanismes fonctionnellement intégrés. Si l'image d'une mosaïque d'ondes qui façonne la surface d'un liquide apparaît hétérodoxe par rapport à l'orientation méthodologique privilégiée, elle est pourtant susceptible de jouer un rôle théorique similaire à la reproduction schématique des paradigmes mécaniques, c'est-à-dire illustrer des phénomènes physiques simples dont les conditions de manifestation sont projetées sur le corps organique. Sauf qu'ici, il s'agit d'une rationalisation de style cartésien de causes inaccessibles à partir d'analogies physico-mécaniques. Il n'est donc pas étonnant que Delage ait jugé cet aspect de la théorie hisienne comme étant encombrant, inutile et stérile. À cet égard, la simple mise en relation des principes de localisation embryonnaire et de l'inégalité de la croissance constitue sans doute le réel pouvoir explicatif de la théorie. Appuyée par la rétrogression aux feuilletts germinaux, la discrimination des tissus fournit la base empirique à la mesure des rythmes de croissance; ces rythmes font ensuite l'objet d'une analyse comparative et leur corrélation typologique est représentée à l'aide d'un graphique, où sont affichées les courbes de croissance de chaque type histologique²⁵⁰. Une fois que la répartition de la croissance dans l'espace et le temps est empiriquement établie, le développement est étonnamment ramené à quelques processus très simples : l'accroissement inégal de feuilletts pré-structurés étaye l'érection d'un système de plis, de saillies, de clivages et de cavités, et les diverses combinaisons de ces déterminations peuvent en principe être à l'origine d'une variété infinie de formes.

Ce dernier point donne lieu à la réflexion suivante. L'avantage du préstructuralisme était auparavant de chasser, dans la mesure du possible, les inconnues explicatives de la

249 His, W., *Unsere Körperform*, p.149.

250 *Ibid.*, p.125.

théorie développementale. Bien que l'inconnue ne soit plus, au sein de l'*Entwicklungsgeschichte* darwinienne, nécessairement de nature téléologique, la théorie de His ne fait apparemment pas exception à la règle : la constitution initiale du germe supplante la déduction d'un substrat héréditaire qui contiendrait obscurément une représentation de caractères générés de manière tout aussi énigmatique. Ces inconnues se trouvant partiellement refoulées dans ces « secousses » stimulatrices de la croissance organique, on peut soupçonner His d'avoir fait appel à l'hypothèse ondulatoire dans le but de pallier une indétermination coûteuse. Sur ce point, l'attrait de la suffisance que procure l'être de raison semble avoir eu raison du dogme de la nécessité austère.

Mais au-delà des inclinations psychologiques vers la représentation théorique, la conception de l'hérédité en tant que transmission d'un « simple » effet mécanique se trouve en ferme opposition avec l'hérédité représentationnelle de Haeckel : « lorsque le philosophe parle de la forme d'une représentation, nous dit His, le mathématicien parle de la forme d'une équation »²⁵¹. Il oppose ici le critère physicaliste de scientificité auquel il dit adhérer, à une approche morphologique qui se confinerait dans l'esquisse et le transfert analogique de représentations plus ou moins schématiques des formes, sans jamais accéder à leur genèse causale. Ce transfert consisterait en la projection psychomorphique de formes « mémorisées » sur le phénomène héréditaire et développemental, projection qui obéirait à une « loi » récapitulative, et la scientificité de cette loi dépendrait d'une réduction *de principe*, assurée notamment par la théorie darwinienne. Comme la réalisation essentiellement théorique de cette réduction relèverait davantage de la philosophie que des sciences exactes, His sonne l'alarme face aux présages du spectre de la *Naturphilosophie* : le monisme haeckelien érige l'*Entwicklungsgeschichte* en un système dogmatique, dont le succès institutionnel met en péril la crédibilité scientifique de l'ensemble des disciplines zoologiques. On voit donc que l'émergence d'une nouvelle « physique du développement » crée une onde de chocs dans l'affrontement entre les programmes de recherche morphologique et physiologique, dont la rivalité précédait l'entrée en scène de Darwin, mais dont l'objet développemental n'avait toujours pas été disputé.

251 Texte original: [...] *so spricht der Philosoph von der Form einer Vorstellung, der Mathematiker von der Form einer Gleichung. Ibid., p. 147.*

3.3 Explication, objectivité et représentation : entre typologie et mécanisme

Nouvellement
champ de bataille,
l'*Entwicklungsgeschichte*
fut le théâtre d'une
polémique
institutionnelle et sociale
qui combina les attaques
personnelles et une
rhétorique abrasive à de
véritables enjeux
épistémologiques. Dans
le cadre d'une analyse
détaillée du parcours
historique de la célèbre
série lithographique des

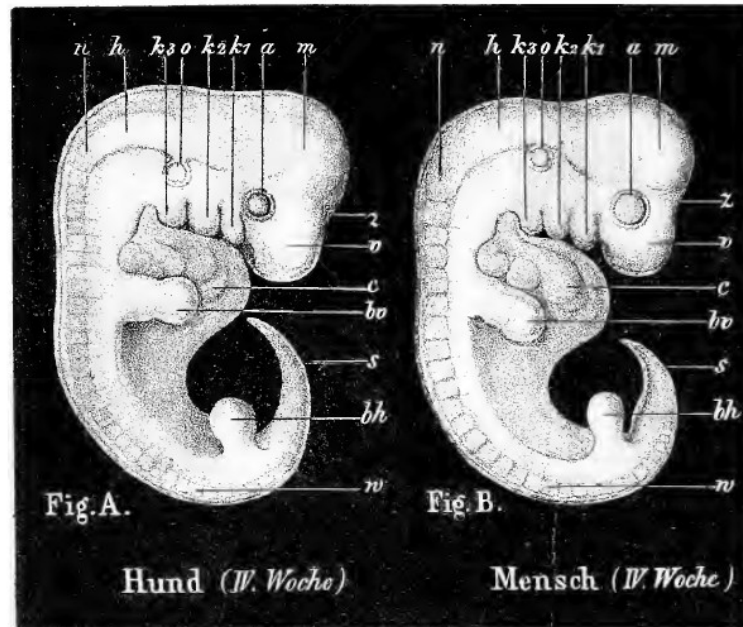


Figure 7: (A) Embryon du chien âgé de 4 semaines; (B) embryon humain à la même âge. (Haeckel 1868)

embryons de Haeckel, Nick Hopwood (2015)²⁵² souligne pertinemment l'importance de considérer le programme méthodologique des détracteurs du maître d'Iéna qui l'accusèrent publiquement de fraude. Dans ce cas, la distinction entre l'histoire externaliste et internaliste nous apparaît plus ou moins artificielle, et la mise à l'écart de la nature de ces accusations et du contexte dans lequel elles furent proférées risquerait d'escamoter les fondements épistémologiques de cette rivalité. Reprenant l'analyse de Lorraine Daston et Peter Galison (1992)²⁵³, nous défendons l'idée qu'au-delà du verdict moral, ce procès d'intention met en relief l'opposition entre deux critères d'objectivité qui appartiennent à des programmes de recherche

252 Hopwood, N. (2015). *Haeckel's Embryos: Images, Evolution, and Fraud*. Chicago: The University of Chicago Press. Donnant une idée de l'ampleur du phénomène, l'auteur mentionne que des milliers d'articles de revues et de journaux prirent part à cette controverse jusqu'en 1914 (p.3).

253 Daston, L., & Galison, P. (1992). The image of objectivity. *Representations*, 40(Seeing Science (Autumn)), 81-128.

rivaux. La mise en contexte de ces accusations sera d'abord de mise, et son intégration au sein de la rivalité méthodologique suivra.

a) La controverse des lithographies de Haeckel

Dans son premier manuel de vulgarisation scientifique intitulé *Natürliche Schöpfungsgeschichte (Histoire de la création naturelle 1868)*²⁵⁴, Haeckel présenta quelques lithographies d'embryons en appui à la théorie de la descendance. Représentant côte à côte les embryons respectifs du chien et de l'être humain âgés de quatre semaines, il se prêta à un exercice de « schématisation » qui accentuait les ressemblances morphologiques entre les deux espèces afin de souligner leur filiation généalogique (figure 7). Certes, un schématisme plus ou moins informé de présupposés théoriques n'était pas jusqu'ici matière à controverse; K. von Baer avait produit plusieurs images à partir de synthèses typologiques et A. Kölliker²⁵⁵ afficha dans ses manuels des représentations explicitement schématiques. Ce procédé consistait en la représentation normative d'un ou plusieurs spécimens par la généralisation et la simplification de certaines lignes, afin de mettre en relief certaines structures plutôt que d'autres, ou même de postuler l'existence de certaines structures déduites mais toujours inobservées²⁵⁶. Visant l'illustration pédagogique de la récapitulation phylogénétique, Haeckel atteignit cependant un niveau perturbant dans la manipulation du support visuel, à un moment où, d'une part, la diffusion de la théorie darwinienne devenait matière à controverse et où, d'autre part, une nouvelle précision graphique était de plus en plus sollicitée. Allant jusqu'à l'omission de parties, il retira d'abord l'allantoïde du chien et la vésicule vitelline qu'il considérait comme des structures secondaires dont la présence risquerait de détourner le regard de l'amateur. Selon His, Haeckel rallongea également la partie frontale du chien, raccourcit celle de l'être humain et doubla la longueur de sa queue²⁵⁷. Finalement, en opposant la blancheur de formes translucides plus ou moins différenciées à un fond noir, il créa également un effet vivifiant qui

254 Haeckel, E. (1868). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. (1^e éd.). Berlin: Georg Reimer.

255 Kölliker, A. (1861). *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere*. (2^e éd.). Leipzig: Engelmann.

256 Hopwood, N., *Haeckel's Embryos*, p. 76.

257 His, W., *Unsere Körperform*, pp. 169, 170.

contrastait avec les standards lithographiques respectés par ses prédécesseurs, comme l'utilisation abondante de hachures et d'un arrière-plan blanchâtre. Selon Hopwood, il est vraisemblable qu'Haeckel ait voulu emprunter ce style « scolaire » dans le cadre d'un ouvrage de vulgarisation, après avoir esquissé à la craie ces embryons sur un tableau d'ardoise lors d'une de ses leçons. Les formes embryonnaires résultantes étant à peine discernables, ce style aurait apparu comme étant le plus susceptible de démocratiser les conquêtes les plus actuelles de la morphologie évolutionnaire.

Bien que cette innovation stylistique ait attisé quelques critiques, la première accusation de fraude concernait plutôt une série de trois représentations d'un stade de la neurulation chez le chien, le poulet et la tortue (figure 8). Commentant ces trois figures, Haeckel affirmait que « si vous comparez les jeunes embryons [...] vous ne serez pas en mesure de percevoir la moindre différence »²⁵⁸. En effet, les trois images sont identiques jusque dans les moindres détails! Dans un compte rendu de sa lecture de *l'Histoire de la création naturelle*, le cofondateur de la Société allemande d'anthropologie et paléontologue de

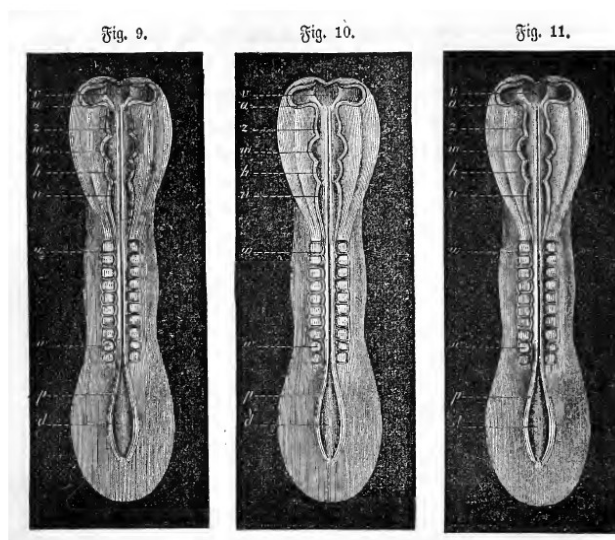


Figure 8: (à gauche) neurulation du chien; (au centre) neurulation du poulet; (à droite) neurulation de la tortue. (Haeckel 1868)

l'Université de Bâle, Ludwig Rüttimeyer, soutint qu'Haeckel avait délibérément trompé ses lecteurs en présentant trois copies exactes de la même gravure sur bois, comme s'il s'agissait véritablement de trois embryons distincts. Il jugeait par le fait même indigne d'un chercheur de la notoriété de Haeckel de se prêter à un tel jeu « avec le public et avec la science ». Bien que ce déguisement soit cautionné par une « congrégation » de Darwiniens, la vérité qui se trouve sous le microscope finira bien par triompher,

258 Texte original : *Wenn Sie die jungen Embryonen des Hundes, des Huhns und der Schildfröte in Fig. 9, 10 und 11 vergleichen, werden Sie nicht im Stande fein, einen Unterschied wahrzunehmen.* Haeckel, E., *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, p. 249.

concluait Rüttimeyer²⁵⁹. Comme plusieurs zoologistes de l'époque, Rüttimeyer rejetait la théorie de la sélection naturelle par opposition au mécanisme, mais adhérait à la thèse transformiste²⁶⁰ : il serait ainsi réducteur de voir en sa critique un acte purement partisan. Or, cette série d'illustrations dépasse en effet toute forme de schématisme, car comme le souligna Rüttimeyer, ces images sont présentées comme la preuve empirique qui vient appuyer la thèse de l'indifférenciation embryonnaire défendue par Haeckel. S'il ne s'agissait que de la simple illustration d'un principe théorique, pourquoi n'avoir pas présenté qu'une seule image pour les trois embryons? Haeckel n'admit jamais explicitement sa faute, mais répondit par le retrait des deux clichés répétés dans la deuxième édition de *l'Histoire de la création naturelle* de 1870. Ce cas nous amène donc à l'extrême limite du schématisme typologique, où les représentations sont si dissociées de tout spécimen individuel qu'elles deviennent de pures abstractions théoriques et s'imposent malgré tout comme un modèle d'objectivité face aux variations individuelles.

Malgré ce retrait rapide de la série controversée, Wilhelm His reprit l'accusation de Rüttimeyer et l'intégra de manière cohérente à une critique générale de la méthode phylogénique en histoire du développement. Construite à partir de concepts haeckeliens et de reconstitutions généalogiques plus ou moins probables, une explication phylogénique de l'embryogenèse est si peu concernée par l'exactitude des phénomènes qu'elle ne peut que basculer vers le travestissement dogmatique des objets représentés. Par contre, une représentation rigoureuse de spécimens individuels de qualité, reconstitués à l'aide des nouvelles méthodes de préparation, de sectionnement et de prolongement tridimensionnel, offre un support empirique d'une précision inégalée à la base de potentielles découvertes embryologiques et d'inductions probantes. En ce sens, His serait le plus important instigateur en embryologie de l'établissement de ce que Daston et Galison nomment l'*objectivité mécanique*, qui s'opposerait à l'*objectivité typologique* traditionnelle dont Haeckel aurait été l'un des représentants les plus controversés.

259 Rüttimeyer, L. (1868). E. Haeckel. Natürliche Schöpfungsgeschichte. *Archiv für Anthropologie*, 3(3-4), 301, 302.

260 Hopwood, N., *Haeckel's Embryos*, p.92.

b) *Objectivité typologique et objectivité mécanique*

Avant les années 1870, le critère d'objectivité à la base de la standardisation des représentations graphiques était *typologique*; les idiosyncrasies « accidentelles » à éliminer relevaient des spécimens individuels, et le morphologiste déduisait les traits normaux à partir de présupposés théoriques et de l'expérience cumulée. Ainsi, les sections illustrées par von Baer consistaient en une représentation synthétique de nombreux œufs observés²⁶¹. Tant chez von Baer que chez Haeckel, la schématisation graphique est appuyée par une compréhension typologique de l'ontogenèse, où une cause formatrice, qu'elle soit téléologique ou simplement héréditaire, exécute le plan architectonique du développement. Si l'objectivité peut être ici comprise comme la reproduction fidèle et exacte de la nature de l'objet²⁶², l'un des deux aspects de la nature de l'objet ontogénétique (l'hérédité et l'adaptation) reste typologique pour Haeckel. C'est donc à la lumière de son appropriation de la typologie baérienne qu'il faut comprendre sa défense du schématisme :

[...] Dans un but didactique (particulièrement à l'égard du grand public) je considère de simples figures schématiques comme étant beaucoup plus valables et instructives que des formes réalisées de la manière la plus soignée et la plus fidèle à la nature possible. Tandis que celles-là reproduisent l'essentiel d'une série d'idées expliquées et laissent tout l'inessentiel de côté, celles-ci laissent le lecteur faire la claire (et souvent très difficile) distinction entre ce qui est important et ce qui ne l'est pas dans l'image. Des quelques figures schématiques simples que Baer offrit dans son classique « De l'embryologie des animaux », la morphologie puisa infiniment plus d'instruction et de connaissance qu'elle ne va jamais puiser de la réunion des nombreuses images hautement soignées réalisées par His et Goette [critique de la méthode phylogénique]! [...] Elles [les reproductions schématiques] [sont] une abstraction idéale d'un fait concret, lequel se trouve par le fait même nécessairement plus ou moins défiguré²⁶³.

261 *Ibid.*, p. 18.

262 « there is no atlas in any field that does not pique itself on its accuracy, on its fidelity to fact. But in order to decide whether an atlas picture is an accurate rendering to nature, the atlas maker must first decide what nature is ». Daston, L., & Galison, P., *The Image of Objectivity*, p. 86.

263 Souligné par l'auteur. Texte original : *[...] ich für didaktische Zwecke (besonders einem grösserem Publicum gegenüber) einfache schematische Figuren für weit brauchbarer und lehrreicher halte, als möglichst naturgetreue und sorgfältigst ausgeführte Bilder. Denn erstere geben das Wesentliche der durch die Figur zu erläuternden Vorstellungsreihe wieder, und lassen alles Unwesentliche bei Seite, während die letzteren dem Leser die klare (und oft sehr schwere) Unterscheidung des Wichtigen und Unwichtigen im Bilde allein überlasse. Aus den wenigen und einfachen schematischen Figuren, welche Baer in seiner classischen „Entwicklungsgeschichte der Thiere“ gab, hat die Morphologie unendlich mehr Belehrung und Erkenntniss geschöpft, als sie aus allen den zahlreichen und höchst sorgfältig ausgeführten Bildern von His und Goette zusammengenommen jemals schöpfen wird! [...] Sie alle versinnlichen eine ideale*

Afin de corriger l'opacité voire l'inintelligibilité du fait empirique brut, le morphologiste a donc la tâche de représenter les idées directrices qui se manifestent à travers la forme illustrée, quitte à trahir les particularités induites des organismes-modèles étudiés. De manière significative, *le type n'apparaît jamais tel quel dans l'expérience* : l'induction doit toujours être complétée par un raisonnement déductif qui détermine la filiation typologique et les altérations adaptatives qui falsifient la pure récapitulation des types ancestraux. Particulièrement dans un contexte didactique, l'essentiel qu'Haeckel souhaite exposer est avant tout *palingénétique*, et le moyen pour y parvenir se trouve dans l'atténuation ou encore la pure suppression des altérations *cœnogénétiques* contenues dans les spécimens individuels. Les traits palingénétiques des stades inférieurs de l'embryogenèse étant communs à l'ensemble des vertébrés, il est donc conforme à la nature typologique des espèces choisies de représenter le développement neural par une forme identique, correspondant à la morphologie récapitulée de l'ancêtre commun.

Répondant à la méfiance de la physiologie réductionniste pour les systèmes dogmatiques, l'objectivité mécanique marquera donc une inversion des critères de scientificité : écartées par le critère typologique, les idiosyncrasies empiriques du spécimen normal feront loi, tandis que les déductions philosophiques de l'observateur, autrefois déterminantes, feront l'objet d'une suspicion constante. L'idéal mécanique tend donc vers la mise en place d'un observateur neutre et machinal, dépourvu de présupposés métaphysiques et théoriques qui affecteraient la représentation de distorsions subjectives altérant la pureté de l'expression empirique de l'objet. Chez l'observateur humain, son atteinte asymptotique relève donc d'un certain ascétisme pieux à l'égard de l'expression phénoménale : « in its positive sense, mechanical objectivity requires painstaking care and exactitude, infinite patience, unflagging perseverance, preternatural sensory acuity, and an insatiable appetite for work »²⁶⁴. La multiplication des instruments d'observation, de saisie et d'organisation des données répond à cet idéal en facilitant et améliorant la reproduction mécanique. C'est d'ailleurs par ce souci d'exactitude que His fera un usage de plus en plus fréquent de la photographie,

Abstraction auf Kosten der concreten Thatsachen, die dabei nothwendig mehr oder minder entstellt werden.
Haeckel, E. (1875). Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 10(Suppl.), pp. 37, 38.

264 Daston, L., & Galison, P., *The Image of Objectivity*, p. 83.

particulièrement à l'occasion de son impressionnant traité d'embryologie humaine²⁶⁵. Par ailleurs, la photographie n'était utilisée par His qu'en tant que modèle de référence en vue de l'exercice lithographique; malgré le risque d'insérer des éléments subjectifs dans l'illustration, le dessin était toujours nécessaire en raison de la supériorité qualitative de l'image lithographique, notamment par la suppression des taches accidentelles, le renforcement des lignes et l'uniformisation de la teinte des surfaces (gris clair). Cependant, His faisait appel aux services du lithographe professionnel C. Paush, ce qui assurait en partie une certaine neutralité graphique telle qu'exigée par l'objectivité mécanique²⁶⁶.

c) *L'embryon de Krause et la défense de la méthode historique*

C'est donc à partir de ces critères d'objectivité que His saisira rigoureusement le relais tendu par Rüttimeyer afin de discréditer non seulement l'intégrité personnelle du savant d'Iéna, mais l'intégralité du programme de recherche dont Haeckel demeurait le premier représentant. Après avoir dénoncé les excès du schématisme haeckelien dans les différentes éditions de *Histoire de la création naturelle*, His s'attaqua à *l'Anthropogénie*, nouvel ouvrage de vulgarisation scientifique qui porte sur l'évolution et le développement de l'être humain. Il s'insurgea notamment contre les nouvelles représentations encore plus indistinctes de la neurulation et les traits anthropomorphiques des cerveaux embryonnaires du poisson et de la grenouille. Ces nombreuses inventions ne sauraient être justifiées par les exigences de la schématisation; la mise en relief de similitudes morphologiques n'excuse pas la production d'images fictives aux dépens du « respect absolu de la vérité des faits » : en se prêtant à « un jeu léger avec les faits », Haeckel « a lui-même renoncé [...] à être rangé à l'égal des chercheurs sérieux »²⁶⁷. Si ces déclarations ont donné un élan à une polémique acrimonieuse

265 His, W. (1880-1885). *Anatomie menschlicher Embryonen*. 3 volumes. Leipzig: F. C. W. Vogel : vol. 1, *Embryonen der ersten Monats* (1880); vol. 2, *Gestalt- und Grössenenentwicklung bis zum Schluss des 2. Monats* (1882); vol. 3, *Zur Geschichte der Organe* (1885).

266 Hopwood, N. (2000). Producing development: the anatomy of human embryos and the norms of Wilhelm His. *Bulletin of the History of Medicine*, 74(1), pp. 42, 43.

267 His, W. (2004). La critique de l'approche phylogénétique (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène, une histoire de l'embryologie moderne fin XVII^e/XX^e siècle* (p. 91-99). Paris: Rue d'ULM, p. 95. cf : His, W., *Unsere Körperform*, p. 171.

entre les deux hommes, l'objet de litige qui s'avéra emblématique de la rivalité entre les deux programmes de recherche est celui des présumés embryons humains possédant une allantoïde vésiculaire qui n'avaient, aux dires de His, jamais été observés. En effet, la controverse autour du cas de l'*embryon de Krause* dépasse largement la question de la probité à l'égard du fait scientifique, opposant les pouvoirs explicatifs et épistémiques de deux *Entwicklungsgeschichten*, soit une « histoire du développement physiologique » naissante, et son pendant phylogénique dominant.

La morphologie vésiculaire de l'allantoïde était connue comme spécifique aux oiseaux et à certains mammifères. Dans son manuel d'embryologie humaine, Kölliker affichait déjà son scepticisme à l'égard de témoignages sur l'observation d'une telle structure chez l'être humain, mais en entrevoyait la possibilité considérant la difficulté de se procurer des spécimens de qualité au stade exact où elle se formerait²⁶⁸. Chez les mammifères supérieurs comme le chien, l'allantoïde en croissance s'élargit et s'ouvre en un énorme sac riche en vaisseaux qui sert éventuellement de pont nutritif entre l'embryon et le chorion, participant à la formation du placenta et du cordon ombilical. Par contre, l'allantoïde des marsupiaux, des oiseaux et des monotrèmes demeure un petit sac vésiculaire rempli de liquide en l'absence de placenta. À partir de prémisses phylogéniques, Haeckel déduisit donc la présence d'une allantoïde vésiculaire préalable au développement placentaire chez l'être humain, bien qu'elle ne forme ultérieurement qu'une tige étroite, n'atteignant jamais une dimension analogue à celle du chien. Il en tira finalement une démonstration de notre origine généalogique :

*L'allantoïde est aussi doublement intéressante, au point de vue de l'arbre généalogique humain : d'abord, parce qu'elle ne se rencontre que chez les trois classes supérieures de vertébrés, chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères; puis, parce que c'est seulement chez les mammifères supérieurs et chez l'homme que le placenta se forme aux dépens de l'allantoïde, aussi les appelle-t-on « placentaliens » [...] Ce fait démontre directement que l'homme provient de ce groupe de mammifères.*²⁶⁹

C'est donc sur une interprétation phylogénique de la loi biogénétique de von Baer qu'est fondée cette inférence anatomique, plutôt que sur une induction empirique directe. Premièrement, la présence de l'allantoïde chez l'ensemble des vertébrés supérieurs révèle son

268 Kölliker, A. *Entwicklungsgeschichte des Menschen*, p. 124.

269 Haeckel, E., *Anthropogénie ou histoire de l'évolution humaine*, p. 240.

importance en tant que structure primitive indifférenciée chez l'archétype ancestral, qui sera à l'origine de la différenciation structuro-fonctionnelle du placenta chez les mammifères supérieurs. Deuxièmement, la généralité taxonomique de la morphologie vésiculaire, associée au type des mammifères, en fait donc l'ébauche de l'allantoïde différenciée des placentaliens. La présence du placenta chez l'être humain permet finalement à Haeckel de déduire le développement primitif d'une allantoïde vésiculaire humaine, conformément à son appartenance phylogénétique.

À la suite des accusations de His, l'anatomiste de Göttingen Wilhelm Krause vit une occasion de mettre en valeur un spécimen de sa collection d'embryons. Dans un court article intitulé *Ueber die Allantois des Menschen (De l'allantoïde de l'homme 1875)*, il décrit et représenta un embryon humain de huit millimètres qu'il estimait âgé d'environ quatre semaines : « one can recognize in the perfectly true to nature [...] figure the surrounding amnion, the budding upper and lower extremities, three gill arches, the heart, the torn yolk sac, and the allantois »²⁷⁰. Haeckel donna un sens épistémologique à cette validation rapide et inespérée : il s'agissait de la preuve définitive du pouvoir de la déduction évolutionnaire et de la supériorité de l'approche synthétique sur l'obsession de l'exactitude inductive et l'angoisse de la distorsion. Bien que l'*Entwicklungsgeschichte* soit une science morphologique, Haeckel rappela qu'elle n'est pas seulement descriptive, possédant une dimension philosophique depuis ses origines baériennes. Aux côtés de la linguistique et des sciences sociales, l'« histoire du développement » est, comme son nom l'indique, *une science historique*²⁷¹. Toute analyse exclusivement concernée par les causes mécaniques *immédiates* du mouvement embryogénétique réduit ainsi son pouvoir explicatif à un tâtonnement aveugle. Seule l'approche phylogénique intègre réellement au cadre explicatif la nature fondamentale de l'ontogenèse : sa nature historique. Au service de cette intégration, le jugement déductif permet d'éclairer les données embryologiques à la lumière du réseau nomologique sanctionné par la tradition, réunissant les avancées de l'anatomie comparée, de la paléontologie, de l'histologie microscopique, de la physiologie et de la théorie darwinienne. Comme le démontre le dénouement du cas de l'allantoïde vésiculaire, ces déductions structurent la recherche

270 Krause traduit et cité par Hopwood, N., *Producing Development*, p. 58.

271 Haeckel, E., *Ziele und Wege*, p. 4, 25.

empirique en vue d'une validation potentielle, ou encore d'une falsification forçant la correction des modèles. Même lorsque les jugements s'avèrent erronés, Haeckel reconnaît néanmoins la valeur heuristique de l'exercice. D'ailleurs, les physiologistes réductionnistes font preuve d'une naïveté remarquable en voulant évacuer la déduction de la rationalité scientifique. Constitutive de la raison humaine, la logique déductive est utilisée inconsciemment et systématiquement, dans l'activité scientifique comme au quotidien. Sur ce point, Haeckel renvoie His aux ouvrages de Kant et de Mill, dont la leçon de philosophie serait susceptible de susciter la valorisation tant des jugements inductifs que déductifs²⁷².

Bien qu'Haeckel présente la schématisation typologique et la logique déductive comme deux types de manifestation d'une seule et même approche synthétique, cette association n'a pourtant rien d'intrinsèque : il serait tout à fait cohérent de défendre l'approche déductiviste tout en adoptant des critères mécaniques d'objectivité réservés aux illustrations scientifiques et didactiques. En vertu d'une certaine éthique de l'image, la représentation graphique préserverait en partie la neutralité empirique visée, plus ou moins indépendamment des cadres théoriques qui lui seraient subordonnés. Une telle représentation incarnerait, et ce dans tout contexte illustratif, la pierre de touche empirique à laquelle tout système théorique non dogmatique devrait ultimement se confronter. Mais en associant son schématisme palingénique à un cadre méthodologique hérité de la tradition baérienne, Haeckel esquive l'atteinte à son intégrité morale en mettant l'enjeu épistémologique au premier plan. On ne saurait toutefois blâmer Haeckel pour une telle association : si His n'y adhère pas explicitement, son accusation de dogmatisme concerne à la fois l'emploi à outrance de la schématisation typologique et le programme haeckelien par laquelle cette pratique se trouve justifiée.

d) W. His, critique du programme haeckelien

Si His critique en effet une phylogénie basée sur les homologues embryonnaires, il tient néanmoins pour compatible l'*Entwicklungsgeschichte physiologique* avec les recherches

272 *Ibid.*, p. 36.

phylogéniques. Il adhère ouvertement à la théorie darwinienne, réitérant « que d'une manière générale le principe de descendance n'est pas artificiel », allant même jusqu'à affirmer « que nous pouvons nous appuyer sur l'un des arbres généalogiques publiés [...] avec la même assurance que si c'était notre propre arbre généalogique, attesté par des documents réels »²⁷³. La phylogénie et l'ontogénie sont donc deux sciences légitimes, mais tant leurs méthodes que leurs objets respectifs doivent être reconnus comme étant distincts. En ce sens, il est du ressort d'une paléontologie appuyée par les études géologiques de recueillir et d'analyser ces « documents » permettant de retracer de manière probante l'arbre généalogique des formes organiques²⁷⁴. Or, la morphologie évolutionnaire tente en effet de remédier à leur état fragmentaire par l'inférence, à partir d'homologies provenant de l'anatomie comparée et de l'embryologie, des relations généalogiques entre espèces étudiées ou déduites. Comme les parentés morphologiques et génétiques ne sont pas toujours équivalentes, cette approche morphologique ne saurait, aux yeux de His, mener à une reconstruction phylogénétique exempte d'embranchements hypothétiques et d'ancêtres spéculatifs. La méthode morphologique n'est donc définitivement pas assez rigoureuse pour faire siéger la phylogénie au rang de science exacte.

His prend ensuite pour cible le cœur de la théorie haeckelienne : la loi biogénétique de la récapitulation. En élevant hâtivement cette idée de Fritz Müller au statut de loi de la nature, Haeckel transforme, toujours selon His, la morphologie en un véritable système dogmatique dont les constructions théoriques répondent principalement à deux problématiques. Greffée à la méthodologie baérienne, la loi biogénétique de la récapitulation : (1) prétend retracer les liens généalogiques entre les espèces par l'analyse, la comparaison et la classification de leurs formes; (2) elle prétend expliquer *la transformation* de ces formes par leur subordination à la phylogénèse, qui en réalité est assurée par une force formatrice (*Gestaltungskraft*) sous le couvert de l'hérédité. En effet, la refonte hisienne de l'*Entwicklungsgeschichte* est d'abord concernée par l'explication ontogénique, dans la mesure où elle tente de supplanter l'explication historique par une explication mécanique. Sur ce point, Haeckel comptait établir la scientificité de ses lois développementales par la médiation de mécanismes héréditaires et

273 His, W., *La critique de l'approche phylogénétique*, p. 91.

274 His, W., *Unsere Körperform*, pp. 160, 161.

adaptatifs qui étaient réductibles à des phénomènes physiologiques (la reproduction et la nutrition), et dont la régularité des effets était observable au niveau morphologique; His se lança donc dans une entreprise de déconstruction de ce « pont causal », visant l'invalidation de ses composants fondamentaux, soit le statut légal de la récapitulation haeckelienne et le rôle épigénétique de l'architectonique héréditaire.

Il rappelle les conditions nécessaires à la dénomination scientifique de loi : (1) une loi exprime la relation entre des processus ou des phénomènes déterminés nécessairement, cette relation étant établie par maintes corroborations empiriques et déductions nécessaires faites en fonction de principes solidement établis; (2) elle doit mener à la prédiction avec exactitude des phénomènes ou des processus qu'elle encadre; (3) elle ne peut subir quelque falsification que ce soit qui entraverait son application particulière. Toute science exacte ne peut ériger une hypothèse ou une théorie en loi sans l'atteinte indéniable de ces trois critères.

Selon His, la présumée « loi biogénétique fondamentale » ne remplit aucune de ces trois conditions. Tout d'abord, His réitère qu'une véritable corroboration de la récapitulation phylogénétique ne peut être établie que sur la base d'inductions paléontologiques. La simple reconnaissance de la ressemblance des formes embryonnaires et anatomiques ne peut être tenue pour preuve; le nouvel éclairage darwinien sur l'ensemble des relations homologues recueillies reste tout au plus une hypothèse en attente de données paléontologiques probantes. À cet égard, les prédictions effectuées dans le cadre du programme de recherche haeckelien, dont la plus ambitieuse reste l'existence ancestrale de la *Gastraea*, risquent d'être reléguées dans une attente indéfinie de confirmation éventuelle. De toute manière, l'hypothèse récapitulative se trouve déjà invalidée par les anomalies évidentes qu'engendre une interprétation au premier degré :

[...] Il est clair que nos embryons actuels parcourent des stades du développement, et surtout des modes de vie que nos ancêtres paléontologiques n'ont absolument pas pu parcourir. Si notre vie embryonnaire actuelle est adaptée à la relation avec l'utérus maternel, nos ancêtres phylo-embryonnaires devaient quant à eux être équipés pour se nourrir de manière indépendante [...] cela revient carrément à renverser tous les principes de la langue des sciences naturelles lorsque, comme le fait Haeckel, on érige une « loi fondamentale » et qu'on parle de « falsification » qu'elle subit dans la nature.²⁷⁵

275 His, W., *La critique de l'approche phylogénétique*, pp. 92, 93.

De manière générale, nous jugeons que la pertinence de cette évaluation critique de la « loi biogénétique » apparaît surtout dans l'incapacité de celle-ci de répondre aux deux premiers critères de légalité; formulé tel quel, le troisième ne rend pas justice à l'application particulière de plusieurs principes élémentaires des sciences naturelles.

Prêtons-nous à l'analyse épistémologique de cette évaluation. Une théorie peut sans doute orienter la recherche vers l'explication et la découverte de nouveaux faits; annexée aux lois baériennes, la théorie darwinienne joua assurément un rôle heuristique dans les recherches révélatrices de Kowalevsky sur le lien entre la corde dorsale et l'origine des vertébrés. Mais His détermine les critères de corroboration et de prédiction à partir d'un empirisme inductiviste. En ce sens, sa mise en garde apparaît fondée : une loi ne saurait se dispenser de véritables confrontations empiriques directes, et la reconstitution paléontologique du parcours phylogénétique constituerait la base empirique nécessaire à un véritable examen scientifique de la thèse récapitulacionniste et de ses prédictions rétroactives. Quant à la question du caractère infalsifiable des lois, His confond ici la falsification et la simple multiplication des conditions causales à l'origine particulière du phénomène. Par exemple, la loi de l'inertie de Newton stipule qu'en l'absence d'influence extérieure, tout corps ponctuel conserve sa vitesse dans un mouvement rectiligne et uniforme. Or, ce principe fondamental de la physique classique ne se retrouve jamais à l'« état pur » dans l'expérience, c'est-à-dire que la saisie des influences extérieures en tant que variables est nécessaire à la démonstration de la loi. Autrement dit, l'invariabilité de la loi n'est pas mise en cause ou « falsifiée » par la variabilité du phénomène et des « influences extérieures » qui prennent part à sa manifestation. La loi biogénétique détermine les modalités fondamentales du processus héréditaire, dont dépend le développement de tout individu généalogique (la biogenèse). En tant qu'effet héréditaire, la séquence palingénétique ne se retrouve jamais telle quelle dans l'expression morphologique du phénomène; la projection physiologique de la séquence morphologique est naturellement un résultat synthétique combinant déterminants héréditaires et influences adaptatives. La loi biogénétique n'est donc jamais falsifiée; c'est plutôt la séquence palingénétique qui l'est par son véhicule physiologique tout au cours de la phylogenèse.

La remise en cause de la loi de la récapitulation s'achève sur l'assimilation de l'hérédité

haeckelienne à une force vitale caractéristique, selon His, des thèses épigénétistes. C'est d'ailleurs à ce stade qu'apparaît le retour au préstructuralisme en opposition à une *Entwicklungsgeschichte* de filiation baérienne, dont l'association à la théorie darwinienne préserverait faussement ses fondements de tout vitalisme originel. Les théories épigénétiques, rappelle His, sont nées de l'impossibilité d'appréhender la formation organique à l'aide de principes mécaniques. S'il reconnaît les énormes progrès réalisés par les théories de la génération de Wolff et de Blumenbach aux dépens d'un préformationnisme primaire, His prétend qu'il est désormais possible d'éviter le travestissement du concept physique de « force » – sa signification scientifique devant se limiter au calcul des écarts de vitesse des masses en mouvement – en perçant peu à peu le mystère des inconnues explicatives par une étude « physiologique » de l'embryogenèse. Ainsi dénonce-t-il les abus conceptuels de Haeckel dans *l'Histoire de la création naturelle*, lorsque celui-ci présente l'hérédité et l'adaptation comme les deux « forces formatrices » [*formbildenden Kräften, Gestaltungskräften*], l'une interne et l'autre externe, de la formation des corps organiques²⁷⁶. Bien qu'Haeckel précise que ces *causae efficientes* n'agissent qu'en tant que « propriétés physiologiques fondamentales », l'analogie douteuse trouvée dans *l'Anthropogénie* entre les forces actives et passives des corps inorganiques (magnétisme des copeaux de fer, locomotive à vapeur, etc.) d'une part, et les déterminants héréditaires exprimés (*Vererbung*) et latents (*Erblichkeit*) d'autre part, rappelle les égarements métaphoriques de la philosophie naturelle. Dans un alliage obscur de notions zoologiques et de métaphysique moniste, Haeckel présente simultanément la force en tant que fonction de la matière, mouvement dans le phénomène, dimension spirituelle de l'être. Cet amalgame ne fait qu'accroître les soupçons à l'égard de l'architectonique héréditaire qui apparaît comme une récupération au goût du jour de la *Bildungskraft* baérienne nécessaire à toute conception épigénétique. En effet, l'explication du développement en tant qu'hétérogénéisation croissante d'un corps embryonnaire initialement homogène, nécessite soit l'intégration d'une cause téléologique ordonnatrice, soit l'actualisation d'une mémoire dont la nature et le fonctionnement resterait, pour l'heure, une projection psychomorphique. Il est vrai que les premiers appareils de type kinétoscopique des

276 His, W., *Unsere Körperform*, pp. 140, 141.

années 1860 offraient déjà des modèles mécaniques pour la projection chronologique de représentations photographiques, donnant ainsi l'illusion optique d'un corps en mouvement²⁷⁷. Le modèle de la récapitulation phylogénétique partage avec eux plusieurs caractéristiques, dont la fixation chronologique des représentations et l'addition successive des images; mais ce parallèle ne saurait franchir le stade de l'analogie et constituer, conformément à la méthode physicaliste de His, une explication formulée strictement à l'aide des principes de la mécanique. Seule la négation de cette homogénéisation initiale au profit d'une relative prédifférenciation germinale évite la résolution analogique d'une architectonique épigénétique qui outrepasserait l'étude des rapports mécaniques entre les parties d'un corps en croissance. Grâce aux techniques de la physiologie, nous n'accédons pas à des « forces » vitales, mais bien aux *processus* causaux sous-jacents qui déterminent les phénomènes morphogénétiques : « la vie de chaque individu est un processus, c'est-à-dire une somme de mouvements liés entre eux et ordonnés selon des lois »²⁷⁸. Selon une perspective oviste assumée, l'hérédité consiste en la simple transmission, lors de la fécondation, d'un mouvement spermatique qui est traduit en irritations de croissance particulières aux régions pré-localisées du germe.

e) Causes historiques ou causes prochaines? L'embryologie en mutation

Le développement d'un organisme n'étant que la croissance différentielle de sa structure primordiale, il reste, une fois la fécondation complétée, fonctionnellement et structurellement indépendant du parcours morphogénétique de l'ensemble de sa lignée. À vrai dire, l'ontogenèse haeckelienne ne dépend, à l'échelle organismique, que de la mémoire du cheminement phylogénétique adapté à la réalité physiologique actuelle, plutôt que du parcours historique comme tel. Reste que la répétition partielle de ce parcours constitue la condition nécessaire à toute progression épigénétique de l'ontogenèse, de la monère indifférenciée

277 D'ailleurs, le physiologiste Étienne-Jules Marey développa un fusil photographique qui prenait 12 clichés à la seconde, permettant de capter le mouvement de corps allant à grande vitesse. L'amélioration du phénakistiscope, appareil muni d'un disque et d'un jeu de miroirs, ainsi que la multiplication des appareils photographiques, mena à la saisie notable du galop d'un cheval par Edward Muybridge en 1886. Pernon, G. (2001). *Histoire du cinéma*. Paris: Jean-Paul Gisserot, p. 5.

278 Texte original : *Das Leben eines jeden Individuums ist ein Process, d. h. eine Summe gesetymässig unter einander verknüpfter Bewegungsvorgänge*. His, W., *Unsere Körperform*, p. 149.

jusqu'aux derniers stades de la puberté. Comme les mécanismes mnésiques qui sous-tendent la récapitulation demeurent pour l'instant inaccessibles à la recherche empirique, seules les études phylogéniques parviennent, selon Haeckel, à expliquer l'ordre morphogénétique du développement. Par exemple, tous les vertébrés développent une corde dorsale, car ils ont tous comme ancêtre commun une espèce voisine de l'*Amphioxus*, qui en fit jadis la précieuse acquisition. Mais, dans une perspective hisienne, l'éclairage phylogénique sur l'évolution de la structure germinale ne pourrait servir d'explication suffisante à sa croissance embryonnaire. En s'opposant à l'explication historique du développement, la réforme physiologique de l'embryologie aspire également au renversement radical du paradigme typologique issu de la théorisation baérienne; car là où Haeckel subordonne l'ontogenèse à un cycle phylogénétique englobant, von Baer comprenait déjà le développement embryonnaire comme la mise en œuvre rationnelle d'une systématique zoologique universelle. Bref, His souhaite libérer l'embryologie de son assujettissement à la pensée typologique, surtout lorsqu'elle confond les explications historiques avec des explications « mécaniques ».

« Dans quelle mesure, s'interroge-t-il, l'histoire phylogénétique d'une forme peut-elle servir à l'explication de cette forme, et comment cette explication s'accorde-t-elle avec l'explication physiologique »²⁷⁹? His illustre l'argumentaire qui répondrait à ces deux problématiques par le cas de la myopie, trait simple dont l'analyse des explications « indirecte » et physiologique est évocatrice. D'emblée, l'explication *directe* de la myopie consiste en celle de l'allongement anormal de l'axe oculaire. Or, les causes de cet allongement sont multiples et variées : (1) il peut être essentiellement attribuable à une forte disposition héréditaire; (2) il peut être acquis « à la suite d'efforts d'accommodation exagérés », tels l'excès de lecture, la faiblesse de l'intensité lumineuse, la petitesse des caractères lus, etc. ; (3) il peut dépendre de la combinaison d'une disposition héréditaire et d'efforts d'accommodation²⁸⁰. Comme chaque cas de myopie est le résultat d'une composition particulière de ces facteurs, l'étude la plus rigoureuse sur ses causes *indirectes* ne parviendrait qu'à une estimation fort approximative sur leur répartition effective. Bref, l'explication physiologique doit primer, car son degré de précision, de certitude et de rigueur scientifique est clairement supérieur à

279 His, W., *La critique de l'approche phylogénétique*, p. 95.

280 *Ibid.*, p. 96.

l'explication « indirecte ». Parallèlement, si « la forme du corps est la conséquence immédiate de la croissance du germe », celle-ci « est [elle-même] la conséquence des propriétés du protoplasme germinale fécondé »²⁸¹; l'analyse morphologique du développement de la structure primordiale, de son différentiel de croissance et des formations parablásticas connexes se trouve ainsi au service de l'appréhension des causes prochaines de l'embryogenèse. Si l'on remonte dans la chaîne causale afin de compléter davantage l'explication du phénomène génétique, on doit inclure dans l'analyse les substances germinales des géniteurs, les modalités physiologiques et conditionnelles de leur production et les conditions de leur fécondation (le point d'entrée du spermatozoïde, par exemple). Regroupant déjà un nombre impressionnant de variables dont l'isolement virtuel s'annonce fort laborieux, ce chaînon doit en principe être répété à l'infini et rétroactivement afin de constituer l'explication phylogénétique finale. Devant l'incommensurabilité de la tâche, le programme haeckelien établi, à l'aide de médiations typologiques et conceptuelles, des relations générales de descendance entre les formes hiérarchisées d'une série généalogique. Véritables raccourcis, ces médiations « permettent de sauter en une étape de nombreux stades de la série », mais sont difficilement susceptibles de déterminer la véritable relation causale *extrêmement indirecte* entre le mode de développement actuel et celui des ancêtres.

S'en tenant au degré de certitude et de précision que procure l'explication mécanique des causes prochaines, His en arrive donc à la conclusion suivante :

*[...] Nous devons nous rappeler que : 1) une déduction phylogénétique de la forme du corps ne rend pas inutile l'explication de cette dernière par les causes prochaines, par les phénomènes accessibles à l'observation qui affectent le germe fécondé, et que 2) l'établissement d'une série même continue d'ascendants ne fournit rien de plus qu'un enchaînement des formes entre elles. Une série de formes successives n'est, il faut sans cesse le souligner, pas une explication, elle ne nous montre que le chemin que l'explication doit suivre. Pour la série phylogénétique, la preuve que les formes doivent se suivre exactement dans l'ordre indiqué, c'est-à-dire l'explication réelle de leur succession au moyen des principes de Darwin ne sera toujours donnée qu'à l'aide d'hypothèses de travail plus ou moins arbitraires.*²⁸²

Hautement significative, cette critique ainsi formulée annonce un tournant imminent dans l'histoire de l'embryologie : en réponse à l'insuffisance manifeste d'une narration historique et

281 *Ibid.*, p. 97.

282 Souligné par l'auteur, *Ibid.*, p. 98.

typologique de la succession morphologique des formes, c'est-à-dire une « histoire du développement » [*Entwicklungsgeschichte*], une *physiologie du développement* ou « mécanique du développement » [*Entwicklungsmechanik*], c'est-à-dire la véritable détermination expérimentale des conditions élémentaires et des processus nécessaires à la réalisation du phénomène génétique, s'établit par paliers successifs. De par sa dépendance à l'*Entwicklungsgeschichte*, la *physique du développement* proposée par His constitue sans doute un palier de transition. La série de formes successives montre toujours le chemin de l'explication, mais His laisse entendre que seule la série embryogénétique est digne de servir de guide à la déduction causale; à l'aide d'une collecte abondante de spécimens et de nouvelles techniques embryographiques, la constitution tridimensionnelle de cette série est la seule susceptible d'offrir un matériel crédible, par lequel sont mécaniquement réunis les chaînons causaux qui sous-tendent *directement* les transformations morphologiques observées. Au contraire, les profondes brèches et les dimensions vertigineuses de la série phylogénique minent sa valeur en tant que support empirique à de telles inférences. Et même réunies par un agent omniscient, ces causes « historiques » ne parviendraient à influencer le développement de l'embryon actuel que de manière si indirecte qu'elles seraient hautement marginales dans le cadre d'une explication scientifique. Bref, Haeckel confond succession temporelle et causalité.

Portant un regard réductionniste sur la tradition baérienne, His mit donc au jour la distinction entre une *cinématique* (étude descriptive des mouvements) et une *cinétique* (théorie causale de ces mouvements) du développement qui sera explicitement établie comme telle par Roux en 1885²⁸³. La cinématique étant constitutive d'une cinétique subséquente, His ne comptait pas substituer aux études morphologiques une physiologie du développement, mais bien subordonner celles-là à celle-ci au nom de la progression de l'embryologie comme science naturelle explicative et prédictive. Par contre, cette subordination devait effectivement mener à la substitution à l'explication phylogénique d'une explication mécanique du développement. Pourtant, l'autorité du programme de recherche haeckelien ne fut pas sérieusement menacée avant l'arrivée de l'*Entwicklungsmechanik*, et ce pour des raisons épistémologiques, méthodologiques et institutionnelles.

283 Voir l'introduction de cette thèse, page 8.

f) *L'ontogenèse est actualisation d'une mémoire : sa spécificité historico-mécanique*

Par son succès académique considérable au cours des deux décennies suivant la publication de *l'Origine des espèces*, la morphologie évolutionnaire investit plusieurs facultés de philosophie à travers l'Allemagne, notamment par la création et le transfert de professorats en zoologie, dont ceux d'Haeckel à Iéna en 1865 et d'August Weismann à Fribourg en 1873²⁸⁴. Au grand regret de His et même de Haeckel, plusieurs jeunes chercheurs, attirés par l'idée de « s'emparer » d'un segment de l'histoire naturelle, choisissaient l'approche morphologique dans l'espoir d'accéder à une gloire instantanée²⁸⁵. Bien implantée dans les institutions universitaires, cette approche appartenait d'ailleurs à une longue tradition, à laquelle Haeckel s'est empressé de s'associer afin de défendre sa crédibilité et celle de son programme de recherche. En ramenant stratégiquement la critique de His à une rivalité archaïque entre la morphologie et la physiologie réductionniste, Haeckel se présenta comme l'actuel représentant d'une tradition respectable marquée par les travaux de Goethe, Cuvier, von Baer, J. Müller, Richard Owen, Milne Edwards, etc.. Carl Ludwig clamait, rappelle-t-il, que les sciences morphologiques n'avaient aucune légitimité scientifique, discréditant du même coup des disciplines aussi estimées que la systématique zoologique, la botanique, l'anatomie comparée, l'histologie et l'embryologie²⁸⁶. Le renouvellement évolutionnaire de la morphologie, et particulièrement de *l'Entwicklungsgeschichte*, serait ni plus ni moins victime du même acharnement, cette fois de la part d'un disciple de Ludwig voulant conquérir le domaine de l'embryologie.

Selon Haeckel, l'obsession de la certitude et de la précision mathématique limite l'approche réductionniste à l'étude des mouvements connaissables des molécules et des atomes, tandis qu'il ne s'agit que d'une infime section de l'anatomie, de l'embryologie, et même de la physiologie. Restreint par ce carcan de la nécessité, His réduirait la complexité du développement des vertébrés à la simple formation de plis sous la croissance du disque

284 Nyhart, L., *Biology Takes Form*, p. 91.

285 His, W., *On the Principles of Animal Morphology*, p. 289.

286 Haeckel, E., *Ziele und Wege*, p. 34.

germinal : mais la simple description « mécanique » des plis embryonnaires n'est pas une explication. Contrairement aux cristaux, pour lesquels une étude pro-morphologique des rapports stéréométriques et mécaniques suffit (*GM I* 378-380), les formes organiques sont des êtres fondamentalement historiques, car leur manifestation physiologique est l'expression d'une mémoire transmise et renouvelée à chaque cycle généalogique. Cette mémoire légitime d'ailleurs la pensée typologique qui rend compte de la mise en œuvre de véritables plans architecturaux conservés par le support héréditaire. En effet, écarter cette dimension historique de l'explication sous le joug du dogme physicaliste revient à nier la spécificité même du vivant. Haeckel persiste et signe : l'« histoire du développement » demeure conçue en fonction de la nature de l'objet biologique, car comme l'indique son nom, cette science est fondamentalement *historique* et *morphologique*, nonobstant le soi-disant tournant « physiologique » auquel His voudrait bien la soumettre. Cette spécificité méthodologique de l'*Entwicklungsgeschichte* sonnera d'ailleurs le glas du projet hisien, et c'est à partir de ce constat que Roux verra l'exigence de définir une nouvelle discipline à la fois embryologique et expérimentale.

Mais rappelons que pour Haeckel, l'explication phylogénique est également de nature mécanique, dans la mesure où les concepts et modèles qui la constituent se réfèrent à différents niveaux d'organisation individuelle qui sont d'abord établis par l'analyse morphologique. Elle suggère également un trajet analytique vers le phénomène physiologique; les progrès de l'histologie microscopique et de la chimie organique sauront ainsi éclairer les conditions matérielles et les mécanismes élémentaires. Fort de cette réduction théorique, le morphologiste défend ainsi le caractère nomologique de la récapitulation. Se présentant comme une version renouvelée de la loi biogénétique de von Baer, celle-ci est supportée, conformément au système de Mill²⁸⁷, par des relations constantes de succession et de similitude entre les phénomènes morphologiques observés. C'est ensuite par un acte de rationalisation que les relations typologiques induites sont révisées et combinées en un ensemble de relations phénoménales provenant d'une pluralité de disciplines; la loi de la récapitulation les intègre finalement dans un cadre explicatif transformiste qui assure

²⁸⁷ Voir la page 76 du deuxième chapitre de cette thèse pour un exposé plus détaillé sur les liens entre la méthodologie haeckelienne et l'empirisme de J. S. Mill.

l'unification systématique du réseau théorique.

Il serait ainsi réducteur de définir uniquement l'*Entwicklungsgeschichte* comme une cinématique; Haeckel dénonce à cet égard une pratique exclusivement *embryographique* épurée de tout éclairage théorique, tandis que le rôle de la réflexion philosophique est de précisément procurer une signification épistémique aux données recueillies²⁸⁸. En remplacement de l'application stérile de la méthode réductionniste aux études embryologiques, il suggère finalement un retour à une physiologie plus inclusive, destinée à l'*étude générale des fonctions* (Haeckel déplore d'ailleurs que la *Schuhl-Physiologie* ne se soit pas davantage intéressée à l'étude des fonctions physiologiques de l'hérédité et de l'adaptation). L'« histoire du développement des fonctions » offrirait un complément fécond aux recherches morphologiques en cours; Haeckel propose même les néologismes *physiogenie* (histoire du développement ontogénétique des fonctions) et *physiophilie* (histoire du développement phylogénétique des fonctions) en guise de commémoration de ce partenariat apparemment souhaité²⁸⁹. Ouverture apparente, car cette main tendue aux physiologistes « modérés » qui allient, comme A. Kölliker, études morphologiques et analyse fonctionnelle, présuppose la disqualification du programme de recherche de Ludwig.

g) Complémentarité méthodologique et incompatibilités théoriques

En définitive, nous avons affaire à deux critères de scientificité, appartenant respectivement à deux programmes de recherche rivaux au sein d'une même discipline embryologique, dont chacun comporte une portée explicative et critique positive, de même que les excès de la généralisation projetée de ses dogmes méthodologiques. D'une part, le pouvoir explicatif de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne est à la hauteur de la riche complexité historique des êtres vivants; elle parvient en effet à articuler de manière cohérente la raison suffisante des développements ontogénétiques et phylogénétiques. De plus, la valeur heuristique de la théorie de la recapitulation est indéniable; elle offre notamment une explication causale inédite de l'épigenèse formelle et, par sa nature héréditaire, permet le

288 *Ibid.*, pp. 4, 66.

289 *Ibid.*, pp. 92-95.

renouvellement phylogénique de la tâche taxonomique de l'embryologie baérienne. Se faisant, elle ouvre la voie aux modèles ultérieurs – particulièrement ceux de Nägeli, De Vries, Weismann, Driesch et Hertwig – qui traduiront à leur tour le schème typologique de manière causale et fourniront ainsi les pistes de sa future précision analytique. Par contre, il ne pouvait s'agir d'une loi positive selon les critères amenés par His. Principe nucléaire du programme de recherche haeckelien, la récapitulation faisait bel et bien figure de dogme fondateur de l'histoire phylogénique du développement, comme en témoigne l'attitude réfractaire de Haeckel envers une recherche des causes prochaines de l'embryogenèse et de compléments explicatifs potentiels. D'autre part, le respect de His pour l'objectivité mécanique du matériel embryologique vint mettre à l'épreuve le programme haeckelien. Alors que la réception houleuse de la théorie de la *Gastrea* (plusieurs morphologistes de renom s'y opposèrent, tels C. Claus et C. Semper) rappelait la présence d'anomalies qui gênaient le modèle récapitulatif, His mit sagement en garde contre son application dogmatique et dressa un portrait convaincant d'une dimension négligée du développement : le corps embryonnaire en croissance comme système mécanique. Certes, le dogme de la nécessité aux fondements de la méthodologie hisienne eut comme conséquence de suspendre la spécificité biologique de l'embryogenèse, limitant ainsi de manière significative son pouvoir explicatif; privé d'ajustements opératoires, le modèle mécaniste se trouva dépassé par les exigences empiriques du phénomène développemental. Tel que mentionné précédemment, l'inconnue physiologique derrière l'architectonique développementale n'était que partiellement résolue par la préformation d'une structure primordiale, laissant l'énigme causale de la croissance différentielle à la merci d'une hypothèse ondulatoire étonnamment « philosophique ». Cette brèche explicative est élargie par la dépendance génétique envers d'obscures formations « parablastiques » aussi fondamentales que la colonne vertébrale, le crâne ou le cœur. Résultat : la théorie parablastique anéantit d'un seul coup, s'exclame Haeckel, la moitié de l'anatomie comparée²⁹⁰! Pourtant, plaide toujours Haeckel, celle-ci nous permet d'assister à la complexification progressive d'un organe, et *a fortiori* d'en comprendre les mécanismes. Enfin, l'économie d'une force héréditaire formatrice constitue un avantage non négligeable du modèle hisien, qui laisse présager une progression

290 *Ibid.*, pp. 32, 33.

des études embryologiques en dépit d'une stagnation possible des recherches sur l'hérédité.

De manière rétrospective, il apparaît ainsi légitime que plusieurs voix, comme celle d'Yves Delage, soulignèrent la complémentarité des deux approches :

*L'explication fournie par la loi biogénétique ne dispense pas de chercher les causes immédiates du développement [...] Celle-ci n'intervient que médiatement et en déterminant une constitution particulière du germe initial. Mais, ce germe étant donné, on peut se demander quelles causes le poussent à parcourir un cycle évolutif déterminé aboutissant à une certaine forme définitive.*²⁹¹

Sur ce point, Haeckel semble avoir vu juste : cet arrimage méthodologique n'est possible qu'en vertu de la *médiation mécanique* qui assure l'accomplissement physiologique de la récapitulation phylogénétique. D'ailleurs, le théorie causale de Salmon²⁹², qui a été récemment reprise par Craver (2001), plaiderait en faveur de la nature causale de la relation entre la phylogenèse et l'ontogenèse. En effet, Craver discrimine entre l'aspect *étiologique* et l'aspect *constitutif* de l'*explanans*, le premier révélant rétrospectivement la portion passée du réseau causal, le deuxième ciblant les mécanismes internes de l'*explanandum*, son organisation immédiate²⁹³. Une telle jonction des approches profiterait à l'explication de plusieurs traits développementaux comme celle de la gastrulation, ou encore celle du disque germinale; mais, particulièrement dans ce dernier cas, le choc provient de prémisses théoriques qui sont extrinsèques aux perspectives méthodologiques qui définissent l'échelle causale de l'*explanans*. Tandis que His voit dans le disque germinale le substrat prédéfini des régions organogénétiques, son adversaire y déduit une adaptation morphologique à la présence du *vitellus* : cette origine cœnogénétique invalide, selon Haeckel, la théorie préstructuraliste par le dévoilement de la nature circonstancielle de sa structure-modèle²⁹⁴. Hormis la rivalité institutionnelle des programmes de recherche, l'une des principales pierres d'achoppement de la réunion de la physiologie et de la morphologie évolutionnaire était donc le renouvellement inattendu de l'opposition entre préformation et épigenèse; ces heurts restaient pourtant

291 Delage, Y., *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, p. 469.

292 Salmon, W. (1984). *Scientific Explanation and the Causal Structure of the World*. Princeton: Princeton University Press.

293 "The explanandum is an event or a type of event and the explanans reveals the antecedent mechanisms by which the event occurred/occurs." Craver, C. (2001). Role functions, mechanisms, and hierarchy. *Philosophy of Science*, 68(1), pp. 69, 70.

294 Haeckel, E., *Ziele und Wege*, pp. 21-24.

périphériques au débat méthodologique qui alimentait la polémique. Concluons sur l'importance de l'épigenèse baérienne comme élément théorique de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne; dans une perspective physicaliste, le renouvellement de la thèse préstructuraliste apparut nécessaire au dépassement de la pensée typologique par une nouvelle science physiologique du développement.

* * *

Symbole de la supériorité de la méthode phylogénique, l'embryon de Krause, qui arborait fièrement la vésicule anticipée, se trouva exposé aux côtés du schéma original dans la troisième édition de l'*Anthropogénie* (1877)²⁹⁵; l'immense potentiel prédictif de la loi biogénétique était apparemment incarné dans cette minuscule ampoule, modeste mais radieuse. Or, plusieurs éminents spécialistes n'en furent pas éblouis pour autant, à commencer par Kölliker, qui envisageait une origine pathologique, comme c'était le cas de plusieurs embryons avortés qui terminaient dans les laboratoires. En réalité, le spécimen de Krause était si atypique que ni le physiologiste de Kiel, Victor Hensen, ni le professeur d'embryologie de Graz, Victor von Ebner, n'étaient en mesure de le considérer comme un cas digne d'une

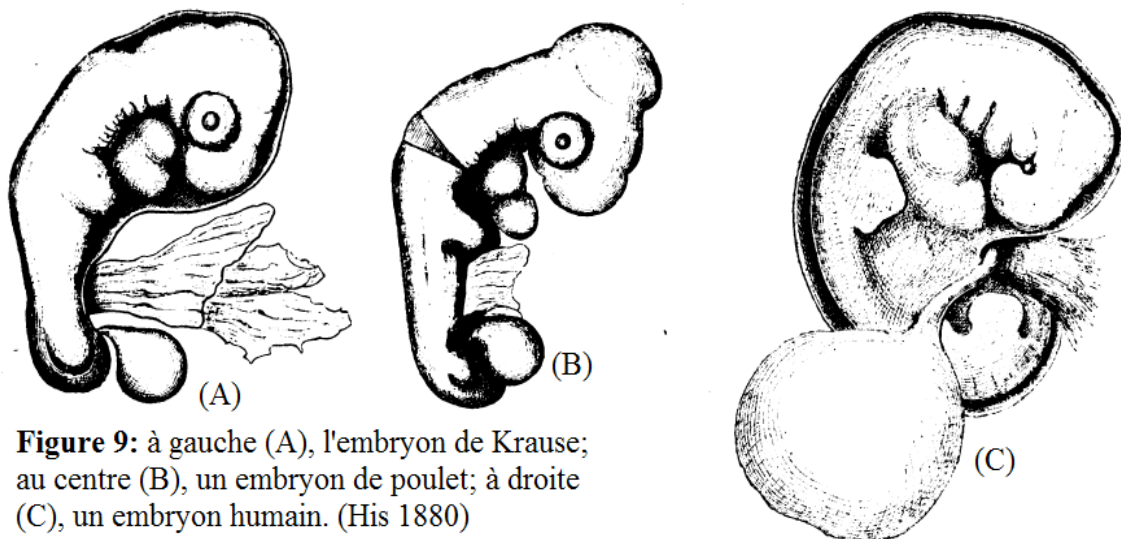


Figure 9: à gauche (A), l'embryon de Krause; au centre (B), un embryon de poulet; à droite (C), un embryon humain. (His 1880)

295 Haeckel, E. (1877). *Anthropogénie*. (3^e éd.). Leipzig: Wilhelm Engelmann, pp. 307, 308.

révision de l'anatomie humaine²⁹⁶. Persuadé qu'il s'agissait d'un leurre, His fit de cet embryon le cheval de bataille de son propre programme de recherche. Après avoir personnellement exprimé son scepticisme auprès de Krause, il se lança dès 1878 dans une vaste entreprise embryographique, recueillant auprès de nombreux médecins une collection abondante d'embryons humains de qualité supérieure. La monographie résultante marqua la première standardisation rigoureuse de l'anatomie embryonnaire humaine, indépendante de toute subordination typologique. Consacré au premier mois du développement humain, le premier volume (1880) abordait avec une précision remarquable la question de l'allantoïde humaine, et His y comparait l'embryon de Krause avec ses propres résultats embryologiques, premièrement par la présentation d'un embryon humain, deuxièmement par la juxtaposition de celui-là et d'un embryon de poulet au même stade (figure 9). Tant le fossé qui sépare l'embryon humain des deux autres que la parenté morphologique de ceux-ci est frappant; la grosseur du cerveau, la proéminence de l'arc du gosier, le bombement du dos et le gonflement du foie font partie des traits les plus distinctifs de l'embryon humain, tandis que les yeux protubérants et l'allantoïde vésiculaire réunissent le spécimen mythique au poulet : « à cet égard, les figures de Krause ressemblent beaucoup plus à un embryon d'oiseau, qu'à un [embryon] humain »²⁹⁷. Son intégrité menacée, Krause se replia sur la thèse de Kölliker et tenta une explication pathologique : une perturbation au niveau de la circulation nutritive aurait mené à la formation précoce de l'allantoïde, qui n'aurait toutefois pas suffi à rétablir l'équilibre hydraulique. Mise à part cette anomalie, persistait Krause, l'embryon était tout à fait conforme aux autres spécimens de sa collection, ainsi qu'à ceux illustrés par R. Wagner²⁹⁸. Malgré la rigueur incontestable du travail de His, la thèse de l'anormalité était, à ce stade, toujours perçue par la plupart des embryologistes comme une position mitoyenne et raisonnable entre la déduction programmée de Haeckel et le scepticisme de His, ce dernier délogeant radicalement l'objet du litige de la sphère des mammifères. Mais la pression s'accroissait sur Krause afin qu'il dévoile sa provenance, les circonstances de son acquisition et qu'il donne finalement accès à cet embryon énigmatique. La réputation de l'anatomiste de Göttingen étant désormais en jeu, il

296 Hopwood, N., *Producing Development*, p. 60. cf : His, W., *Embryonen der ersten Monats*, p. 69.

297 *Ibid.*, pp. 70, 71.

298 Hopwood N., *Producing Development*, p. 63.

valait mieux le rendre public, se montrer collaboratif, et ainsi éviter l'accusation de mystification volontaire. Le 4 avril 1882 à Göttingen, à l'occasion du cinquantième anniversaire de la graduation doctorale du grand anatomiste Jacob Henle, quelques embryologistes dont Kölliker, Wilhelm Waldeyer et Carl Hasse purent observer en retrait l'objet convoité (His n'étant pas un ancien étudiant de Henle, il ne put assister à l'exposition planifiée). Le jugement de Kölliker et de Waldeyer fut catégorique : il s'agissait bel et bien d'un oiseau, données microscopiques supplémentaires à l'appui²⁹⁹.

Le dénouement de cette saga est certainement emblématique d'une tendance méthodologique de plus en plus prononcée vers le délaissement d'une objectivité typologique au profit d'une exactitude mécanique croissante. Cette transition est, en principe, défavorable tant à la méthode phylogénique en embryologie qu'à une épigénèse formelle dépendant du modèle typologique hérité de von Baer. En principe, le discrédit définitif de l'embryon de Krause se prolonge en ce qui concerne la récapitulation archétypale et vient en appui à l'idée d'une prédifférenciation embryonnaire dont l'accessibilité empirique est facilitée plus que jamais par les innovations embryographiques. Pourtant, l'intégration théorique des anomalies en tant que traits cœnogénétiques mettait à l'abri le programme de recherche haeckelien contre une falsification à coups de dissemblances morphologiques ponctuelles et isolées. C'est d'ailleurs en vertu de ce pouvoir d'assimilation de la théorie haeckelienne que Julius Kollmann interpréta rétrospectivement cette polémique comme une démonstration insoupçonnée de sa validité; si des anatomistes qualifiés et réputés prennent des années à distinguer un embryon humain d'un embryon d'oiseau, c'est forcément en raison de la grande similitude des stades qui réunit l'ensemble des vertébrés³⁰⁰. En comparant les projections cinématiques, il est toujours possible de mettre plus ou moins en relief la répétition ou la différence : la force de la théorie haeckelienne est d'anticiper diverses combinaisons phénoménales des deux catégories, mais dans lesquelles domine toujours la répétition en tant que trame homologique primaire, le pari étant que la conservation de cette trame serait garante de la progression fonctionnelle de l'organisation biologique en développement. En somme, ni les prémisses méthodologiques de His ni ses avancées empiriques ne pouvaient parvenir à renverser de manière convaincante une

299 *Ibid.*, p. 67.

300 *Ibid.*, p. 69.

épigénèse typologique abritée par la morphologie évolutionnaire. Afin de sortir de cette impasse épistémologique, Wilhelm Roux devra tout d'abord réaliser une synthèse audacieuse et originale des deux théories développementales.

3.4 Conclusion

Dans le cadre de ses *Institutiones medicae* (1708), le maître de Haller, Herman Boerhaave (1668-1707), avait notamment communiqué sa doctrine iatomécaniste de la manière suivante :

[...] On trouve en effet dans le corps des appuis, des colonnes, des poutres, des bastions, des téguments, des cordes, des leviers, des aides de levier, des poulies, des pressoirs, des soufflets, des cribles, des filtres, des canaux, des auges, des réservoirs. La faculté d'exécuter ces mouvements par le moyen de ces instruments s'appelle fonction : ce n'est que par des lois mécaniques que ces fonctions se font, et ce n'est que par ces lois qu'on peut les expliquer.³⁰¹

Au cours de son histoire, la physiologie mécaniste se développa par une riche diversité de synthèses méthodologiques, où l'épistémologie newtonienne s'est plus ou moins ajustée aux exigences empiriques du phénomène vital. Mais la remarquable résonance des propos de Boerhaave dans l'embryologie de His met en évidence chez ce dernier une stricte application physicaliste des modèles et analogies mécaniques à l'étude du phénomène développemental. C'est comme si la mise au monde d'une physiologie du développement impliquait d'abord, dans une refondation de la science embryologique sur des bases apodictiques, la *tabula rasa* de la pensée typologique et autres emprunts conceptuels à la morphologie. La méthodologie réductionniste s'avérait l'outil de prédilection pour entreprendre une telle épuration théorique, accompagnée d'une édification prudente et nécessaire des principes fondamentaux d'une physique du développement. La réunion de ses conditions techniques de possibilité, comme le sectionnement par microtome, le perfectionnement des techniques de fixation du matériel histologique et l'élaboration d'une méthode de projection tridimensionnelle, était à la hauteur de ses ambitions épistémiques. La reconstitution stéréométrique du développement redonnait corps au développement embryonnaire, tout en le munissant des instruments nécessaires à son

301 Boerhaave cité par Duchesneau, *La Physiologie des Lumières*, p. 167.

exécution mécanique. Si les schémas de His ne combinent pas les leviers, poulies et cribles de Boerhaave, ou encore les soupapes, pendules et cordonnets de Marey, la répétition combinatoire d'une variété de types de torsion, de fendage et de fixation de tubes de caoutchouc parviendrait pourtant à partiellement imiter un système embryogénétique de refoulements, d'invaginations, de saillies, de cavités, d'étirements, de resserrements, de points de tensions, de ruptures et de clivages. Comme la reproduction artificielle permet la réunion de conditions causales nécessaires à la réalisation empirique du phénomène, His projette ainsi ses moyens d'expérimentation sur l'*explanandum* développemental : le cerveau en croissance est, entre autres choses, un tuyau aux parois moyennement élastiques. En réponse à l'exigence de nécessité dictée par les sciences exactes, l'épistémologie newtonienne se trouve donc cantonnée à une rigoureuse déduction des rapports mécaniques entre les parties d'un tout en croissance morphologiquement représenté.

Dans cet acte de refondation, le principe de la préstructuration des régions germinales ainsi que celui de la croissance inégale des parties formeront les assises d'une « histoire physiologique du développement ». Ici encore, la prédétermination structurelle est prescrite par les modèles géométrico-mécaniques. En effet, His partage le scepticisme de Haller envers le postulat épigénétique d'une faculté organisatrice attribuable à une composition chimique particulière de la matière germinale; cette invention téléologique est d'autant plus suspecte lorsqu'elle se trouve métamorphosée en une projection psychomorphique des formes ancestrales mémorisées sous le couvert d'une cause « physiologique ». Comme il n'y a pas d'effet mécanique sans structure, le primat d'une structure primordiale apparaît comme l'unique explication intelligible d'un ordre physiologique minimal. Le déploiement tridimensionnel de cette plaque germinale est mené suivant la synchronisation orientée de rythmes de croissance aussi nombreux que sont les différents points organogénétiques; cette orchestration prédéterminée par l'impulsion héréditaire engendre des configurations architecturales transitoires qui participent à un système de forces, jouant tantôt un rôle de soutien, tantôt de traction dans l'économie mécanique du corps embryonnaire. À l'instar de la fibre primordiale de Haller, le disque germinal de His forme la raison suffisante de la structure anatomique de l'animal adulte. Bien que la structure archiblastique soit entièrement

prédifférenciée en ses points germinaux, l'omniprésence des parablastes en fait également un réseau initial et partiel de développement des tissus. Or, Haller distinguait également les productions organiques intégrées, qui trouvent leur équivalent hisien dans les formations parablastiques, des simples modifications mécaniques de la structure préexistante³⁰². Provenant d'une ébauche archiblastique, les formations parablastiques font chez His l'objet d'une différenciation épigénétique lors de leur détachement de la structure-mère; mais ces développements se font en étroite coordination avec la croissance de l'archiblaste, de sorte à exclure toute autonomie de croissance qui revendiquerait un *telos* à sa source. Reste que His n'a ici d'autre choix que de déroger manifestement à son cadre physicaliste au profit d'une analyse proprement empiriste afin d'intégrer à son système les formations histologiques les plus résistantes au modèle mécaniste et à la logique préstructuraliste qui en découle. Mis à part la distinction des contextes épistémologiques, les principales divergences méthodologiques entre Haller et His concernent le statut de la réduction mécaniste dans l'explication physiologique. Au physiologiste il n'est pas permis, nous dit Haller, « de s'occuper uniquement des corps simples, les plus faciles à définir : le physiologiste diffère donc doublement du géomètre qui tire les principes de son art de cet art même et ne rencontre donc que lignes, points, et autres éléments d'une étonnante simplicité à traiter »³⁰³. Devant l'apparence d'une violation systématique des principes de la mécanique par des phénomènes vitaux d'une incommensurable complexité, Haller n'hésite donc pas à renoncer à la certitude de la réduction mécanique au profit d'une généralisation empirique qui relève plus ou moins de la conjecture. Voulant se démarquer nettement de la méthode morphologique et ainsi imposer à l'*Entwicklungsgeschichte* un critère mécanique d'objectivité et de scientificité, His plaide pour sa part en faveur du respect de la ligne physicaliste, bien qu'elle soit souvent dépassée par les anomalies phénoménales spécifiques du vivant.

À notre connaissance, cette relation manifeste, et pour le moins étonnante entre His et Haller (et potentiellement Bonnet), a été jusqu'ici négligée par les quelques commentateurs de la méthodologie hisienne (Gould, Maienschein, Nyhart, Hopwood). Pourtant, cette réhabilitation de la pensée préstructuraliste s'avéra une heuristique hautement féconde à un

302 *Ibid.*, p. 450.

303 Haller cité par Duchesneau, *Ibid.*, p. 203.

moment où la théorie protoplasmique devait être rapidement réinventée sous la progression de l'histologie microscopique. L'acceptation d'une certaine structuration proto-morphologique supplanta rapidement l'idée d'une « monère » homogène et totalement indifférenciée, qui apparaît polaire à celle d'un animacule miniature. Ray Lankester anticipa dès 1877 la découverte prochaine de structures moléculaires individualisées dans le protoplasme, tandis que Whitman reconnaissait la différenciation histologique dès les premiers clivages de l'œuf³⁰⁴. Ce nouvel intérêt pour la structure germinale et son conditionnement des clivages subséquents stimula également des recherches en botanique, qui menèrent à la formulation par Sachs de deux règles générales sur le clivage des plantes : (1) la cellule tend généralement à se diviser en deux parties égales; (2) chaque nouveau plan de division tend à croiser le plan précédent par un angle droit³⁰⁵. Combinées à l'étude par Francis Balfour et de O. Hertwig sur les influences mécaniques des rythmes de division, ces règles furent précisées et associées à de nombreux facteurs mécaniques, mais ne s'avérèrent finalement fondées que dans les premiers stades du développement; chez les annélides et les mollusques par exemple, ces règles étaient régulièrement enfreintes en guise de compensation pour une progression défavorable. Wilson en vint donc à la conclusion suivante :

*All these considerations drive us to the view that the simpler mechanical factors, such as pressure, form, and the like, are subordinate to far more subtle and complex operations involved in the general development of the organism [...] We cannot comprehend the forms of cleavage without reference to the end-result; and thus these phenomena acquire certain teleological character [...] This has been clearly recognized in various ways by a number of recent writers. Roux, while seeking to explain many of the operations of mitosis on a mechanical basis, holds that the position of the spindle is partly determined by "immanent" nuclear tendencies.*³⁰⁶

Confortant partiellement la biologie haeckelienne, cette analyse confirme l'irréductibilité du développement organique aux principes de la mécanique. Mais là où Haeckel concevait une spécificité historique rendue possible par la simple conservation physiologique d'un parcours phylogénétique, Wilson témoigne de comportements qui excèdent la simple mise en forme du passé héréditaire : l'ontogenèse serait bel et bien chargée, tel que l'avait conçu von Baer, d'une

304 Whitman, C. O. (1878). The embryology of Clepsine. *Quarterly Journal*, XVIII, p. 49.

305 Souligné par Wilson, (1919). *The Cell in Development and Inheritance* (2^e éd.). New York: The Macmillan Company. p. 362.

306 *Ibid.*, pp. 376, 377.

finalité intrinsèque à son mouvement. Bien qu'elle ne fasse l'unanimité, cette réhabilitation de la téléologie vitale met, à première vue, en péril la réunion des disciplines scientifiques sous une heuristique mécaniste commune; ce regroupement avait notamment été rendu possible par la théorie de la descendance, qui ramenait le développement et l'évolution des êtres organisés à des mécanismes physico-chimiques d'hérédité et d'adaptation. Or, l'une des contributions les plus insoupçonnées de Roux est l'établissement d'une distinction entre une cause téléologique (transcendante) et les *dispositions finalitaires* [zweckmässig] immanentes à l'ordre physiologique, renouant ainsi avec l'heuristique téléo-mécaniste de Virchow. En associant ces dispositions à des « tendances nucléaires », c'est-à-dire à des déterminations héréditaires, le fondateur de l'*Entwicklungsmechanik* ne s'inscrit donc pas en rupture avec la synthèse darwinienne. Au contraire, son tout premier ouvrage théorique, *La Lutte des parties dans l'organisme* (1881), constituera une véritable *synthèse physiologique du darwinisme*, où se conjugueront conditionnement héréditaire, facteurs mécaniques et sélection naturelle au sein d'une seule et même théorie épigénétique du développement.

Chapitre 4

La Lutte des parties dans l'organisme (1881) : une synthèse physiologique du darwinisme

Des influences diverses prédisposèrent Wilhelm Roux à l'innovation méthodologique dont il fit preuve. Grand lecteur de Kant, Roux assista à plusieurs séminaires de Haeckel qui attirait nombre d'étudiants enthousiasmés par son enseignement à la fois substantiel et passionné. À l'époque où Roux étudiait la médecine à l'Université d'Iéna, Haeckel, au sommet de sa carrière, avait donné un second souffle à l'Institut de zoologie et donnait des conférences dans des domaines aussi divers que la zoologie générale, l'histoire naturelle des vertébrés, l'embryologie, l'anthropologie et l'histologie humaine³⁰⁷; si l'influence de ce charismatique disciple de Darwin sur le jeune Roux est indéniable, ce dernier prit ses distances à l'égard de cet héritage théorique lorsqu'il quitta l'ambiance romantique d'Iéna pour Breslau en 1879, où il se serait intégré, aux côtés du physiologiste Gustav Born, à un milieu plus propice à l'expérimentation et à l'élaboration méthodologique de la « mécanique du développement » [*Entwicklungsmechanik*].

« If the science of embryology has an hero, it is probably Wilhelm Roux because he, through the force of his thinking, writing and experimentation, changed the direction of embryology from interest in evolution and teleology to a concern with mechanisms, or in the language of those times, from final to efficient causes »³⁰⁸. Ce commentaire de Jonathan Bard représente parfaitement l'image typique que la postérité a du chef de file de l'*Entwicklungsmechanik*. À première vue, devant l'héritage de cet ardent promoteur de son propre programme de recherche, *Der Kampf der Theile im Organismus (La Lutte des parties dans l'organisme 1881)*³⁰⁹ semble faire classe à part, voire être une brève erreur de parcours,

307 Churchill, F. B. (1975). « Roux, Wilhelm » dans C. Gillispie (dir.), *Dictionary of scientific biography* (Vol. 11). New York: Scribner, p. 570.

308 Bard, J. (1990). *Morphogenesis. The Cellular and Molecular Processes of Developmental Anatomy*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 11.

309 Roux, W. (1881). *Der Kampf der Theile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre*. Leipzig: W. Engelmann. Dorénavant, cette référence sera citée à même le texte sous l'abréviation *KdT* (pour *Kampf der Theile*) entre parenthèses, suivie du numéro de page. Pour une traduction en français : (2012). *La Lutte des parties dans l'organisme. Contribution pour un perfectionnement de la théorie de la finalité mécanique* (Traduit par L. Cohort et al.). Paris: Éditions

l'ouvrage « philosophique » d'un jeune chercheur ambitieux et téméraire. L'entreprise n'est pas mince : démontrer que l'ontogenèse est sous-tendue par une lutte pour l'existence au sein même de l'organisme où s'opère une sélection interne des parties à de multiples niveaux. Ce mécanisme darwinien aux dimensions ontogénétiques serait également responsable : (1) de l'organisation de dispositions « finalitaires » [zweckmässig] et de leurs rapports; (2) de la conservation de variations adaptatives et optimisées, par lesquelles la lutte des parties aurait un rôle évolutif supérieur à la sélection naturelle darwinienne. Devant cette envergure du projet, il n'est donc pas étonnant que son mentor à Iéna, Gustav Schwalbe, un anatomiste particulièrement intéressé par la mécanique du développement, l'ait prié de ne plus jamais publier un tel livre « philosophique » s'il aspirait à occuper un poste dans un institut d'anatomie!³¹⁰

Cette sévérité resta pourtant vraisemblablement marginale, et l'ouvrage du jeune Roux jouit d'un certain succès auprès des figures de proue des sciences biologiques européennes. Malgré les difficultés que lui posaient l'aridité de la prose de Roux et sa propre maîtrise rudimentaire de la langue allemande, Darwin sut en abstraire les principes généraux et proclama à Georges Romanes que *La Lutte* était « le livre le plus significatif sur l'évolution qui ait paru ces dernières années »³¹¹. Pour sa part, Haeckel réserva plusieurs pages à l'ouvrage dans la huitième édition de sa *Natürliche Schöpfungs-Geschichte* (1889) et conclut qu'il était le plus important produit récent de la vaste littérature darwinienne. August Weismann était également un lecteur enthousiaste de *La Lutte*, y reconnaissant la valeur des explications en termes de processus adaptatifs. Enfin, Roux vante, dans son avant-propos à la seconde édition de 1895, la large contribution de l'ouvrage à des disciplines aussi diverses que la biologie évolutionnaire, la physiologie, l'immunologie et l'orthopédie.

Contrastant avec le portrait qu'en offre Jonathan Bard, Roux non seulement s'intéresse hautement aux mécanismes évolutionnaires, mais surtout, il aborde d'emblée le problème des relations *fonctionnelles* entre les parties et leur orientation finalitaire. Contrairement à certains

Matériologiques.

310 Churchill, F. B. (1966). *Wilhelm Roux and a Program for Embryology*. (thèse de doctorat), Université Harvard, Cambridge, p. 140.

311 Roux, W. (1895). Vorwort zum zweiten Abdrucke [Avant-propos de la 2e édition de *La Lutte*]. Dans *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen*. Leipzig: Wilhelm Engelmann, p. 141.

confrères physiologistes qui excluent d'emblée la question téléologique, Roux, à l'instar de Charles Darwin³¹², propose un système mécanique complexe empiriquement validé qui soutiendrait et expliquerait l'émergence, le maintien et la transformation de dispositions finalitaires réelles et intégrées en une intime corrélation morphologico-fonctionnelle. S'il est quelque peu abusif de décrire *La Lutte* comme « un cas étrange de théorie mécaniste qui, contre les explications organicistes, néanmoins se réfère, même avec précaution, à divers concepts vitalistes »³¹³, nous verrons que la terminologie rouxienne contient son lot de sémantique finaliste, particulièrement lors de l'exposé sur la lutte des parties : l'individualité schématisée de ces parties, interprétée selon la métaphore républicaine du rapport entre le citoyen et sa collectivité, suggère de les considérer comme de véritables agents responsables de leur développement et de leurs interactions. Dans le cadre d'une analyse épistémologique, il sera intéressant de se questionner sur la valeur explicative de ces analogies compte tenu de la tentative de Roux de décomposer ces dispositions finalitaires jusqu'au niveau de leurs déterminations physico-chimiques, et sur les difficultés inhérentes au système théorique que cette architectonique peut créer.

S'il apparaît que *La Lutte* se démarque des ouvrages classiques d'embryologie expérimentale par son schématisme et sa portée théorique, elle s'inscrit néanmoins dans la lignée méthodologique de l'*Entwicklungsmechanik*, notamment par le traitement d'une problématique directement héritée du programme haeckelien³¹⁴, c'est-à-dire la précision des conditions physiologiques des phénomènes héréditaires et adaptatifs. À l'échelle strictement ontogénétique, cette précision ne peut cependant pas faire l'objet d'une étude morphologique. L'anatomie comparée devra éventuellement céder le pas à l'embryologie expérimentale, dont la progression doit cependant être précédée par la mise en branle d'une *théorie physiologique du développement*. Comment, s'interroge Roux, peut-on distinguer les causes internes des causes externes du développement? Et une fois cette ségrégation établie expérimentalement, peut-on

312 Chez Darwin, l'instinct de conservation n'est pas assimilable à une cause finale en tant que telle, mais dépend d'une variation retenue par les processus contingents de la sélection naturelle. Or, il n'en est pas moins une propriété individuelle réelle et non pas seulement un concept heuristique.

313 Heams, T. (2012). Selection within organisms in the nineteenth century: Wilhelm Roux's complex legacy. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 110, p. 31.

314 Oppenheimer, J. M. (1982). Ernest Heinrich Haeckel as an intermediary in the transmutation of an idea. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 126(5), 347-355.

appréhender les mécanismes héréditaires et développementaux sous-jacents et les intégrer au sein d'un cadre explicatif global et cohérent?

Dans le cadre de sa thèse de doctorat *Über die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen (De la bifurcation des vaisseaux sanguins chez l'homme 1878)*³¹⁵, Roux s'était concentré sur l'étude des causes externes en tentant de dériver la complexité du système cardiovasculaire essentiellement à partir de quelques lois physiques de base; telle une structure hydrodynamique qui serait autorégulatrice, les ramifications artérielles se formeraient essentiellement, au cours de l'embryogenèse, par la force de la pression hémodynamique dans un rapport de proportionnalité entre le diamètre de l'artère et le nombre de capillaires ramifiés. À la suite de ces résultats, Roux gardera une certaine fascination pour l'optimisation biomécanique de la forme parfaitement cylindrique des vaisseaux et de l'uniformité des parois dépourvues d'aspérités, ce qui assure une fluidité et une résistance maximale. Dans sa quête de raison suffisante d'un tel système, Roux fera appel au principe de la lutte intercellulaire lors de la formation des vaisseaux afin de compléter l'explication biomécanique, et ce dès 1879 dans un court article sur la diffraction [*Ablenkung*] des troncs artériels lors de la ramification. Sous l'action de la sélection interne, conclut Roux, « la cellule doit ainsi préserver cette forme qui est caractéristique de la totalité des parties fonctionnelles les plus fortes »³¹⁶. De manière parallèle à ces causes mécaniques, la lutte des parties s'inscrit définitivement dans un mode de différenciation dépendante [*abhändige Differenzierung*], définissant la nature des rapports entre les parties et leur milieu. Dès ses premières publications, Roux délaisse progressivement la terminologie des causes « externes » et « internes » et parle plutôt de différenciations « dépendantes » et « indépendantes »; les premières ne sauraient être possibles sans une interaction intégrative des parties, tandis que les secondes s'opéreraient de façon autonome. Par exemple, Roux hésite à confirmer l'indépendance de la différenciation [*unabhändige Differenzierung*] des vaisseaux par rapport au parenchyme, malgré certaines observations de

315 Roux, W. (1895). Über die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen [1878]. Dans *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen*. Leipzig: Wilhelm Engelmann, pp. 1-76.

316 Texte original : [...] *muss alsdann die Zelle diejenige Gestalt erhalten, welche die Gesamtheit der am stärksten fungirenden Theile besitzt*. Roux, W. (1895). Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe [1879]. Dans *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen*. Leipzig: Wilhelm Engelmann, p. 100.

Camille Daresté et de Loeb qui vont en ce sens³¹⁷. Par ailleurs, cette terminologie se prête mieux à la méthode expérimentale interventionniste (seconde stratégie de Ludwig) que le dualisme externe/interne, car on isole certaines variables sans toutefois spéculer sur l'ensemble des conditions élémentaires à l'origine du phénomène. Dans le cadre de *La Lutte*, Roux s'attarde surtout à démontrer l'ampleur de la dépendance de la différenciation à plusieurs niveaux d'organisation, mais cible également les causes internes par la combinaison de mécanismes épigénétiques et d'une théorie néo-lamarckienne de l'hérédité. La synthèse de Roux s'opérera non seulement dans l'optique d'offrir une explication causale globalement suffisante du développement, mais également dans celle d'inscrire sa théorie dans une logique systémique qui englobe les phénomènes évolutifs. Par la suite, Roux ne se prêtera plus à l'exercice des grandes systématisations théoriques, et sa prise en considération des travaux de Strasburger et Flemming sur la division nucléaire indirecte³¹⁸, tout comme l'ingénieuse interprétation qu'il en fera, transformera sa perspective sur l'embryogenèse, qu'il concevra de plus en plus comme une mosaïque de parties dont les processus de différenciation sont indépendants les uns des autres.

Néanmoins, Roux n'a jamais renoncé aux principes fondateurs de *La Lutte*. Ayant profité de la publication de ses *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (*Études complètes sur la mécanique du développement de l'organisme* 1895) pour doter l'ouvrage d'une seconde édition, il aurait envisagé la publication d'une troisième édition peu de temps avant sa mort³¹⁹. Lorsqu'en 1918, L. von Liebermann proposa la sélection interne à la base du système immunitaire, Roux lui rappela cordialement qu'on avait ici affaire à une « vieille hypothèse » qu'il avait lui-même formulée trente-sept ans auparavant.³²⁰ Bref, il semble que l'excentricité supposée de *La Lutte* ne soit pas entièrement fondée et que certains de ses principes théoriques aient été séminaux pour le programme de recherche rouxien.

Or, les plus importants commentateurs de Roux conçoivent *La Lutte* comme une œuvre proprement « haeckelienne »³²¹, un ouvrage spontanément rédigé par un néophyte sous la

317 *Ibid.*, p.84.

318 Coleman, W. (1965). Cell, nucleus, and inheritance: an historical study. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 109(3), p.131.

319 Churchill, F., *Wilhelm Roux and a Program for Embryology*, p. 137.

320 Oppenheimer, J., *Essays in the History of Embryology and Biology*, p.71.

321 Il existe très peu de commentaires récents et suffisamment élaborés sur *La Lutte*. Celui de Frederick B.

domination intellectuelle du maître propagandiste d'Iéna. Cette thèse n'est pas totalement fausse; dans l'avant-propos à la seconde édition de 1895, alors que Roux était désormais célébré comme l'un des pionniers de l'embryologie expérimentale, il reconnut publiquement l'influence de l'« école d'Iéna », particulièrement celle de Gegenbauer, Haeckel et Preyer, tout en soulignant, de manière quasi subversive, qu'à cette époque il transcrivait simplement l'enseignement reçu sans le soumettre à un examen critique, et que certains préjugés morphologiques formulés dans *La Lutte* dataient, dont « l'homogénéité ou l'absence de structure du protoplasme »³²². On retrouve également plusieurs principes attribuables à la théorie haeckelienne dans cet ouvrage, tels le principe d'usage et de non-usage, l'hérédité des caractères acquis ou encore le principe de surcroissance. Mais le jeune Roux eut tout de même l'audace d'éveiller son esprit critique en rejetant un pilier de la synthèse haeckelienne du darwinisme : la loi biogénétique de la récapitulation. *La Lutte des parties dans l'organisme* : un ouvrage haeckelien ou une ébauche théorique de *l'Entwicklungsmechanik*?

Selon nous, réduire *La Lutte* à une période « haeckelienne » relativement étrangère au programme fondateur de l'embryologie expérimentale occulte la spécificité et le sens de l'architecture rouxienne, en plus de négliger un aspect théorique plutôt méconnu d'un programme qu'on assimile peut-être trop rapidement à la théorie d'August Weismann. Nous défendrons donc la thèse selon laquelle *La Lutte des parties dans l'organisme* (1881) est l'aboutissement logique et cohérent d'une *synthèse physiologique du darwinisme* à partir de quatre cadres théoriques et méthodologiques plus ou moins distincts, soit (1) la théorie de la sélection naturelle de Charles Darwin, (2) la tectologie (science de l'individualité biologique) d'Ernst Haeckel, (3) la théorie cellulaire de Virchow et (4) les modèles biomécaniques caractéristiques de la méthodologie de Wilhelm His. Pour ce faire, nous verrons premièrement comment l'insuffisance explicative de la théorie darwinienne incite Roux à traduire

Churchill est sans doute le plus pertinent et le plus influent. Bien qu'il reconnaisse le rôle théorique de l'ouvrage dans l'ensemble du cheminement de Roux, il n'hésite pas à le situer dans une « phase haeckelienne », que Roux dépassera par l'élaboration de son programme de recherche et l'expérimentation. Churchill, F., *Wilhelm Roux and a Program for Embryology*, p. 151. Oppenheimer accuse carrément Haeckel d'avoir infecté Roux du romantisme de Goethe (*Essays in the History of Embryology and Biology*, p. 159) et T. Heams fait sienne la position de Churchill sans la soumettre à un examen critique (Heams, T., *Selection within Organisms in the Nineteenth Century: Wilhelm Roux's Complex Legacy*, p. 26).

322 Roux, W., *Vorwort zum zweiten Abdrucke*, pp. 139, 140.

mécaniquement des principes néo-lamarckiens sous le concept d'*adaptation fonctionnelle*. Nous constaterons ensuite qu'en passant d'un mode d'explication mécaniste à un mode finalitaire, il intègre le concept d'individualité biologique aux mécanismes adaptatifs, permettant ainsi l'importation de la lutte pour l'existence darwinienne dans l'organisme; troisièmement, après cette réflexion synthétique, nous verrons comment la lutte annexée à la stimulation fonctionnelle permet la mise en place d'un milieu intérieur autorégulateur et intégrateur, et dans quelle mesure ce système soutient une épigénèse causale.

4.1 L'adaptation fonctionnelle comme complément à la sélection naturelle

Dès la première édition de *L'Origine des espèces* (1859), Darwin n'hésite pas à attribuer à la sélection naturelle « toute légère modification qui surgirait au cours du temps, et qui serait favorable en quoi que ce soit aux individus d'une espèce »; contrairement à l'éleveur qui ne peut exercer sa sélection qu'à partir d'un nombre fini de caractères visibles et extérieurs, « la nature peut agir sur tous les organes intérieurs, sur la moindre différence d'organisation, sur le mécanisme vital tout entier »³²³. Chez Roux, la nouvelle finitude de la sélection naturelle darwinienne devient analogue à celle de l'éleveur, et c'est plutôt la sélection interne qui est à son tour dotée de l'omnipotence créatrice.

En effet, Roux conçoit la sélection naturelle, telle que décrite par Darwin, comme un mécanisme opérant uniquement sur des variations discrètes apparues de façon aléatoire, variations qui seraient « isolées » *ab initio* pour n'être intégrées qu'à la suite de la jonction d'une série de sélections dictées par les exigences du milieu qui leur donneraient une cohérence systémique. Or, la sélection de variations aveugles et singulières pourrait difficilement générer, même à l'échelle généalogique, l'émergence de plusieurs systèmes structurellement et fonctionnellement complexes, tels les tissus osseux, conjonctifs et musculaires : « il aurait fallu que des milliers de fibres et trabécules se soient accidentellement ordonnées de manière finalitaire pour réaliser l'économie matérielle la plus infime que l'on puisse remarquer et constituer ainsi un avantage exploitable par rapport à la sélection »³²⁴

323 Darwin, C. (1992). *L'Origine des espèces* [1859] (Traduit par E. Barbier, 1^{er} éd.). Paris: GF, pp. 131, 132.

324 Texte original : [...] *da hier schon Tausende zufällig in dieser Weise zweckmässig geordneter Fasern resp.*

(*KdT*, p. 30). De plus, chacune de ces micro-variations prise isolément ne saurait déterminer l'individu le plus apte à la survie [*the fittest*], dans la mesure où elles ne constituent conjointement un caractère individuel avantageux qu'au sein d'une sous-unité fonctionnelle (tissu, organe, etc.).

Bien que cette critique ne rende pas entièrement justice à la théorie darwinienne telle qu'exposée dans *L'Origine des espèces*³²⁵, Roux se fait particulièrement convainquant lorsqu'il traite de son objet de prédilection, c'est-à-dire la constitution des vaisseaux artériels, pour laquelle la nécessité de faire appel à un mécanisme adaptatif apparaît manifeste. Un an après avoir réalisé son étude d'habilitation sur la bifurcation de ces vaisseaux, Roux résume en trois principes fondamentaux les dix-neuf règles déduites de leurs ramifications observées. Les deux premiers principes témoignent du rapport de symétrie observable dans l'ensemble des ramifications. Premièrement, l'axe de séparation de chacune d'elles est strictement déterminé par l'axe du tronc et le point médian de la surface de départ des branches. Deuxièmement, lorsque le diamètre de la branche est au moins supérieur aux 2/5 du diamètre du tronc, ce tronc procède à une déviation dans la direction opposée à la branche proportionnellement à la largeur de celle-ci³²⁶. Combinée à d'autres traits comme l'uniformité des parois internes, cette remarquable disposition géométrique fait en sorte « que la distribution du sang dans le corps se produise dans les innombrables embranchements avec la friction la plus infime, et qu'ainsi soit rendue possible la circulation avec un minimum de force vitale [le battement cardiaque] et de matériel pariétal »³²⁷ (*KdT*, p. 32). Suite à cette analyse fonctionnelle, le caractère *finalitaire*

Bälkchen nöthig gewesen wären, um nur den geringsten im Haushalte bemerkbaren und durch die Auslese züchtbaren Vortheil durch Materialersparniss hervorzubringen [...].

325 Darwin précise clairement que « les différentes parties de l'organisation sont, dans le cours de leur croissance et de leur développement, si intimement reliées les unes aux autres, que d'autres parties se modifient quand de légères variations se produisent dans une partie quelconque et s'y accumulent en vertu de l'action de la sélection naturelle » (*Ibid*, p. 195). Il reconnaît ainsi l'intégration d'une certaine adaptation fonctionnelle, par laquelle une variation discrète entraîne une série de variations ordonnées, ce qui relativise certainement « l'isolement » des variations sélectionnées. C'est en accordant un rôle même secondaire au principe d'usage et de non-usage, aux variations corrélatives et au principe d'économie des parties que Darwin parvient à attribuer de façon convaincante un avantage aux variations discrètes par rapport à la sélection : « la structure de chaque être organisé est en rapport, dans les points les plus essentiels et quelquefois cependant les plus cachés, avec celle de tous les êtres organisés avec lesquels il se trouve en concurrence pour son alimentation et pour sa résidence, et avec celle de tous ceux qui lui servent de proies ou contre lesquels il a à se défendre » (*Ibid*. p. 126).

326 Roux, W., *Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Aftabgabe*, p. 78.

327 Texte original : *Alle diese Einrichtungen haben zur Folge, dass die Verbreitung des Blutes im Körper an*

de cette structure apparaît indéniable; et s'il est à ce stade toujours possible d'envisager une architectonique héréditaire comme raison suffisante d'une telle organisation, Roux n'optera pas pour une explication phylogénique des dispositions finalitaires, considérant, à l'instar de His, la récapitulation comme une simple hypothèse (*KdT*, p. 179). Au contraire, l'appréhension de paradigmes mécaniques à l'aide de schèmes analogues à ceux de His tempérera le pouvoir morphogénétique des causes internes.

Au cours des années 1880, le programme de recherche hisien influença le travail de plusieurs physiologistes intéressés à investir le terrain embryologique, dont le physiologiste d'Iéna (l'un des fondateurs de la psychologie de l'enfance) William Preyer (1841-1897). L'année où Roux présenta son traité sur l'*Entwicklungsmechanik*, Preyer publia parallèlement un ouvrage volumineux et détaillé sur la physiologie de l'embryon, voulant ainsi remédier à la marginalisation du développement embryonnaire comme objet d'étude physiologique³²⁸. Sous la direction de Schwalbe et avec la collaboration considérable de Preyer, la démarche méthodologique qui encadra plusieurs travaux de Roux effectués à Iéna semble donc s'inspirer, directement ou non, de la méthodologie hisienne. Ainsi, le troisième principe de la bifurcation des vaisseaux artériels est établi par une déduction mécanique : « la forme du bourgeon de la branche montre dans plusieurs cas tous les signes caractéristiques d'une ouverture ronde et latérale d'un cylindre fendu par un jet d'eau qui le traverse librement; et cette forme s'altère dans les mêmes circonstances et de la même manière que celle traversée par un tel jet ».³²⁹ Là où His déduisait les causes mécaniques de la formation des feuilletts embryonnaires par le biais de la reproduction artificielle, Roux appréhendait les « causes externes » de la formation des vaisseaux par l'étude de systèmes hydrauliques.

Pour Roux, il est ainsi manifeste que plusieurs lois physiques sont à l'origine de

den unzähligen Verästelungsstellen unter der geringsten Reibung erfolgt, dass also der Betrieb der Circulation mit einem Minimum von lebendiger Kraft und von Wandungsmaterial ermöglicht ist.

328 Preyer, W. (1885). *Specielle Physiologie des Embryo, Untersuchungen über die Lebenserscheinungen vor der Geburt*. Leipzig: Th. Grieben.

329 Texte original : *Die Gestalt des Astursprungs zeigt in vielen Fällen und zwar, wie ich hier hinzufügen will, besonders deutlich an den im Verhältniss zum Stamme sehr schwachen Aesten, alle die charakteristischen Merkmale eines frei aus der seitlichen runden Oeffnung eines von Wasser durchflossenen Cylinders ausspringenden Strahles; und diese Gestalt ändert sich mit den gleichen Umständen und in der gleichen Weise wie die Gestalt des frei ausspringenden Strahles*. Roux, W., *Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe*, p. 78.

multiplés variations dont la théorie darwinienne ne peut rendre compte. Dans une perspective physiologique, ces lois jumelées aux interactions chimiques agissent en tant que *stimuli fonctionnels* au sein de l'organisme et de ses « dispositions finalitaires ». En évoquant la « finalité » [*Zweckmässigkeit*] omniprésente dans l'ensemble des niveaux d'organisation, Roux n'a pas l'intention de solliciter de défunts principes vitalistes. Il insiste plutôt sur le fait que « la finalité [...] n'est pas une réalité téléologique mais historique, apparue de manière mécanique »³³⁰ (*KdT*, p. 2). Sa tâche consistera à expliquer mécaniquement l'apparition et l'évolution de ces dispositions, notamment en adaptant certains principes lamarckiens à la physiologie contemporaine; concernant celui de *l'usage et du non usage*, Roux reproche d'ailleurs à Haeckel de soutenir que « les habitudes ne sont modifiées que lorsque les conditions extérieures elles-mêmes changent [...] sans toutefois proposer d'explication aux effets directement formateurs de caractères finalitaires »³³¹ (*KdT*, p. 8). Cette conversion physiologique de certains principes clés du transformisme s'opérera autour du concept d'*adaptation fonctionnelle*.

De manière générale, tant le volume que la performance d'un organe ou d'un tissu seront corrélatifs de la fréquence à laquelle ils seront sollicités, et de la nature même de cette sollicitation; mais Roux s'oppose à toute extrapolation systématique de ce principe à l'ensemble des tissus et cellules en insistant sur la complexité des rapports entre les parties et leurs spécificités respectives. Tandis que les cônes de la rétine les plus sollicités sont orientés vers la lumière et ont tendance à être plus fins que les autres, la rate croît en hauteur, en largeur et en longueur tant que l'espace le lui permet (*KdT*, pp. 19, 20). Même l'illustre cas des tissus musculaires possède ses particularités : pour qu'un muscle puisse être généralement sujet à une croissance qui ne nuira pas à l'exercice de sa fonction, seul le diamètre doit augmenter, tandis que la longueur devra rester relativement inchangée. Cet élargissement peut être le produit de deux modes de croissance cellulaire : (1) l'*hypertrophie*, où l'on constate une simple augmentation de volume des cellules musculaires existantes, et (2) l'*hyperplasie*, c'est-à-dire

330 Souligné par Roux. Texte original : *die Zweckmässigkeit war keine gewollte, sondern eine gewordene, keine teleologische, sondern eine naturhistorische, auf mechanische Weise entstandene.*

331 Texte original : *Er weist ohne indessen irgendwie auf eine Erklärung der direct das Zweckmässige gestaltenden Wirkung einzugehen, einmal nach, dass diese Aenderungen der Gewohnheit letzthin auch nur durch Aenderungen äusserer Umstände bedingt werden.*

une multiplication cellulaire qui augmente par le fait même le nombre de fibres au sein d'un tissu désormais plus dense (*KdT*, p. 16). Cet emprunt conceptuel à la physiologie de Virchow permet ici à Roux d'analyser la mise en œuvre d'un principe néo-lamarckien à la lumière de la mécanique cellulaire.

Pour qu'elle soit proprement fonctionnelle, l'adaptation doit se présenter comme le résultat du fonctionnement autorégulateur de processus intégratifs, où une stimulation d'une partie irritable entraînera une chaîne de stimuli téléodirigés et imbriqués les uns dans les autres selon l'ordre finalitaire déterminé. Ainsi, une fracture du tibia négligée provoquera un arrondissement et une diminution de volume des extrémités de l'os, un allongement significatif du péroné et un renforcement des tissus conjonctifs périphériques, ces transformations permettant que la partie inférieure du tibia supporte la pression exercée par la partie supérieure (*KdT*, pp. 14, 15). Comme dans le cas des nerfs vicariants et celui bien connu de la régénération, l'adaptation se présente ici comme un phénomène homéostatique, où l'organisme procède à la compensation d'un déséquilibre causé par l'absence ou l'altération d'une partie dont la fonction doit être remplie. Nous verrons que cette conception homéostatique de l'organisme jouera un rôle théorique fondamental dans l'application intra-organismique du concept de *lutte pour l'existence*.

Afin que l'adaptation fonctionnelle ait un rôle évolutionnaire majeur, elle doit également s'opérer lors de changements permanents de conditions et ainsi normaliser de nouvelles régularités stimulatrices. C'est par l'observation de l'exercice d'une fonction échelonné sur des générations que l'on constate une détermination morphologique adaptative. En effet, les vaisseaux sanguins ne sont qu'un exemple parmi plusieurs sous-systèmes autorégulateurs comportant d'innombrables micro-adaptations d'une complexité irréductible à la sélection naturelle; Roux traite entre autres de la grande sophistication de l'architecture de la substance spongieuse des os, où les trabécules osseuses se développent « toujours dans le sens de la pression ou de la traction la plus forte », cela permettant « d'atteindre le maximum de résistance tout en employant le moins de matériau possible » (*KdT*, p. 27). Une correspondance finalitaire s'observe donc au niveau phylogénique comme au niveau ontogénique, comme nous l'avons constaté dans le cas de l'adaptation à une fracture. Ce

parallélisme adaptatif entre l'évolution et le développement s'applique également aux glandes lymphatiques, aux tissus conjonctifs et aux tissus musculaires, ce qui constitue un argument en faveur de l'hérédité des caractères acquis.

En tant que mécanisme ontogénétique, l'adaptation fonctionnelle doit forcément s'inscrire de manière héréditaire afin de compléter, et même dans certains cas de suppléer la sélection naturelle comme mécanisme évolutionnaire suffisant. Bien qu'il reconnaisse l'ignorance générale concernant les véritables déterminants responsables de l'hérédité, Roux défend sa prise de position en faveur de l'importance accordée à l'hérédité des caractères acquis en constatant le quasi-consensus sur la question, n'oubliant pas de rappeler que même Darwin se serait rallié à la position de Haeckel dans *De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*³³². Si l'on admet généralement l'hérédité de variations embryonnaires, Roux se réfère entre autres à plusieurs études sur l'hérédité des instincts (E. Hering, L. Büchner) pour attester une relative hérédité des acquisitions lors d'une période plus tardive de l'ontogenèse.

Or, l'originalité de sa thèse se trouve plutôt dans son rejet de l'équivalence généralement acceptée entre *l'hérité* [*vererbt*] et *le congénital* [*angeboren*]; se basant sur des expériences de Preyer sur l'embryon de la poule qui démontrent l'existence de mouvements complexes dès les premiers stades du développement (*KdT*, p. 48), il insistera sur l'action de l'adaptation fonctionnelle au sein même de l'embryogenèse. Tant la formation des substances de soutien (exemple : l'orbite de l'œil) que celle des vaisseaux sanguins dépendront de stimuli fonctionnels témoignant de l'interaction des parties : « seules les formations qui apparaissent dans l'embryon *sans* l'action ou le concours de stimuli fonctionnels formateurs peuvent être considérées comme directement héritées [*direkt verebte*] » (*KdT*, p. 54).

Cette nouvelle conceptualisation de l'hérédité comme cause ontogénétique indépendante du stimulus fonctionnel, c'est-à-dire comme partie du développement autonome et *autostimulée*, constituera une avancée notable par rapport à l'ancienne dichotomie entre le congénital et l'acquis, dichotomie qui relève logiquement d'une conception préformationniste

332 Darwin, C. (1868). *De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*. (Traduit par J.-J. Moulinié). Paris: C. Reinwald. Sur la théorie pangénétique de Darwin, voir la page 331 au septième chapitre de cette thèse.

du développement. Au niveau expérimental, c'est en empêchant une stimulation normale ou en stimulant artificiellement une partie rarement ou peu stimulée qu'on parviendra à appréhender les formations directement héritées et à les distinguer des formations partiellement héritées; pour ces dernières, la cause interne s'exprimera en tant que *dispositions* qualitatives ou « normes » de développement qui orienteront la partie dans une différenciation façonnée par son milieu. C'est ainsi que cette reformulation de la problématique de l'hérédité participera à la genèse de la stratégie expérimentale de *l'Entwicklungsmechanik*.

Comme His l'avait envisagé, la formation des vaisseaux sanguins s'avérait déjà un objet d'étude stratégique en raison de l'importance de sa dépendance à l'égard des organes, auxquels ces vaisseaux assurent, entre autres, une interconnexion trophique. En destinant sa thèse d'habilitation à la formation des vaisseaux sanguins, Roux répondit en effet à l'invitation lancée par His de poursuivre l'étude physiologique de ces complexes formations « parablastiques ». Sans toutefois souscrire à la dichotomie préstructuraliste entre les tissus archiblastiques et parablastiques, Roux s'interroge dès 1879 sur la nature de l'activité adaptative des vaisseaux sanguins en tant que réseau histologique plus ou moins dépendant. Pour que la pression sanguine puisse constituer une détermination morphogénétique, elle doit prendre la forme d'un *stimulus* provoquant une réaction spécifique de la partie irritable au point précis où s'effectue la ramification. Ces stimuli hémodynamiques doivent s'inscrire parmi une séquence complexe d'irritations mécaniques, chimiques, thermiques et électriques déterminant la cohésion protoplasmique des cellules et causant ainsi une série de contractions fonctionnelles, comme dans les cas de propagation de l'excitation nerveuse, ou encore dans les cas de formation de cartilages, d'os et de tissus élastiques sous la pression mécanique. Roux relève d'ailleurs les cas où les forces hydrodynamiques semblent avoir un rôle causal secondaire, dans la mesure où la courbe des vaisseaux et le point de départ des branches ne correspondent pas à un angle hydrodynamique. Dans ces cas, « nous devons chercher en toute légitimité les *causes spéciales dans les forces formatrices du parenchyme des organes*, ainsi que dans les antécédents phylo- et ontogénétiques des organismes »³³³. En analysant la

333 Souligné par Roux. Texte original : *In diesen Fällen dürfen wir wohl mit Recht die besonderen Ursachen in den gestaltenden Kräften des Parenchyms der Organe und damit in der phylo- und ontogenetischen Vorgeschichte der Organismen suchen*. Roux, W., *Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe*, p. 96.

dépendance de la formation des vaisseaux à l'égard de l'organogenèse tant au niveau somatique que généalogique, Roux élargit considérablement son objet d'investigation, parce qu'il soupçonne l'action d'un mécanisme vital d'autant plus inclusif : une lutte pour l'existence de type darwinienne entre les parties mêmes de l'organisme. Par l'étude de ce mécanisme, Roux proclame que « l'origine du tout sera révélée dans sa signification fonctionnelle et les formes organiques les plus finalitaires [...] seront considérablement plus près de notre entendement »³³⁴. Nous sommes ici à la charnière de deux approches théoriques, où « l'organogenèse elle-même et tous les processus caractéristiques de la régulation et de l'adaptation fonctionnelle des processus vitaux semblaient devoir inéluctablement échapper à la modélisation analytique au profit d'une appréhension [...] de type ultimement finaliste »³³⁵.

4.2 La dimension téléologique : la structuration des individus biologiques

a) *Milieu intérieur et individualité cellulaire*

Par une approche analytique, Roux a offert jusqu'ici une explication principalement mécanique du développement. Tandis que la sélection naturelle déterminait les structures et fonctions de manière finalitaire par rapport aux conditions « externes », l'adaptation fonctionnelle assurait l'équilibre des dispositions finalitaires « internes » en régulant l'organisation au gré des conditions de stimulation. Or, l'application du concept de *lutte pour l'existence* hors de son champ environnemental, sans devoir délaisser une conception mécaniste en tant que telle, nécessite l'emploi d'une sémantique finaliste se déployant autour de la notion d'individualité; l'admission d'entités discrètes sous la notion d'individu demeure intrinsèque à toute schématisation d'une dynamique de compétitivité, même lorsque l'analogie de la lutte devient de plus en plus abstraite et perd son caractère proprement martial.

D'un point de vue théorique, c'est plutôt l'appréhension d'individualités intra-

334 Texte original : *Auf diese Weise würde die Entstehung aller in ihrer functionellen Bedeutung erkannten und als höchst zweckmässig befundenen organischen Gestaltungen [...] unserem Verständniss erheblich genähert werden. Ibid.*, p. 100.

335 Duchesneau, F. (1997). *Philosophie de la biologie*. Paris: PUF, p. 171.

organismiques qui précéda l'imposition d'une quelconque dynamique malthusienne à ces agents. L'exposé de Claude Bernard sur les êtres amiboïdes témoigne du fait que plusieurs éléments architectoniques étaient déjà en place pour la conceptualisation d'une sélection darwinienne intérieure :

*Ce sont les êtres les plus simples, ne possédant que la vie nue, sans les formes variées et diversifiées à l'infini sous lesquelles elle nous apparaît plus tard. Ces êtres sont en réalité des êtres protoplasmiques ou cytodes, dont Haeckel a fait un groupe, même un règne, sous le nom de monères. [...] ces êtres amiboïdes, qui peuvent vivre à l'état libre dans le milieu cosmique, peuvent également vivre comme élément en quelque sorte du milieu intérieur chez d'autres êtres plus élevés. C'est ainsi que nous voyons [...] des amibes isolées et des amibes du sang ou corpuscules lymphatiques du lombricus agricola, se comporter exactement de même.*³³⁶

Dans une perspective bernardienne, l'organisme est en quelque sorte un milieu possédant ses lois spécifiques et paramètres de manière relativement indépendante (selon la complexité de son organisation) du milieu « cosmique » dans lequel il se trouve emboîté. Si nous inférons une précarité des ressources au sein d'un « milieu intérieur », le même micro-organisme, « se comportant de la même manière » d'un milieu à l'autre, se retrouvera forcément au sein d'une lutte pour l'existence dans les deux cas.

Bien que l'adaptation fonctionnelle rouxienne remplisse des fonctions homéostatiques caractéristiques du milieu intérieur bernardien, la cohésion individuelle de l'organisme chez Roux apparaît supérieure à celle d'un milieu régi par ses variables écosystémiques. C'est plutôt la métaphore républicaine de l'*État cellulaire*, exploitée d'abord par Virchow³³⁷, qui servira de modèle pour l'élaboration de l'*organisme* rouxien, et ce dès sa première mention de la lutte des parties en 1879 :

Afin de faire un autre pas devant et de peut-être expliquer la sélection de la réaction spécifique qui se manifeste dans la formation des vaisseaux [...] on pourrait faire appel à la lutte des individus comme ultima ratio, tout d'abord en tant que lutte des États cellulaires entre eux. Comme dans bien des cas, cela apparaîtrait comme si l'on voulait

336 Souligné par l'auteur. Bernard, C. (1878). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*. Paris: J.-B. Baillière et fils, pp. 297, 298.

337 S'intéressant aux liens entre le militantisme politique de certains savants et leurs théories biologiques, Paul Weindling associe le libéralisme politique de Virchow et l'architectonique de sa physiologie cellulaire. Concernant l'idée d'une « société cellulaire » constituée d'individualités cellulaires autonomes, « this corresponded to the bourgeois vision of society as organized by the criteria of individual capacities, and as a unity of independent corporations ». Weindling, P. (1991). *Darwinism and Social Darwinism in Imperial Germany: The Contribution of the Cell Embryologist Oscar Hertwig*. Stuttgart et New York: Gunter Mann und Werner F. Kümmel, p. 25.

*retracer la bonne et complète institution d'un État aux niveaux du gouvernement, du législatif, de l'administration, des sciences, du commerce, de l'industrie, etc. simplement à partir d'une lutte avec les autres États.*³³⁸

Autrement dit, la faille principale de la théorie de la sélection naturelle est d'opérer à partir d'une conception de l'individualité biologique simplement anatomo-fonctionnelle qui ne tient pas compte des véritables conséquences conceptuelles des percées de la théorie cellulaire, comme en attestent les études pathologiques de Virchow qui se sont avérées particulièrement fécondes.

Chez Theodor Schwann, le principe selon lequel *tout organisme vivant est composé de cellules* fonda pour ainsi dire la théorie cellulaire : mais ce programme de recherche monumental serait resté inopérant sans l'analogie théorique permettant la mise en œuvre d'un concept d'organisation physiologique élémentaire dont la cellule, en tant qu'élément morphologique, assure la nouvelle expression phénoménale. Avec Virchow et Remak, la formule notoire *Omnis cellula e cellula* abrège le second principe qui détermine la genèse même de l'organisme. Ainsi, le rapport entre l'organisme individuel et la cellule comme organisation intérieure n'est plus seulement de l'ordre de l'analogie : dans la mesure où l'organisme était lui-même une cellule à l'origine (le zygote) et que son développement est constitué d'une série de divisions cellulaires, *un lien proprement génétique les unit*. Si l'on infère, comme le propose Bernard, que les organismes unicellulaires « isolés » évoluant dans les milieux aquatiques sont équivalents aux cellules composant des organismes pluricellulaires complexes tant aux niveaux structural que comportemental, ces dernières méritent, semble-t-il, pleinement le statut d'*organisme* et l'unité téléologique immanente qui leur est généralement attribuée. Exprimé sommairement par Virchow, «*chaque animal représente une somme d'unités vitales* qui portent chacune en elle-même les caractères complets de la vie »³³⁹.

338 Texte original : *Um nun noch einen Schritt weiter zu gelangen und so vielleicht die Züchtung der spezifischen Reaction, welche sich in der Gefäßbildung [...] könnte man das gegenwärtig so gebräuchliche Verfahren der Appellation an die Ultimo ratio, an den Kampf der Individuen, an den Kampf, zunächst der Zellenstaaten unter einander einschlagen. Allein dies würde hier wie übrigens in vielen Fällen erscheinen, als wollte man sämtliche gute Einrichtungen eines Staates in Regierung, Gesetzgebung, Verwaltung, Wissenschaften, Handel, Gewerbe etc. allein auf den Kampf mit den übrigen Staaten zurückführen.* [souligné par Roux] Roux, W., *Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe*, p. 99.

339 Souligné par Virchow, R. (1861). *La pathologie cellulaire basée sur l'étude physiologique et pathologique des tissus* (1858). (Traduit par P. Picard). Paris: J.-B. Baillière, p. 12.

b) *Du pathologique au physiologique : analogie parasitaire et surcroissance*

Tel que communiqué dans *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre (La pathologie cellulaire basée sur l'étude physiologique et pathologique des tissus 1858)*, « l'activité vitale émane de la cellule per se » en tant que « tout complet », et son « émanation » est strictement déterminée par les échanges moléculaires qu'elle contient³⁴⁰. Comprise comme une propriété émergente, cette « émanation » finalitaire de l'organisation est typique de l'individualité téléomécaniste telle qu'on la retrouve chez Johannes Müller³⁴¹ : l'innovation de Virchow réside précisément dans son application à la cellule comme élément physiologique ultime et autonome. C'est à partir des principes de la théorie cellulaire que Virchow amorça une véritable révolution cellulaire en pathologie, notamment par la reconnaissance de la nature physiologique des néoplasmes et des tissus affectés par d'autres troubles pathologiques, auparavant considérés comme des maladies à part entières et étrangères au tout fonctionnel. En vertu de cette nouvelle théorisation de la maladie, Virchow extrapole l'analogie du parasitisme, que l'on réservait jusque-là au fait pathologique, à l'ensemble des formations physiologiques spécialisées, leur attribuant ainsi une autonomie de principe : « chaque cellule épithéliale ou musculaire possède, par rapport au reste de l'organisme, une sorte d'existence parasitaire [...] elle enlève aux autres éléments une certaine quantité de substances nutritives »³⁴². Certes, la coordination générale des cellules intégrées ne saurait être assimilable au comportement hétérologique des cellules néoplasiques, qui consiste en une substitution progressive d'un tissu par un autre équivalent ou distinct³⁴³; Virchow précise d'ailleurs qu'un comportement parasitaire doit par définition s'avérer nuisible pour l'organisme en tant que collectivité régulée. Dans une logique systémique, l'interdépendance des cellules normalisées n'est donc pas niée : c'est plutôt entre individualités cellulaires qu'une concurrence pour les nutriments semble ici suggérée, traçant peu à peu la

340 *Ibid.*, p. 3.

341 Lenoir, T. (1982). *The Strategy of Life: Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology*. Dordrecht: D. Reidel, pp. 103-111.

342 Virchow, R., *La pathologie cellulaire*, p. 387.

343 *Ibid.*, pp. 53, 54

voie à la conception d'une lutte intercellulaire.

Une seconde analogie permettra d'attribuer un sens proprement empirique à l'« autonomie cellulaire ». En fait, la physiologie virchowienne évalue l'autonomie effective des cellules en fonction du territoire qu'elles occupent et contrôlent. La théorie schwannienne de la génération cellulaire exogène étant définitivement réfutée, la substance intercellulaire est désormais perçue, suite à l'examen des altérations pathologiques du tissu conjonctif, comme une extension clairement délimitée du corps cellulaire par-delà ses frontières membraneuses : « cette partie de substance extérieure partage le sort de la cellule, elle participe à ses altérations; dans quelques cas même elle est affectée avant le contenu cellulaire [...] »³⁴⁴. Et dans les cas où la substance intercellulaire est absente, comme chez les végétaux, la cellule manifeste son autonomie par des changements physico-chimiques internes qui lui sont exclusifs, ce malgré le contact direct avec les cellules environnantes. Bref, dans la mesure où l'activité fonctionnelle est assurée par de constants échanges moléculaires entre les masses protoplasmiques et intercellulaires, le territoire cellulaire joue un rôle fonctionnel fondamental en étant le lieu des multiples interactions métaboliques.

C'est donc en régissant *per se* cette zone de médiation que la cellule devient l'élément des rapports téléologiques au sein de l'organisme; par cette régulation, les substances échangées sont traduites en stimuli selon trois types d'irritation, soit « fonctionnelle », « nutritive » ou « formatrice »³⁴⁵. Comme ces processus moléculaires sous-jacents s'enchevêtrent souvent sans qu'il soit aisé d'en discriminer le sens fonctionnel, le physiologiste doit la plupart du temps l'interpréter selon la spécialisation anatomique du tissu (par exemple, l'irritation d'une cellule nerveuse sera majoritairement fonctionnelle). Malgré cette difficulté à saisir la signification du comportement cellulaire de manière à l'intégrer dans une explication causale cohérente et rétroactive des phénomènes anatomiques particuliers, la théorie virchowienne parvient à instaurer, comme raison suffisante de l'ensemble des opérations vitales, une conception de l'organisme comme énorme réseau de « petits centres » individuels à la fois téléologiques et intégrateurs de processus métaboliques. Tandis que l'organicisme de Blumenbach avait déjà dépassé la conception traditionnelle d'une relation centralisée et

344 *Ibid.*, pp. 13, 14.

345 *Ibid.*, p. 241.

bidirectionnelle du tout à la partie et de la partie au tout, la physiologie virchowienne met en lumière l'interaction téléologique plurivoque et complexe dont « l'activité se déploie à l'intérieur et à partir de la cellule »³⁴⁶, réinventant ainsi la notion même d'individualité biologique. Ainsi, ces éléments sont à la fois intégrateurs et intégrés à « une espèce d'organisation sociale », c'est-à-dire « une masse d'existences individuelles dépendantes les unes des autres », mais où « chaque élément a son activité propre, et même lorsque d'autres parties impriment à l'élément une impulsion, une excitation quelconque, la fonction n'en émane pas moins de l'élément lui-même et ne lui en est pas moins personnelle »³⁴⁷.

Le dévoilement de la nature physiologique de tissus pathologiques, ceux-ci se distinguant par un développement qui s'opère selon une norme morphogénétique distincte et souvent analogue à un développement embryonnaire décalé, constituera la clé de voûte de l'élaboration d'une lutte intérieure comme mécanisme épigénétique et autorégulateur. Afin de réaliser la synthèse physiologique du darwinisme, l'astuce de Roux résidera dans une extrapolation similaire à celle de Virchow, mais de manière inversée : plutôt que d'attribuer les propriétés physiologiques au pathologique, Roux généralisera à toute partie de l'organisme des propriétés qui, selon Virchow, étaient le propre des cellules néoplasiques. En effet, Virchow précise qu'une partie fonctionnant normalement absorbera une quantité de nutriments suffisante « pour maintenir simplement son existence », tandis que « dans certains cas pathologiques, elle peut absorber une plus grande quantité de substance qu'à l'état normal »³⁴⁸. De même, Virchow établit, après avoir comparé certaines néoplasies musculaires au premier accroissement du fascicule primitif, un parallèle étroit entre l'hypertrophie musculaire et la croissance embryonnaire : « nous sommes autorisés à reconnaître la plus entière analogie entre les processus pathologiques de l'irritation et les processus physiologiques de l'accroissement »³⁴⁹. Cette nutrition excessive menant généralement, dans les cas typiques de néoplasie, à l'excroissance hyperplasique, voilà en quoi consiste, pour Roux, la spécificité même du vivant. Comme l'application intérieure de la lutte darwinienne nécessite un équivalent physiologique de la tendance intrinsèque aux êtres vivants à la propagation par la

346 Duchesneau, F. (1987). *Genèse de la théorie cellulaire*. Montréal-Paris: Bellarmin-Vrin., p. 318.

347 Virchow, R., *Pathologie cellulaire*, p. 12.

348 *Ibid.*, p. 247.

349 *Ibid.*, p. 259.

descendance, Roux reconnaîtra la nécessité vitale de la *surcompensation du consommé*, selon laquelle « lors du déroulement du processus organique, plus de forces d'assimilation sont libérées qu'il n'est nécessaire au seul remplacement de ce qui est consommé » (*KdT* p. 217)³⁵⁰, sans quoi il y a dépérissement.

Cette conception fait écho, admet Roux³⁵¹, au *principe de surcroissance* de Haeckel. Rappelons que pour ce dernier, chaque cycle ontogénétique est une *histoire du développement du germe*, pendant laquelle l'excès nutritif des cellules engendre leur croissance supra-individuelle, c'est-à-dire la scission de leurs protoplasmes respectifs, formant à répétition un individu pluricellulaire de généalogie arborescente (*GM* II 16). À l'instar de Haeckel, Roux conçoit tous les types de reproduction, telles la fécondation et la parthénogenèse, comme des progressions dérivées de la division unicellulaire originelle. Dans cette optique, toute forme de reproduction est essentiellement une excroissance dépendant de l'activité première de la vie, c'est-à-dire de l'*assimilation*. Par un retour à son sens étymologique (du latin *ad-similare*, rendre ce qui est autre similaire), Roux refonde l'assimilation comme phénomène auto-formateur par lequel se confondent les fonctions génétiques et métaboliques.

C'est en redéfinissant ainsi l'individualité biologique comme agent auto-formateur, dont chacune des fonctions n'est qu'une modalité spécialisée de l'assimilation vitale, qu'il est désormais légitime de réduire l'ensemble des modalités virchowiennes de l'irritation (formatrice, fonctionnelle et nutritive) à l'*Erregung* [excitation] trophique. Par cette réduction des rapports entre individus à leur dimension trophique, Roux ne rejoint-il pas ainsi Darwin qui propose une dynamique malthusienne comme raison suffisante de l'organisation morphologico-fonctionnelle? Autrement dit, si toute forme qualitative de reproduction est quantitativement traduisible en termes d'excroissance d'un surconsommé, le critère absolu des sélections darwinienne et rouxienne sera la capacité effective de maximisation de la surcompensation, à laquelle les autres caractères seront subordonnés (capacité de se défendre, caractères relatifs à la sélection sexuelle, etc.). D'ailleurs, si ces unités individuelles s'avèrent de nature hyperplasiques, une sélection interne devra logiquement réguler l'organisation en

350 Texte original : *Die Uebercompensation besteht darin, dass beim Ablauf des organischen Processes mehr Assimilationskräfte frei werden, als zum blossen Ersatze des Verbrauchten nöthig sind.*

351 Roux, W., *Der züchtende Kampf der Theile oder die „Theilanslese“ im Organismus, zugleich eine Theorie der functionellen Anpassung*, p. 392.

rapport avec les ressources assimilées par l'organisme, et ainsi optimiser globalement les processus métaboliques. Une telle sélection doit ainsi opérer à partir de variations individuelles généralisées : « *L'inégalité des parties devra donc être le fondement de la lutte des parties : c'est d'elle que découle la lutte suivant la croissance* » (*KdT*, p. 69)³⁵².

Rappelons toutefois que la cohésion de l'organisme est supérieure à celle du « milieu cosmique » et qu'il ne s'agirait donc pas de transposer uniquement les modalités de la lutte pour l'existence au milieu physiologique. Certes, une lutte entre individualités cellulaires pourrait contribuer à l'adaptation fonctionnelle et à l'optimisation du métabolisme; mais Roux est convaincu que la lutte des parties a un potentiel explicatif beaucoup plus englobant, régissant l'intégration de la totalité des niveaux d'organisation et régulant la coordination des parties dans une intime relation avec le milieu extérieur : conjuguée à la disposition héréditaire et à ses mécanismes moléculaires sous-jacents, elle devra se présenter comme la raison suffisante même de l'ontogenèse.

c) La tectologie haeckelienne et l'organisation systémique de la lutte

La refonte des modalités d'une lutte darwinienne adaptée à la réalité physiologique s'effectuera donc en vertu d'une appropriation de la *tectologie* haeckelienne, discipline qui se veut une véritable science de l'individualité biologique. Sans préciser les modalités particulières d'un phénomène malthusien à l'intérieur d'un corps en développement, Haeckel prétendit dès 1866 qu'une lutte pour l'existence impliquait chacun des individus physiologiques à tous les niveaux d'organisation, la sélection naturelle conditionnant ainsi l'aboutissement morphologique des processus de différenciation et de division du travail (*GM* II 253). Cette lutte à l'échelle ontogénétique se présente comme le prolongement rationnel du système tectologique intégré à une biogénie universelle, où le mouvement physiologique de chaque segment cyclique de l'histoire du développement est indistinctement régi par les mêmes lois; en tant que fondement causal de l'*Entwicklungsgeschichte*, la sélection naturelle établit le rapport optimal entre la conservation héréditaire et l'innovation adaptative au sein de

352 Souligné par Roux. Texte original : *Die Ungleichheit der Theile wird also die Grundlage des Kampfes der Theile sein müssen : aus ihr ergiebt sich der Kampf von selber infolge des Wachsthums [...]*

tout individu généalogique. Mais cette lutte entre les parties organogénétiques reste ici à peine évoquée dans la *Morphologie générale*; subordonnée à la récapitulation, elle apparaît comme une simple précision physiologique supplémentaire. Dans ce contexte, la dimension proprement téléologique (même « immanente » ou émergente) de l'organisation biologique est abandonnée au profit d'un mécanisme récapitulatif, par lequel un condensé phylogénétique est automatiquement projeté dans l'économie physiologique en développement. Mais en évacuant la loi biogénétique de son cadre explicatif, Roux renoue avec cette « mécanique téléologique »³⁵³ et attribue ainsi à la lutte des parties un pouvoir explicatif en mesure de pallier l'absence de la récapitulation haeckelienne. De plus, l'abandon de cette dernière engendre également celui des types morphologique et généalogique d'individualité, la lutte intérieure n'étant concernée que par la structuration individuelle du fait physiologique; à cet égard, la pertinence d'attribuer notamment une catégorie individuelle à un agencement morphologique qui se manifeste comme combinaison génétique repose sur la notion d'hérédité représentationnelle, tandis que Roux n'admet qu'une détermination causale interne toujours en manque d'élucidation. Par contre, il retiendra du modèle haeckelien quatre niveaux d'individualité intra-organismiques, soit (1) les niveaux moléculaire, (2) cellulaire, (3) histologique (tissus) et (4) celui des organes. Par la synthèse de cette conception de l'individualité à multi-niveaux et de la téléologie immanente, l'application de la lutte darwinienne aux parties de l'organisme devient enfin possible. Dans sa modulation physiologique, cette lutte devra « se répartir en autant de sous-instances qu'il y a d'unités variables indépendantes [...] où chaque unité ne lutte qu'avec ses semblables » (*KdT*, p. 72)³⁵⁴. En limitant la lutte à des relations horizontales au sein de l'organisation, Roux maintient l'intégrité de la hiérarchie organique; à l'instar du modèle d'agrégation et d'emboîtement

353 Haeckel reconnaîtra plus tard le caractère finalitaire de dispositions adaptatives mécaniquement constituées : « cela [les influences trophiques des stimuli fonctionnels] montre clairement, qu'il est envisageable que l'infime perfection de l'organisation soit immédiatement engendrée par l'activité vitale de l'organisme en tant que *mécanique téléologique*, celle-ci ne devant pas être attribuée à une finalité consciente ou à un soi-disant plan d'organisation » [souligné par l'auteur]. Texte original : *Daraus [trophische Einwirkung der functionellen Reize] ergibt sich klar, wie die denkbar höchste Vollkommenheit der Organisation unmittelbar durch die Lebensthätigkeit der Organismen selbst bewirkt werden kann, als eine teleologische Mechanik, welche keinen bewussten Zweck oder sogenannten Bauplan voraussetzt.* Haeckel, E., *Natürliche Schöpfungsgeschichte* [1889], p. 227.

354 Texte original : [...] *so muss er nothwendig in ebenso viele Unterinstanzen zerfallen, als selbständig variirende Einheiten da sind [...] jede Einheit nur mit Ihresgleichen kämpfend.*

individuel qu'avait proposé Haeckel, ce n'est que par l'intégration des unités inférieures à une unité d'ordre supérieure qu'une telle lutte à un niveau plus élevé pourra s'opérer.

4.3 La lutte des parties comme mécanisme ontogénétique et homéostatique

a) *Une lutte interne aux individus emboîtés, des plastidules aux organes*

Ayant mis en lumière les différentes conditions de possibilité théoriques de la lutte des parties, voyons maintenant comment celle-ci s'exécute et détermine le développement embryonnaire. Tout d'abord, une lutte des *molécules* contribue à la genèse de chacune des cellules participant à l'économie et au développement de l'organisme. Tributaire de la variante haeckelienne de la théorie protoplasmique, Roux postule une homogénéisation progressive de la substance protoplasmique à travers une lutte des *plastidules* qui incarnent « les plus petites unités organiques actives » (*KdT*, p. 72). Bien que Roux ne parle pas explicitement en faveur de la théorie haeckelienne de l'hérédité, insistant sur le caractère spéculatif des mécanismes ondulatoires inférés, il se permet néanmoins de conclure qu'une sélection des plastidules les plus aptes aura un impact considérable sur le métabolisme et la morphologie cellulaires. Lors d'une intussusception de nutriments au sein du protoplasme, les divers plastidules qui auront un métabolisme plus efficace et une croissance supérieure occuperont de plus en plus d'espace, accaparant un peu plus le contenu protoplasmique : *lutte pour l'espace* et lutte pour l'existence se confondent, convergeant avec la notion de territorialité avancée par Virchow. Roux précise d'ailleurs que l'espace intérieur est d'autant plus convoité qu'il est limité, l'exiguïté du milieu entravant tant le développement individuel que l'accès aux nutriments, et ce à tous les niveaux d'organisation. Cette concurrence sera ainsi responsable de l'optimisation du métabolisme, mais non pas dans un sens absolu : telle une plante qui sera favorisée par son positionnement par rapport à la diffusion de la lumière (*KdT*, p. 79), les propriétés métaboliques des dispositifs intra-cellulaires seront déterminées par les modalités quantitatives et qualitatives (composition chimique) des stimuli fonctionnels. La lutte pour l'espace se trouve donc intrinsèquement liée à une lutte pour la stimulation trophique.

La régularité des stimuli fonctionnels engendre, explique Roux, « l'homogénéité de la composition des cellules, puisque c'est toujours une seule qualité qui devient dominante dans chaque cellule, sauf dans les cas où, distinguées par des caractéristiques différentes, deux qualités se produisent dans un rapport d'équilibre » (*KdT*, p. 86)³⁵⁵. Étrangement, l'exception ici semble faire la règle, dans la mesure où l'on doit attribuer des qualités différentes (*KdT*, p. 90) au noyau (qui se multiplie isolément) et à la membrane (responsable de l'activité fonctionnelle de la cellule) en raison de leur ségrégation fonctionnelle. Cette hétérogénéité non consommée sera expliquée de manière parallèle à celle des tissus et des organes : leur rapport de force régulé par la stimulation fonctionnelle constitue l'équilibre nécessaire à leur cohésion individuelle et à celle du niveau supérieur qu'ils supportent. Une fois cet équilibre brisé, l'une des parties sera avantagée aux dépens de l'autre dans une dynamique pathologique mettant en péril le fonctionnement de l'organisation; par exemple, l'atrophie musculaire se manifeste par une multiplication des noyaux sans division cellulaire, signalant ainsi des transformations profondes dans l'agencement des stimuli trophiques.

D'un point de vue contemporain, une telle lutte des « plastidules » au sein d'un corps protoplasmique, s'accomplissant par une tension trophique entre la membrane et le noyau qui s'opposent mutuellement, apparaît *a priori* comme une spéculation archaïque dont l'intérêt ne serait qu'encyclopédique. D'un point de vue théorique, il est toutefois intéressant de constater que l'absence de fonction indispensable du noyau, qui sera rapidement corrigée sous l'*Entwicklungsmechanik*, accorde aux mécanismes adaptatifs qui émergeraient de l'interaction des structures moléculaires, une latitude épigénétique considérable. Il est néanmoins étonnant de constater l'absence de considération pour les travaux de Schneider (1873), Strasburger (1875), et surtout de Walter Flemming sur la division nucléaire indirecte; dès 1878, Flemming offrit une description fort détaillée de la mitose et nomma un an plus tard *chromatine* ce filament que l'on connaîtra sous l'appellation *chromosome* à partir de 1888 (par la dénomination de Waldeyer)³⁵⁶. Nous devons ici conclure qu'en 1881, Roux était toujours

355 Souligné par Roux. Texte original : *Es ergibt sich ferner, dass er dabei zugleich für Homogenität der Zellzusammensetzung sorgt, indem immer blos Eine Qualität die Herrschaft in jeder Zelle gewinnt, falls nicht geradezu einmal zwei durch verschiedene Eigenschaften ausgezeichnete, aber sich das Gleichgewicht haltende Verbindungen auftreten.*

356 Voir le chapitre 5, section 5.2.

porteur du bagage théorique de l'école d'Iéna, particulièrement de la théorie protoplasmique si centrale au système de Haeckel. Le tournant effectué un an plus tard sera majeur, car Roux contribuera de manière significative à l'histologie microscopique en interprétant la fonction décisive de la division nucléaire indirecte comme moyen de sauvegarder l'intégrité des qualités héréditaires, de les ordonner et de les distribuer en vue de la différenciation organogénétique des cellules.

Pour l'heure, la fonction créatrice de la lutte des molécules prend généralement fin lors de l'atteinte de l'homogénéité du contenu de la substance protoplasmique, et son accomplissement sera particulièrement significatif pour *la lutte des cellules*. Les cellules dont le métabolisme s'avérera le plus efficace se multiplieront et propageront ainsi ce contenu protoplasmique sélectionné parmi le territoire environnant. Prenant ainsi avantage sur leurs pairs, la poursuite de leur domination spatiale et trophique sera favorisée ou défavorisée par la régulation systémique opérée par les stimuli fonctionnels; si une altération physiologique provoque l'arrêt de la stimulation de certaines unités, leur atrophie respective permettra à d'autres variétés cellulaires de s'imposer au sein du tissu en développement. Ainsi, la sélection cellulaire sera établie selon un modèle prenant en compte tant les variations moléculaires se manifestant en amont que les modalités structurelles d'excitation qui s'imposent en aval. Ces variations pourront être porteuses de traits fonctionnels pouvant avantager la cellule dans sa lutte pour l'existence, comme l'élimination des produits métaboliques néfastes : « une nouvelle variation moléculaire bénéfique, même si elle ne se manifeste qu'après la formation des feuilletts embryonnaires, peut éventuellement même s'étendre à la quasi-totalité d'un tissu » (*KdT*, pp. 95, 96)³⁵⁷. Roux laissera ensuite le soin aux physiologistes de déterminer, progressivement et selon l'objet d'analyse, les variables comprises dans ce modèle qui doit rendre compte de la complexité des relations causales sous-tendant les mécanismes sélectifs particuliers. En vertu de la sélection des unités résistantes à la pression, la lutte des cellules se présentera par exemple comme la raison suffisante de cette remarquable résistance à la pression hémodynamique des vaisseaux.

Si la lutte des parties aux niveaux moléculaire et cellulaire était directement formatrice,

357 Texte original : [...] *so dass eine neue günstige molekulare Variation, auch wenn sie erst nach der Bildung der Keimblätter auftritt, sich eventuell gleich fast in einem ganzen Gewebe verbreiten kann.*

celle entre tissus et organes hétérogènes ne saurait engendrer de sélection anatomique. Bernard amène une distinction conceptuelle éclairante sur ce point : dans la mesure où les individualités cellulaires et protoplasmiques possèdent des *propriétés* générales (contractilité, motilité, résistance, efficacité métabolique, etc.), tandis que « les *fonctions*, au contraire, n'appartiennent qu'à des organes et à des appareils, c'est-à-dire à des ensembles de parties anatomiques »³⁵⁸, une sélection entre ces éléments hétérogènes minerait l'interdépendance fonctionnelle des parties constituantes du tout organique. Bien que certaines propriétés cellulaires soient reconnues comme étant hautement finalitaires, reste que la fonction de chaque cellule n'est intelligible qu'à partir de son intégration à un ordre histologique supérieur. Autrement dit, contrairement à la plupart des tissus et organes, les cellules et les molécules jouent un rôle fonctionnel indispensable non pas en tant qu'unités individuelles, mais en tant que membres d'une organisation collective, ce qui schématiquement autorise une sélection individuelle proprement dite.

C'est à partir de ces prémisses que Roux doit rejeter une lutte sélective des tissus comme mécanisme ontogénétique fondamental, thèse qui avait été formulée dès 1876 par l'embryologiste Franz Boll et qui jouissait d'une certaine diffusion dans la littérature scientifique. Après avoir mené des études sur le développement des poumons du poulet, Boll prétendait que :

*La recherche microscopique a prouvé, dans la paix de l'œuf, l'existence du processus le plus dramatique que je veux réunir [...] sous la terminologie « lutte des tissus ». En fait, le développement des poumons et des organes glandulaires n'est rien d'autre qu'une guerre continuelle entre le tissu conjonctif et l'épithélium. Des deux principes [de la croissance], la nécessité de la coopération pour chaque croissance a déjà été prouvée; on s'efforce toujours à mettre en valeur le principe opposé, selon lequel chacune d'elles ne s'exerce pas une à côté de l'autre, mais bien l'une contre l'autre*³⁵⁹.

Fort critique devant l'assertion quelque peu spéculative, selon laquelle la structure normale de

358 Bernard, C., *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, p. 370.

359 Texte original: *Die mikroskopische Untersuchung hat im Frieden des Eies die Existenz höchst dramatischer Vorgänge nachgewiesen, welche ich aus Concession an eine neuerdings sehr beliebte Terminologie von zweifelhaftem Werthe unter der Bezeichnung des „Kampfes der Gewebe“ zusammenfassen will. Denn in der That ist die Entwickelung der Lunge und der drüsigen Organe Nichts anderes als ein fortgesetzter Gränzkrieg zwischen Bindegewebe und Epithel. Die beiden Principien, deren Zusammenwirkung als für jedes Wachsthum nothwendig nachgewiesen wurde, sind entgegengesetzte Principien, deren jedes sich nicht neben dem andern, sondern recht eigentlich gegen das andere zur Geltung zu bringen bestrebt ist.* Boll, F. (1876). *Das Princip des Wachsthums, eine anatomische Untersuchung*. Berlin: August Hirschwald, p. 27.

chaque organe serait déterminée par le degré de croissance des tissus conjonctifs (*KdT*, p. 99), Roux met néanmoins la sélection histologique à l'avant-scène de son exposé. Il omet toutefois de mentionner son appropriation de l'essentiel de la conclusion de Boll, à savoir qu'« à la suite des tensions de croissance, les tissus correspondants sont pleinement développés et ils se maintiennent désormais *en équilibre* »³⁶⁰. E. B. Wilson nomme d'ailleurs cette thèse la *théorie de la résistance*, selon laquelle chaque tissu poursuivrait sa croissance jusqu'à la limite supportable déterminée par la résistance des tissus et organes voisins³⁶¹. Roux fait donc appel à cette théorie afin d'expliquer divers processus régulateurs, telles la croissance compensatrice des épithéliums lors de l'affaiblissement des tissus conjonctifs, l'hypertrophie de la trame conjonctive occupant un espace libéré par des systèmes glandulaires, nerveux ou musculaires atrophiés, ou encore la croissance des capillaires se substituant à des tissus osseux détruits (*KdT*, pp. 97-101). Faisant écho à la mécanique embryonnaire de Wilhelm His, qui attribue à la résistance des corps un rôle génétique fondamental, cette théorie n'est-elle donc pas incompatible avec la conception rouxienne de l'ontogenèse comme organisation finalitaire capable d'autorégulation et d'adaptation fonctionnelle? Comme le souligna Wilson :

*There is no doubt that hypertrophy, atrophy, or displacement of particular parts often leads to compensatory changes in the neighbouring parts; but it is equally certain that such changes are not a direct mechanical effect of the disturbance, but a highly complex physiological response to it. How complex the problem is, is shown by the fact that even closely related animals may differ widely in this respect*³⁶².

Si le tissu en tant que disposition finalitaire est traduit mécaniquement comme un sous-système agencé de façon à interagir causalement avec le système global auquel il est intégré, ce n'est qu'en étant théoriquement annexée aux processus d'adaptation fonctionnelle qu'une théorie de la résistance peut apparaître comme un cadre explicatif fécond. D'ailleurs, Roux soutient que la lutte des tissus a « en général des conséquences insignifiantes », à moins qu'elle ne devienne « une lutte de la force fonctionnelle des tissus, qui donne alors à chaque tissu la dimension nécessaire à son utilisation selon l'intégralité de sa fonction » (*KdT*, pp. 101,

360 Souligné par l'auteur. Texte original: [...] *die Wachstumsspannungen sämtlicher Gewebe vollständig entwickelt sind und sich nunmehr das Gleichgewicht halten. Ibid.*, p. 28.

361 Wilson, E. B. (1919). *The Cell in Development and Inheritance* (2^e éd.). New York: The Macmillan Company., p. 392.

362 *Ibid.*, p. 392.

102)³⁶³. Tandis que la lutte des parties aux niveaux inférieurs impliquait une conception essentiellement matérielle de l'individualité biologique, dans la mesure où l'expansion des plastidules et des cellules semblait réduite à la mise en valeur de leurs propriétés, la lutte des tissus met donc en évidence l'unité téléologique de chaque partie histologique par rapport au tout.

Sous un paradoxe apparent, le thème qui domine la section portant sur le quatrième et dernier palier de la lutte des parties, *la lutte des organes*, est l'interdépendance qui caractérise la formation et la régulation des organes. Certes, la théorie de la résistance semble corroborée par le comportement de plusieurs organes, la croissance illimitée de la rate selon l'espace disponible sert ici d'exemple; mais Roux insiste particulièrement sur le façonnement du foie par ses voisins, sur la dépendance de la forme des poumons à l'égard de la cage thoracique, du cœur et des hémicoupoles diaphragmatiques, sur l'adaptation des glandes surrénales aux reins (*KdT*, p. 104). Or, les prémisses de la théorie darwinienne expriment sans équivoque qu'une interdépendance individuelle menée par la lutte pour l'existence n'est paradoxale qu'en apparence : cette interdépendance des organes n'est-elle pas en effet analogue à celle des espèces qui participent à la régulation et à la cohésion d'un écosystème? Certes, le degré de cohésion discrimine ici les deux types d'organisation et restreint la portée de l'analogie : mais l'intégration fonctionnelle comme condition indispensable à la survie apparaît comme un phénomène génétique commun à tout système biologique, qu'il soit physiologique ou écologique.

b) Le développement, un mouvement en équilibre : auto-formation et auto-régulation

Au cours du deuxième chapitre de *La Lutte*, Roux s'est ainsi efforcé d'exposer les modalités générales de la lutte des parties pour l'ensemble des niveaux d'organisation. Or, ce rapport de force intra-organismique, tantôt sélectif, tantôt structurel, ne saurait agir comme force auto-formatrice de manière indépendante : ce n'est qu'en opérant de concert avec la

363 Texte original : [...] *einem Kampfe der Funktionsstärke der Gewebe und er wird als solcher bestrebt sein, jedem Gewebe die für den Gebrauch, den das Ganze von seiner Function macht, nöthige Dimension zu geben.*

stimulation fonctionnelle que la lutte des parties, participant activement à l'adaptation fonctionnelle, s'inscrit empiriquement comme un mécanisme épigénétique et homéostatique à part entière. Au sein d'un milieu intérieur, les stimuli fonctionnels systématiquement séquencés agissent de façon analogue aux exigences du milieu dans un contexte typiquement darwinien. Darwin identifie trois modalités générales de la lutte pour l'existence, soit (1) celle entre individus d'une même espèce, qui s'affiche comme étant la plus prononcée, (2) celle entre espèces différentes, et (3) celle de façon générale avec l'environnement³⁶⁴. Bien entendu, cette ségrégation des types de compétitivité reste essentiellement schématique, et son rôle heuristique est de faciliter l'appréhension des facteurs particuliers de sélection; empiriquement, l'ensemble de ces variables écosystémiques constitue un front commun de pressions sélectives sur l'individu. Ainsi en est-il pour la lutte des parties, qui doit être comprise comme une rationalisation schématique de l'action autorégulatrice et auto-formatrice du milieu intérieur.

L'évaluation de l'ampleur du rôle épigénétique d'une telle lutte doit concerner la problématique de sa conjonction avec les causes internes, c'est-à-dire avec la fameuse inconnue explicative héréditaire. À cet égard, Roux fera particulièrement appel à une sémantique finaliste, faute d'analyses empiriques concluantes en la matière. Selon *La Lutte*, l'étude des mécanismes adaptatifs et sélectifs nous a démontré que :

L'hérédité ne peut pas aller jusqu'à déterminer chacun des phénomènes, mais elle doit se contenter de donner quelques indications normatives pour l'ensemble des phénomènes. Une conséquence nécessaire de cette liberté ainsi que des différences existant entre les parties était donc qu'au cours des échanges métaboliques et de la croissance, les parties les plus fortes devaient gêner les parties les moins fortes en prenant leur place et parfois leur nourriture, grossissant davantage à leurs dépens. (KdT, p. 107)³⁶⁵.

Comment faut-il interpréter l'exercice de cette « liberté » à l'égard de l'application d'une « norme » héréditaire? Cette sémantique finaliste témoigne-t-elle des excès analogiques d'un ouvrage philosophique de jeunesse, ou forme-t-elle l'heuristique menant, dans un premier

364 Darwin, C., *L'Origine des espèces*, p. 113.

365 Souligné par l'auteur. Texte original : *Ferner führten wir aus, dass in Folge derselben die Vererbung nicht bis zur Bestimmung des letzten Einzelgeschehens gehen kann, sondern sich begnügen muss, allgemeine Normativbestimmungen für das Geschehen zu treffen. Eine notwendige Folge dieser Freiheit und der Verschiedenheit der Theile war es, dass im Stoffwechsel und Wachstum die stärkeren Theile die schwächeren durch Entziehung von Raum und eventuell auch von Nahrung beeinträchtigen und sich auf Kosten derselben in höherem Maasse ausbreiten mussten.*

temps, à l'analyse des mécanismes de variabilité individuelle et de différenciation? Cette conception normative de l'épigenèse trouve effectivement résonance dans la théorie baérienne, et afin d'éviter un dualisme latent entre une hérédité téléologique et une adaptation mécanique, l'assimilation des causes internes à une sorte d'*autostimulation* (KdT, pp. 180, 181) permettra d'inscrire théoriquement l'hérédité comme un processus physiologique au même titre que les stimuli fonctionnels; ce transfert conceptuel assurera une certaine intelligibilité de l'imbrication causale effective des déterminations ontogéniques et héréditaires responsables de la morphogenèse. Bien que cette conception ne dépende pas directement de la reconnaissance d'unités téléologiques, elle exige la saisie d'unités et de sous-unités systémiques intégrées à un réseau dont la ramification est constituée par l'expression physiologique de la causalité : l'*irritation*. Autrement dit, une unité biologique ne peut être affectée qu'en étant irritée et en affecter une autre qu'en l'irritant. Comme l'irritabilité est par définition *sélective*, la réaction à une irritation correspondra, comme Wilson le suggérait, aux modalités singulières de chaque organisation individuelle prise dans sa totalité. C'est donc en raison de cette variabilité généralisée, si indispensable à la théorie darwinienne, que la réponse métabolique et formatrice à la même auto-stimulation héréditaire peut s'avérer si diverse; c'est également en évaluant le champ des réactions ontogénétiques possibles que l'on constate une certaine latitude dans l'application de ce que l'on peut comprendre de manière synthétique comme une « norme » héréditaire. D'ailleurs, si l'hérédité se présente désormais comme une autostimulation, c'est plutôt l'individu biologique qui incarnera la norme en imposant son ordre homéostatique au stimulus héréditaire.

L'étude analytique du développement de cette norme devra entre autres passer par l'évaluation physiologique du facteur interne de l'assimilation, qui déterminera le véritable rôle des stimuli fonctionnels trophiques. De manière *a priori*, un simple accroissement de l'apport sanguin dans un contexte de lutte des parties devrait proportionnellement augmenter l'assimilation et la croissance; or, dans la plupart des cas, c'est plutôt l'augmentation de l'activité fonctionnelle qui engendre un apport sanguin supérieur. En opposant la nutrition accrue des « parties passives » (glandes lymphatiques, rate, reins, tissus conjonctifs, cellules épithéliales) alors soumises à une hyperémie (apport sanguin anormalement élevé) à la

nutrition inaltérée des « organes actifs » (muscles, nerfs, cellules sensorielles, etc.), Roux infère qu'une hypertrophie des organes actifs est normalement responsable de l'hyperémie fonctionnelle des parties passives et des substances de soutien (*KdT*, p. 144). La distribution quantitative et qualitative des nutriments étant précisément téléo-dirigée, l'on ne peut que constater le rôle causal passablement modeste des mécanismes darwiniens profondément intégrés à l'exercice hégémonique des stimuli fonctionnels et héréditaires.

Finalement, tâchons d'esquisser un portrait global de l'explication rouxienne du développement, de l'auto-conservation de l'organisme et de l'inscription de l'adaptation fonctionnelle au niveau héréditaire. De manière schématique, Roux distingue deux phases générales de développement : (1) la phase embryonnaire principalement déterminée par l'activation auto-stimulante de *la substance embryonnaire*; (2) une phase d'adaptation aux stimuli fonctionnels qui commence lorsqu'il y a contrainte physiologique de la part des autres parties, empêchant les *substances embryonnaires excédentaires* de s'activer. Ainsi, lorsque cette résistance est levée à la suite d'une amputation ou d'une atrophie des tissus, l'autostimulation embryonnaire virtuelle s'active à nouveau par les phénomènes hypertrophiques ou de régénération. Dès les premiers développements embryonnaires menés par l'activation autonome des stimuli internes, plusieurs facteurs épigénétiques conditionnent l'autoformation organique. Bien que l'embryogenèse soit comprise comme un développement « intérieur », isolé et à l'abri des fluctuations du milieu cosmique, la tératologie, la pathologie et la physiologie nous informent de l'ampleur des variations embryonnaires que produisent des changements soudains dans l'ordre physico-chimique des stimuli physiques et trophiques de l'embryon. Roux mentionne notamment le changement de la composition chimique des nutriments d'une plante qui transforme la disposition morphologique de sa floraison (W. Knop), la privation d'oxygène subite par l'embryon de poulet suivie d'anomalies au niveau des cellules de l'endothélium (Kölliker) et l'absence de liquide amniotique qui, par une pression de l'utérus exercée directement sur le corps de l'enfant, cause la formation congénitale des pieds plats (Volkman) (*KdT*, pp. 206, 207). Même les variations contingentes infiniment subtiles pourront être sélectionnées dans un contexte de luttes interplastidulaires et intercellulaires, sélections qui optimiseront tout d'abord le métabolisme en fonction des modalités spatiales et

trophiques du territoire embryonnaire. Lors de la différenciation histologique des cellules, l'incorporation à des sous-unités systémiques fonctionnelles fera en sorte que les processus sous-tendus par ces variations se trouveront modifiés par les stimuli fonctionnels structurant leur intégration; parmi ces processus, seuls ceux dont la capacité d'assimilation s'en trouvera renforcée participeront aux développements ultérieurs (*KdT*, p. 169). Malgré la prédominance des stimuli internes pendant la phase embryonnaire, qui de manière synthétique prend l'aspect d'une « norme » héréditaire, l'embryogenèse demeure un phénomène hautement *épigénétique*, où les diverses modalités d'interactions entre les parties, que l'on peut réunir sous la notion synthétique d'*adaptation fonctionnelle*, jouent un rôle causal indispensable dans l'autoformation du corps organique.

Tandis que l'embryogenèse constituait un processus *homéorhétique*³⁶⁶ en tant que « mouvement en équilibre », l'homéostasie post-congénitale, en tant qu'« équilibre en mouvement »³⁶⁷, sera essentiellement assurée par l'organisation des stimuli fonctionnels et la tension exercée par les tissus et organes qui supportera l'ensemble de la structure dynamique. En tant que centre téléo-directionnel des opérations, le cerveau dirigera, par le biais des nerfs trophiques, les hypertrophies, les atrophies et les particularités morphologiques selon les besoins de l'organisme; le stimulus fonctionnel affectant un organe actif s'inscrira dans une boucle de rétroaction qui affectera le développement des tissus conjonctifs, des substances de soutien, des capillaires. Bref, un stimulus fonctionnel représente « l'activité de l'ensemble de l'organisme » (*KdT*, p. 113) à un stade où l'intégration semble achevée. Toutefois, cet achèvement n'est jamais pleinement atteint : certains dérèglements pathologiques en sont la preuve la plus manifeste et constituent l'ultime témoignage de l'autonomie effective de chacune des parties. L'unité finalitaire de l'organisme et de ses sous-unités étant constamment menacée d'une relative implosion dégénérative, l'*autorégulation* est à juste titre élevée par Roux au rang d'*essence* de l'organique.

366 Contrairement à l'équilibre homéostatique qui renvoie à la constance d'un état (*stasis*), l'*homéorhésis* est caractéristique d'une autorégulation s'opérant au sein même d'un processus par lequel se succèdent les transformations. Duchesneau, F., *Philosophie de la biologie*, p. 102.

367 Les prémisses de Wilson rejoignent ici celles de Roux : « The developing embryo, like the adult, is a *moving equilibrium* – a product of the response of the inherited organization to the external stimuli working upon it. If these stimuli be altered, development is altered ». *The Cell in Development and Inheritance*, p. 428.

Enfin, cette autorégulation vitale déploie son activité au-delà des limites de l'individualité physiologique. Malgré l'absence volontaire d'une explication analytique de l'hérédité des caractères acquis, Roux suggère que les configurations régulières de stimulation fonctionnelle seraient progressivement intégrées à la « série » de stimuli internes exprimée par le substrat héréditaire, et ce sur des générations successives (*KdT*, pp. 180, 181). L'autorégulation supra-individuelle assurera donc une coalescence entre les stimuli fonctionnels et l'autostimulation interne, prolongeant ainsi la cohésion individuelle suivant l'intime intégration de l'organisme à son milieu, tout en lui assurant, par une automatisation des stimuli, une autonomie intrinsèque devant les fluctuations contingentes de ce même milieu.

4.4 Conclusion

Nous avons démontré que *La Lutte des parties dans l'organisme* (1881) de Wilhelm Roux n'est pas qu'un ouvrage philosophique de jeunesse se présentant comme une variation sur un thème haeckelien, mais une synthèse cohérente de la méthodologie biomécaniste de His, de la théorie cellulaire et du téléo-mécanisme de Virchow, de la tectologie de Haeckel, et finalement de la théorie darwinienne de la sélection naturelle. Il s'agissait premièrement d'élucider la genèse du concept rouxien d'*adaptation fonctionnelle* à la lumière de son interprétation de la sélection naturelle de Darwin et des résultats de ses travaux embryologiques d'habilitation sur la formation des vaisseaux sanguins. D'une part, Roux relève l'insuffisance des sélections singulières de variations isolées afin d'expliquer l'émergence de traits présentés en tant que sous-systèmes finalitaires complexes et optimisés, tels l'agencement des tissus conjonctifs, la morphologie des substances de soutien – les tendons, les parties du squelette, les ligaments et les fasciae forment par exemple un sous-système de soutien fonctionnel se développant autour de certains tissus musculaires – et la formation des vaisseaux sanguins. D'autre part, la déduction mécanique, caractéristique de la méthode expérimentale de His, n'incarne pas davantage la raison suffisante de la bifurcation des vaisseaux; bien que la pression hémodynamique en constitue un déterminant non

négligeable, l'influence des parenchymes devra être intégrée au modèle explicatif. Roux s'affaira donc à la théorisation d'un cadre explicatif plus inclusif autour de la notion d'adaptation fonctionnelle. Tant les variations contingentes que les causes externes d'ordre physico-chimique seront assimilées en tant que stimuli intégrés par l'action autorégulatrice de l'organisation vitale.

Deuxièmement, il s'agissait de dégager les conditions théoriques de possibilité de la modalité compétitive d'adaptation fonctionnelle nommée *lutte des parties*. En dévoilant la nature physiologique des tissus pathologiques, Virchow suggéra une compétitivité latente et constitutive des interactions cellulaires, où la présence de chaque cellule serait en quelque sorte parasitaire à ses voisines. Occupant un territoire extracellulaire dont l'activité métabolique est le reflet de son autonomie, la cellule virchowienne est néanmoins intégrée à un « État cellulaire » où elle conjugue liberté individuelle et division du travail. Ne reconnaissant pas la validité causale de la récapitulation haeckelienne, Roux fit néanmoins sienne l'individualité physiologique comme organisation composée de sous-unités imbriquées les unes dans les autres et disposées de manière fonctionnelle. En attribuant la surcompensation du consommé comme essence de ces unités, s'en suivait logiquement une dynamique malthusienne entre les individus partageant le même niveau d'organisation.

Enfin, il s'agissait d'exposer les modalités de cette lutte intérieure et d'en spécifier les rôles épigénétique et homéostatique. Une sélection naturelle s'opère tout d'abord au niveau des molécules, optimisant les propriétés métaboliques au sein de chaque cellule, et déterminant en un second temps les cellules qui seront responsables de la différenciation histogénétique. Ainsi, la raison suffisante de cette différenciation combine les variations embryonnaires sélectionnées et optimisées et la norme héréditaire qui offre les balises développementales de la spécialisation organique. Cette latitude épigénétique représente la traduction physiologique de l'autonomie individuelle de provenance virchowienne, dégageant une téléologie immanente toujours présente au sein du système théorique, malgré l'intention de Roux de rester fidèle aux principes des sciences expérimentales. Transférée à l'extérieur du préstructuralisme hisien, la théorie de la résistance appliquée aux tissus et aux organes dépend largement d'une activité téléologique où se coordonnent les différents individus selon la hiérarchie de l'organisation

physiologique, afin que la concurrence n'aboutisse pas à une sélection des parties anatomo-fonctionnelles, mais bien à un rapport de force nécessaire à la cohésion de l'architecture vitale. Afin de supplanter dans la mesure du possible cette dimension téléologique de l'individualité par une genèse mécanique des dispositions finalitaires, Roux doit donc miser sur l'annexion de la lutte des parties à une autorégulation par la stimulation fonctionnelle, où les critères sélectifs et morphogénétiques seront strictement déterminés par les conditions du milieu intérieur.

Dans cette seconde partie de la thèse, nous avons donc retracé le chemin sinueux vers la fondation théorique et méthodologique d'une physiologie du développement, dont la forme la plus achevée ne trouvera son expression véritable qu'au sein de l'*Entwicklungsmechanik*, à laquelle la prochaine partie sera consacrée. À l'aide de la théorie darwinienne, Haeckel élaborera une véritable théorie morphologique de la physiologie du développement, où l'ontogenèse se présente comme le produit d'une dialectique entre la répétition héréditaire et la différence adaptative, le rapport combinatoire de cette dialectique étant évalué par une classification comparative des homologues répertoriés. L'investissement tardif du domaine développemental par la physiologie réductionniste se réalisera, avec le programme de recherche de His, dans une forte opposition à l'égard de l'approche phylogénique. Mais en refusant l'intervention tératologique, His consolide la méthodologie embryologique en tant qu'« histoire du développement ». Par contre, elle devra s'émanciper de l'interprétation phylogénique et de ses subreptions vitalistes : l'*Entwicklungsgeschichte* physiologique retiendra du programme de Ludwig la stratégie de la reproduction artificielle, par laquelle seront déduites les causes mécaniques de l'embryogenèse. Ici, deux conceptions mécanistes s'opposent : (1) *le mécanisme nomologique* de His, selon lequel l'appréhension d'un rapport mécanique doit être absolument déterminé par les lois de la physique et de la mécanique; (2) *le mécanisme causal*, qui soutient que les régularités observées dans les phénomènes vitaux sont ultimement déterminées par un agencement particulier de réactions physico-chimiques. Au sein d'une heuristique mécaniste qui encadrerait globalement l'ensemble des disciplines biologiques, ces deux courants épistémologiques ont ainsi façonné la rivalité entre les

programmes de recherche zoologiques. Malgré son titre quelque peu excentrique, l'une des réalisations majeures de *La Lutte* est d'avoir intégré les modèles et les résultats de l'approche nomologique au sein d'une théorie mécaniste-causale de la physiologie du développement, qui à la fois se veut libérée de l'appropriation phylogénique et montre davantage de proximité avec la physiologie bernardienne qu'avec le programme de His. À cet égard, ce travail synthétique lance les bases théoriques de l'*Entwicklungsmechanik*, qui sera inaugurée quelques années plus tard. Enfin, soulignons le renversement épigénétique qui a suivi de telles mutations théoriques : l'adoption d'un mécanisme causal combinée à l'abandon d'une hérédité récapitulative d'un côté, et d'une préstructuration germinale de l'autre, enfanta un épigénétisme causal d'une ampleur jusqu'ici inégalée. La traduction des déterminations héréditaires en tant qu'auto-stimulations, dont l'issue est plus ou moins dépendante d'un réseau auto-régulateur préalable, replace ainsi l'organisation physiologique au centre du phénomène génétique. Cette place dans la hiérarchie causale sera d'ailleurs le futur point de litige qui motivera le renouvellement expérimental de la problématique développementale.

TROISIÈME PARTIE

L'Entwicklungsmechanik à la conquête de l'invisible

Nous nous trouvons vis-à-vis de l'organisation de la cellule, exactement dans la situation d'un mécanicien qui devrait expliquer le mécanisme d'une machine extrêmement compliquée, pour la construction de laquelle toutes les ressources imaginables de la technique physique et chimique auraient été utilisées, et qui ne pourrait s'en référer qu'au travail extérieur qu'elle exécute, sans pouvoir en examiner les innombrables pièces de construction, parce qu'elle serait logée dans une cage impénétrable à ses yeux.

Oscar Hertwig, *La cellule et les tissus*, 1898.

Chapitre 5

La révolution karyokinétique³⁶⁸ : le développement du préformationnisme idioplasmique

De manière générale, on apprend de l'histoire des sciences que l'invisible est un vaste champ aux possibilités explicatives multiples, dont la mise en forme théorique est balisée par le visible. Dans certains contextes, les données de l'expérience prennent même la forme d'un chant de sirène, dont le savant doit parvenir à s'abstraire pieusement; c'est ainsi que Galilée admirait les premiers adeptes de l'héliocentrisme, qui « par la force de leur intellect ont pu dominer leurs sens au point de faire passer ce que leur dictait la raison avant les données ouvertement contraires de l'expérience sensible »³⁶⁹. Vers la fin du XIX^e siècle, la théorisation en biologie développementale exigeait cependant une conformité normative avec les données morphologiques obtenues. Si plusieurs avancées embryologiques reposèrent incontestablement sur une description améliorée de la fécondation et de la division cellulaire, l'accès à ces nouveaux phénomènes ouvrait également la voie aux diverses transformations et à la précision des champs théoriques qui, en occupant l'invisible, dotent le visible de sens.

« Le développement », suggère Roux en introduction des *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo (Traité sur la mécanique du développement de l'embryon 1885)*, consiste en « la manifestation de la diversité perceptible »³⁷⁰. En tant que produit phénoménal du sujet connaissant, la morphogenèse dévoile ainsi « une diversité », mais garde le secret de son origine. Le renouvellement par Roux de la problématique du développement, en vertu d'une réinterprétation de l'opposition entre *préformation* et *épigenèse*, visait précisément la connaissance de cette origine. Le germe, qui est avant tout une cellule, apparaît

368 Nous avons préféré le terme de Schleicher (1879, *karyokinèse* : « mouvement nucléaire ») à celui sanctionné de Flemming (1882 : *mitose* : « filament ») pour qualifier ce tournant, car par cette emphase sur les mouvements des chromosomes observés lors de la division nucléaire, celui-là nous a semblé signifier une description plus phénoménologique. Or, c'est justement la genèse des diverses interprétations de ces nouveaux phénomènes et de leurs relations avec d'autres champs biologiques établis qui comporte un intérêt épistémologique.

369 Galilée cité dans Clavelin, M. (2004). Le copernicanisme et la mutation de la philosophie naturelle. *Revue de Métaphysique et de Morale*, 3(Juillet-Septembre), p. 356.

370 Roux, W. (1885). *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo*. *Zeitschrift für Biologie*, 9(3), p. 414.

d'abord comme le substrat prodigieux d'une telle diversité génétique, morphologique et fonctionnelle. Mais une fois le préstructuralisme de His récusé, l'idée préformationniste, selon laquelle toute cette diversité y serait déjà contenue de manière latente et imperceptible, devient problématique : comment une telle prouesse exercée par les moyens physico-chimiques connus peut-elle se rendre intelligible? Encore plus surprenante est l'idée épigénétiste que ce germe soit plutôt la condition initiale d'un système auto-formateur, dont la constante activité régulatrice engendrerait une diversité nouvelle et fonctionnellement organisée. Quel que soit le scénario envisagé, le verdict ne peut être définitivement arbitré par un jeu subjectif de jugements posés à l'échelle de la perception humaine. Le défi de l'*Entwicklungsmechanik* sera alors, grâce à la méthode expérimentale, de cartographier la répartition causale du développement, et ainsi résoudre la question de l'origine en limitant les déductions hasardeuses sur la nature et le fonctionnement des micro-déterminants restés invisibles. Les résultats d'une embryologie expérimentale naissante s'avéreront fort prometteurs et significatifs, mais ils resteront de toute évidence insuffisants pour la production d'une topographie détaillée et consensuelle de cette origine complexe.

Le programme de recherche rouxien évolua donc au sein d'un contexte riche en productions théoriques, éveillé notamment par la révolution karyokinétique qui mena au renversement de la théorie protoplasmique de la cellule. Dès que l'agencement systématique et généralisé des cordons chromatiques (chromosomes) lors de la division indirecte fut associé aux phénomènes héréditaires, les modèles achevés de la mitose, de la fécondation et de la méiose donnèrent forme à des théories rivales du développement, dont chacune « sauvait » à sa façon ces nouveaux phénomènes. Entre tous les acteurs de cette profonde révolution, c'est certainement August Weismann qui sut inférer, à partir d'un ensemble de découvertes initialement isolées, les bouleversements théoriques les plus radicaux : ségrégation entre le plasma germinal et le plasma somatique, rejet de l'hérédité des caractères acquis et stricte prédétermination nucléaire du développement. À la lumière des données probantes, ces conclusions étaient tout à fait contestables, et sous le poids des anomalies, les modèles épigénétiques de Hans Driesch et Oscar Hertwig, entre autres, offrirent des alternatives théoriques qui stimulèrent les recherches de Theodor Boveri, Thomas Morgan et Hans

Spemann dans les phases ultérieures de l'embryologie expérimentale.

5.1 Réductionnisme et organicisme au sein de la théorie protoplasmique

a) *The physical basis of life : le protoplasme en tant que matière vivante*

L'épisode protoplasmique de la théorie cellulaire s'établit véritablement dans les années 1860 par une révision du rôle accordé à la membrane cellulaire selon le modèle cytologique qui a fondé la théorie cellulaire, celui du « verre de montre » (*Uhrglass*) de Matthias Schleiden (1838) et de Theodor Schwann (1839). Selon Schwann, une sédimentation cristalline des membranes – la formation de la membrane cellulaire suivant celle du noyau et du nucléole – précède un enfermement vésiculaire du « cytoblastème » (fluide organique) resté non cristallisé et se trouvant tant à l'intérieur qu'à l'extérieur de la cellule initiale. Exerçant une force d'attraction sur le fluide cytoblastémique³⁷¹, ces membranes sédimentaires apparaissent donc comme des éléments indispensables de la formation cellulaire. Le botaniste Carl von Nägeli (1846) reconnut, à l'instar de Schwann, un pouvoir organogénétique aux fluides organiques³⁷², mais récusait le rôle génétique de la membrane cellulaire, jugeant qu'il ne s'agissait que d'un revêtement sécrété par le contenu qu'il enveloppe. Anciennement réservé à la substance interne des cellules végétales, le concept de *protoplasme* fut élargi par le botaniste Ferdinand Cohn (1850) pour inclure celle des cellules animales. Si la théorie cellulaire avait d'abord réuni les deux règnes organiques sous une unité élémentaire de formation, sa version protoplasmique devait les réunir encore plus étroitement par la reconnaissance d'une substance vitale commune, dont les vastes variations spécifiques laissaient néanmoins transparaître les affinités chimiques (substance azotée), fonctionnelles (nutrition, irritabilité et contractilité) et morphologiques fondamentales.

À cet égard, les études histologiques de Max Schultze (1861)³⁷³ sur les corpuscules

371 Duchesneau, F. (1987). *Genèse de la théorie cellulaire*. Montréal-Paris: Bellarmin-Vrin, pp. 202, 203.

372 *Ibid.*, p. 265; Geison, G. L. (1969). The protoplasmic theory of life and the vitalist-mechanist debate. *Isis*, 60(3), p. 274.

373 Schultze, M. (1861). Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftlichen Medicin*, 1-27.

musculaires (*Muskelkörperchen*) du têtard – de petits fragments nucléés de protoplasme parmi les éléments contractiles des muscles striés – se présentèrent comme le cas empirique lui permettant de généraliser le modèle protoplasmique issu de ses analyses de divers protozoaires, tels les foraminifères. Privées d'une membrane rigide, ces amibes étaient représentées comme des cellules primitives et faiblement différenciées³⁷⁴; la saisie de corpuscules analogues parmi les tissus des êtres supérieurs allait justifier la redéfinition de la cellule à la lumière de la théorie protoplasmique. À l'époque, un débat persistait parmi les histologistes à savoir si ces *Muskelkörperchen*, vraisemblablement dépourvus de membrane, étaient réellement des cellules ou simplement des noyaux isolés dans un espace extracellulaire³⁷⁵. Il était clair pour Schultze qu'il s'agissait bel et bien de cellules. À la suite de Cohn et de Franz Leydig (1857), qui déjà avaient postulé l'existence de cellules primordiales sans membrane rigide³⁷⁶, il incita à l'abandon du schème cellulaire conventionnel, qui comptait la membrane pour élément essentiel. Plus qu'une précision morphologique, la thèse de Schultze touchait la nature intrinsèque de l'unité vitale : la cellule primordiale, avec l'ensemble de ses facultés génétiques et métaboliques, tiendrait à « un petit amas de protoplasme à l'intérieur duquel se trouve un noyau »³⁷⁷. Fort simple, la structure de ces *Muskelkörperchen* apparaît composée d'un noyau plus ou moins homogène en forme de tonneau et d'un protoplasme clair, parsemé de quelques granules³⁷⁸. Schultze osa même comparer la cellule avec enveloppe à « un infusoire enkysté », vivifiant ensuite l'analogie par l'image du « monstre emprisonné »³⁷⁹. Adventice, la membrane représentait ainsi une contrainte imposée à la différenciation, marquant la soumission fonctionnelle de la cellule au sein du tout organique.

Cette orientation de la théorie protoplasmique, selon laquelle la substance vitale

374 Baker, J. R. (1952). The cell-theory: a restatement, history, and critique (Part III). *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 93(2), p. 164.

375 Geison, G. L., *The Protoplasmic Theory*, p. 276.

376 Baker, J. R. (1949). The cell-theory: a restatement, history, and critique (Part II). *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 90(1), p. 94; (Part III), p. 164.

377 Schultze traduit et cité par Duchesneau, F. (2016). *La cellule comme organisme élémentaire: de Schwann à Brücke et Kölliker*. Document inédit, p. 11. cf : Schultze, M., *Über Muskelkörperchen*, p. 27.

378 Coleman, W. (1965). Cell, nucleus, and inheritance: an historical Study. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 109(3), p. 127.

379 Baker, J. R., *The Cell-theory (Part III)*, p. 165.

posséderait une structure faiblement organisée, demi-fluide et plus ou moins homogène, reste en accord avec l'approche réductionniste que privilégiait Schwann. En définitive, le cofondateur de la théorie cellulaire assimilait la cytogenèse à une solidification partielle d'un fluide organique, où la concentration initiale engendrait d'abord le nucléole, qui en vertu d'une force d'attraction se chargeait des sédimentations successives. Comme Schwann comprenait la formation cellulaire comme un processus généralement exogénétique, la génération spontanée des cellules et des noyaux au sein de masses cytotblastémiques était par conséquent envisageable. Or, l'attribution éventuelle d'un rôle si prépondérant à la substance vitale aux dépens des éléments structuraux comme le noyau et la membrane risquait pourtant de réduire la cellule au statut de produit morphologique passif de l'activité formatrice de la matière vivante. La critique de Thomas Huxley envers la théorie cellulaire par allégeance à la théorie épigénétique de C. Wolff représente cette tendance :

Schleiden and Schwann teach implicitly that the primary histological elements (cells) are independent, anatomically and physiologically [...] and that the whole organism is the result of the union and combined action of these primarily separate elements. Wolff, on the other hand, asserts that the primary histological elements (cells too, but not always defined in the same way) are not either anatomically or physiologically independent [...] and that the organism results from the "differentiation" of a primarily homogeneous whole into these parts [...] To one who had worked out the conclusion, that the most complex, grosser, animal or vegetable organizations, arise from a semi-fluid and homogeneous mass, it would be only natural to suppose [...] that as the organ is developed by the differentiation of cells, so the cells are the result of the differentiation of inorganic matter.³⁸⁰

Sous l'influence des travaux du botaniste Hugo von Mohl (1844), Huxley concevait initialement « le protoplasme et le noyau » comme des « modifications anatomiques accidentelles » subordonnées à l'utricule primordial, un plasma périphérique longeant la bordure intérieure de la paroi cellulaire³⁸¹. Lors de l'ascension de la théorie protoplasmique, il se ravisa sur ce point et identifia le protoplasme comme « the physical basis of life »³⁸². Sans jamais remettre ses convictions réductionnistes en cause, il souscrivit ainsi à l'idée de Haeckel, selon laquelle l'organisme originel de la biogenèse correspondrait à un amas de protoplasme

380 Huxley, T. (1853). The cell theory. *The British and Foreign Medico-Chirurgical Review*, XII (Juillet-Octobre), p. 295. cf : Richmond, M. L. (2000). T. H. Huxley's criticism of German cell theory: an epigenetic and physiological interpretation of cell structure. *Journal of the History of Biology*, 33(2), 247-289.

381 Huxley, T., *The Cell Theory*, pp. 298, 299.

382 Huxley, T. (1869). On the physical basis of life. *The Fortnightly Review*, 5, 129-145.

anucléé appelé *monère*, récapitulé nécessairement au départ de toute ontogénèse.

b) L'heuristique organiciste : Remak, Brücke et la synthèse de Kölliker

La théorie protoplasmique ne s'est toutefois pas construite de manière monolithique et, en réaction à ce courant réductionniste, des modèles axés sur l'organisation intrinsèque de la cellule devinrent des atouts heuristiques incontournables à sa progression épistémique. Parmi ceux-ci, les modèles de Robert Remak et d'Ernst Brücke, tous deux issus de l'école müllérienne, nous apparaissent comme les plus instructifs au niveau épistémologique. C'est d'abord en substituant à l'endogénèse et surtout à l'exogénèse cytoblastémique le principe de division cellulaire que Remak (1852-1855) marqua un véritable tournant dans la théorie cellulaire. Sans reprendre l'intégralité de l'analyse de Duchesneau³⁸³, mentionnons que le modèle de Remak renverse la hiérarchie génétique établie par Schwann. Les micro-structures de la cellule comme le noyau et la membrane se chargent principalement des mécanismes de reproduction, et le cytoblastème interstitiel se présente plutôt comme un simple produit dérivé de la division. En effet, celle-ci assure la continuité morphogénétique de l'organisme à travers la différenciation coordonnée de ses parties, continuité qui sera plus tard signifiée par le principe de Virchow *Omnis cellula e cellula*. Bien que Remak confère au protoplasme des fonctions métaboliques et reproductives, celles-ci dépendent entièrement de l'activité des micro-organes auxquels il est intégré. De même, la scission nucléaire semble premièrement entraîner la division du corps cellulaire, mais son action est soutenue par les composantes protoplasmiques. Bref, l'anatomie de nouvelles cellules ne peut être engendrée que par l'extension reproductive de cellules préexistantes et structurellement organisées.

En définitive, la conception organiciste de Remak offrit une voie alternative à la théorie cellulaire et constitue, selon Duchesneau, son originalité :

Il [Remak] entend, en effet, concentrer l'analyse sur les processus fonctionnels conjugués des organes cellulaires, en particulier le noyau, et d'un protoplasme lui-même issu du développement des cellules comme organismes élémentaires. Comme Schwann, il maintient que les lois gouvernant les organismes cellulaires s'infèrent des séquences morphogénétiques : mais il suppose ces séquences coordonnées par la structure interne

383 Duchesneau, F., *Genèse de la théorie cellulaire*, pp. 255-278.

*des cellules existantes.*³⁸⁴

En toute cohérence, Remak réagit de manière virulente aux conclusions de Schultze, y percevant une menace aux fondements mêmes de la théorie cellulaire. Il remet d'abord en cause le statut cellulaire des corpuscules musculaires du têtard; il s'agirait tout au plus de fragments de cylindres musculaires, éclatés en fibrilles sous la pression contractile, ou des sécrétions protoplasmiques qui ont suivi les premiers mouvements de l'animal³⁸⁵. Remak rappelle également qu'il est possible, à l'aide d'un agent de fixation, de faire apparaître une couche transparente et chimiquement distincte du protoplasme lors de la segmentation de certaines cellules embryonnaires apparemment dépourvues de membrane. En vérité, l'existence schématique d'une telle membrane, si subtile soit-elle, restait indispensable à sa théorie : (1) pour le rôle fondamental qu'elle joue dans la division cellulaire; (2) en tant que structure enveloppante qui confère une certaine cohésion au contenu cellulaire en partie liquide, elle apparaît indispensable à l'intégrité individuelle de l'unité vitale.

La théorie protoplasmique fut pourtant consolidée par des contributions successives, dont les études de W. Kühne (1864) sur les tissus conjonctifs et cornés de la grenouille, sans compter les appuis influents de Haeckel³⁸⁶ et de Huxley. Mais l'heuristique organiciste s'adapta à cette nouvelle orthodoxie par la déduction d'une organisation systémique au sein même des transformations largement imperceptibles du protoplasme. Doyen de cette nouvelle orientation, le physiologiste Ernst von Brücke (1861), initialement cofondateur du programme berlinois de physiologie réductionniste, réinterpréta le phénomène protoplasmique suivant l'analogie de l'organisme, insistant sur l'étroite corrélation fonctionnelle de ses parties. La cellule serait un véritable *organisme élémentaire*, mais dont l'essentiel de la structure demeurerait inaccessible aux moyens contemporains d'investigation; cette matière d'apparence gélatineuse, vaguement caractérisée par sa nature albuminoïde, serait avant tout symptomatique de notre ignorance³⁸⁷. Par ailleurs, on retrouve une déduction analogue à la

384 *Ibid.*, pp. 275, 276.

385 Remak, R. (1862). Über die embryologische Grundlage der Zellenlehre. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftlichen Medicin*, p. 231-234. cf : Parution en anglais : (1862). On the embryological basis of the cell-theory. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 2, 277-284.

386 Haeckel, E. (1869). Monograph of Monera. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, XXXIV(Avril), 113-134.

387 Brücke, E. (1862). Die Elementarorganismen. *Sitzungsberichte der Kais. Akademie der Wissenschaften in*

base des théories préstructuralistes de A. von Haller et de W. His, de même que dans l'hypothèse rouxienne d'une « diversité imperceptible » à l'origine du développement. De manière récurrente, l'analyse morphologique se voit incapable de soutenir une explication suffisante des faits physiologiques et morphogénétiques tout en respectant l'heuristique mécaniste; la déduction d'une micro-organisation sous-jacente permet de transposer provisoirement l'intelligibilité des phénomènes macro-anatomiques au niveau moléculaire.

Dans le cadre de la théorie protoplasmique, Brücke oppose donc un système organique à un agrégat de macromolécules (comme les plastidules de Haeckel) plus ou moins équivalentes qui seraient dispersées dans le milieu protoplasmique de manière plus ou moins aléatoire. De manière générale, cette dernière explication est invalidée par le fait que la compression provoquée des cellules, au lieu d'entraîner l'expulsion inoffensive du fluide, détruirait plutôt son fonctionnement interne³⁸⁸. Mais l'argument principal de Brücke est anti-réductionniste; si complexes soient-elles, de telles molécules ne sauraient, par la simple addition d'effets physico-chimiques indépendants, opérer des fonctions aussi sophistiquées que la reproduction, la réaction à l'irritation et la motilité. Aux antipodes du postulat de Huxley, l'unité cellulaire se présente comme le degré d'organisation minimal à l'exercice des fonctions vitales³⁸⁹. Privilégiant la méthode physiologique, Brücke hésite à attribuer des fonctions spécifiques et exclusives à des micro-structures morphologiquement identifiées. Postulant la construction consécutive du noyau et de la membrane à partir de dispositifs protoplasmiques déjà organisés, il converge avec Schultze sur le statut accessoire de la membrane, mais pour des raisons différentes : là où Schultze insiste sur l'étanchéité de la matière protoplasmique, Brücke en appelle plutôt à la complexité initiale de son organisation³⁹⁰. Si l'explication de Remak était fondée sur l'attribution de fonctions aux éléments micro-anatomiques conformément au comportement cellulaire analysé, le modèle physiologique appliqué à la théorie cellulaire suspend ces rôles individuels et collectifs en reléguant le fonctionnement à un effet à la fois holiste et moléculaire.

La plupart des historiens accordent à la déduction de Brücke un rôle heuristique dans la

Wien, Mathematisch-naturwiss. Klasse, 44(2), pp. 384, 385.

388 Duchesneau, F., *La cellule comme organisme élémentaire*, p. 9.

389 Brücke, E., *Die Elementarorganismen*, p. 387.

390 *Ibid.*, p. 392.

progression des connaissances cytologiques³⁹¹. Selon Yves Delage et J. Baker, il aura pourtant fallu des décennies avant que sa fécondité et sa pertinence soient reconnues à leur juste valeur : « Cette théorie [protoplasmique de la structure homogène] très généralement admise il y a quelques années, a été peu à peu abandonnée depuis que l'on a compris la valeur des remarques de Brücke; elle ne compte plus guère de partisans parmi les botanistes »³⁹². Néanmoins, l'heuristique organiciste trouva vraisemblablement écho dans le modèle synthétique de Kölliker (1865)³⁹³. Reprenant l'idée que « la cellule a son développement et son histoire comme un organisme entier »³⁹⁴, ce dernier détermina les stades cytogénétiques fondamentaux – du « protoblaste » (protoplasme sans membrane) sans noyau de l'œuf fécondé (après la disparition de la vésicule germinative) au « cytotlaste » (protoplasme enveloppé avec noyau) différencié – définissant le développement cellulaire typique. Bien que, contrairement à ce que Brücke avait suggéré, le protoplasme soit généralement « homogène et sans structure apparente », plusieurs cellules différenciées révèlent le développement protoplasmique d'« une organisation qui le rend apte à des fonctions plus importantes »³⁹⁵. En revanche, Kölliker identifie le noyau comme le « véritable organe de la reproduction de la cellule », imprimant « au protoplasme une forme et une fonction déterminée »³⁹⁶. Selon Duchesneau, « la cellule apparaît désormais comme possédant une double structure déterminante, suivant que l'on considère son contenu protoplasmique ou la formation caractéristique de son noyau »³⁹⁷. En définitive, Kölliker maintient au premier plan de la méthode histologique l'induction morphologique, mais en appelle à la contribution de la physiologie réductionniste, c'est-à-dire de l'« étude des phénomènes physiques et chimiques dont les cellules sont le siège », au développement d'une véritable *physiologie cellulaire*, conçue comme « la science des fonctions normales des cellules et de leur provenance »³⁹⁸. C'est donc dans ce contexte que les

391 Coleman, W., *Cell, Nucleus and Inheritance*, p. 128; Duchesneau, F., *La cellule comme organisme élémentaire*, p. 16.

392 Delage, Y. (1895). *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*. Paris: C. Reinwald, pp. 22, 23; Baker, J., *The Cell-theory (Part II)*, p. 97.

393 Duchesneau, F., *Genèse*, pp. 325-344.

394 Kölliker, A. (1868). *Éléments d'histologie humaine* (2^e éd.). Paris: Masson, p. 14.

395 *Ibid.*, p. 21.

396 *Ibid.*, p. 15.

397 Duchesneau, F., *La cellule comme organisme élémentaire*, p. 16.

398 Kölliker, A., *Éléments*, p. 17.

histologistes se sont affairés à retracer la genèse et la configuration structuro-fonctionnelle du protoplasme, notamment à l'aide de nouvelles méthodes de fixation. Caractéristiques des différentes teintures employées, les multiples combinaisons de formes en relief se traduisirent en diverses variantes théoriques : les modèles réticulaire (Heitzmann 1873), fibrillaire (Flemming 1882), alvéolaire (Bütschli 1889), granulaire (Maggi 1874), etc.³⁹⁹.

Jusqu'à ce stade, le pont héréditaire entre la biologie évolutionnaire et la théorie cellulaire s'était implanté de manière spéculative. Haeckel avait bien ciblé le noyau comme substrat héréditaire des cellules qui avaient passé le stade de la monère, et le couple « hérédité et adaptation » trouvait schématiquement son incarnation dans un dualisme fonctionnel entre le noyau et le protoplasme. Un fait révélateur ressort pourtant de notre analyse préliminaire : qu'elles soient réductionnistes, organicistes ou synthétiques, l'ensemble des variantes de la théorie protoplasmique considéraient le noyau comme un produit généré par le protoplasme, car comme l'entérinait Kölliker, « on peut aujourd'hui considérer comme une chose certaine que, chez les animaux, le noyau de la cellule que représente l'œuf, ou la vésicule germinative disparaît après la fécondation »⁴⁰⁰. Suite à de nouvelles observations, il fut un temps généralement accepté que le noyau, qui aux yeux des histologistes disparaissait et réapparaissait avant chaque division cellulaire, était dissout dans le protoplasme de la cellule-mère, pour ensuite s'en trouver dédoublé et reconstitué dans les pôles opposés⁴⁰¹. S'il était envisageable que le noyau soit relié aux mécanismes de l'hérédité, il s'agissait d'une éventuelle différenciation fonctionnelle au sein de l'économie cellulaire, plutôt que d'une discrimination essentielle. À cet égard, les découvertes respectives de la mitose et de la méiose allaient entraîner une révolution nucléaire au sein de la théorie cellulaire, dont les répercussions sur la biologie du développement se traduiront par un renouvellement de sa problématique et de ses outils méthodologiques. Nous retracerons les étapes constitutives de leur intégration historique afin de mieux saisir la mise en œuvre des principes qui formeront l'heuristique des nouveaux modèles du développement organique.

399 Delage, Y., *La structure du protoplasma*, pp. 22-30.

400 Kölliker, A., *Éléments*, p. 15.

401 Coleman, W., *Cell, Nucleus and Inheritance*, p. 131.

5.2 La continuité historique du noyau et sa structure chromatique (1873-1884)

Bien que la division cellulaire ait été maintes fois observée, c'est bien d'abord Remak qui en fit le principe d'un modèle typique de développement organique. En effet, la division était largement acceptée comme le mode de multiplication cellulaire dominant, mais les modalités décrites correspondaient à ce que l'on qualifiera rétrospectivement de *division directe*. En fait, il s'agissait de la simple constriction des masses vésiculaires, partant du centre (nucléole et noyau) vers la périphérie (protoplasme et membrane). Remak et Virchow avaient néanmoins relevé l'occurrence de particularités exceptionnelles, dont la forme lobée ou étoilée du noyau précédant la division⁴⁰² : il s'agissait bel et bien des premiers indices de la mitose. Il aura fallu toutefois attendre, au début des années 1870, l'arrivée conjointe de nouvelles méthodes d'immersion et de fixation, ainsi que le perfectionnement des techniques chromatiques pour que soient révélés ces nouveaux phénomènes dans tout leur potentiel à la fois heuristique et explicatif.

a) La division indirecte : métamorphose du noyau

La monographie d'Anton Schneider (1873) sur le vers plat *Mesostomum ehrenbergii*, dont seulement quelques pages sont dédiées au « processus de clivage » (*Furchungsprozess*), constitue la première avancée notable dans la compréhension des phénomènes karyokinétiques et de leurs conséquences théoriques. À l'aide d'une fixation de ses préparations à l'acide acétique, Schneider sut grossièrement retracer les séquences globales de la prophase, de la métaphase et de l'anaphase lors des divisions successives du noyau fécondé. Il note d'abord que la silhouette du noyau semble



Figure 10: Le processus de division sous l'effet de l'acide acétique. (Schneider 1873)

effectivement disparaître après l'entrée du spermatozoïde dans l'œuf, mais l'ajout d'acide

402 Wilson, E. B. (1919). *The Cell in Development and Inheritance*. (2^e éd.). New York: The Macmillan Company, p. 64.

acétique dévoile les contours du noyau désormais pliés et tordus (prophase)⁴⁰³. De même, le noyau qui se recourbait et s'entassait lors de la disparition du nucléole se métamorphose, sous l'effet du même acide, d'abord en de minces fils dynamiques (*werdender Fäden*), ensuite en de larges cordons (*dicke Stränge*) s'agençant en rosette au centre de la sphère en fonction d'un plan équatorial (métaphase, figure 10 *b* et *c*). Ainsi ordonnés, ces cordons (chromosomes) sont ensuite coupés verticalement en leur centre (selon un plan méridien), pour qu'enfin chacune des moitiés résultantes se dirige vers son pôle respectif (anaphase, figure 10 *d* et *e*) avant la scission complète du corps cellulaire. Une fois la division complétée, les cordons des deux cellules-filles reprennent la forme vésiculaire et granulaire caractéristique des noyaux au repos.

Établi à Genève (il obtint par la suite un professorat de zoologie à Breslau), Schneider était conscient de l'importance de sa découverte : « ces observations nous offrent les éclaircissements souhaités depuis longtemps sur la division cellulaire et en particulier sur le processus de clivage. Pour la première fois, elles nous montrent clairement avec quelle complexité la métamorphose du noyau (la vésicule nucléaire) par division cellulaire peut survenir »⁴⁰⁴. À défaut d'être généralisée aux autres contextes histologiques, la division avec métamorphose du noyau était avant tout associée à la segmentation embryonnaire; elle se présentait donc comme une variante spécifique de la division directe commune. Mais déjà, l'usage de la fixation chimique permit de corriger l'idée d'une dissolution de la substance nucléaire dans le protoplasme, suivie de sa restitution. Il s'agissait plutôt d'une métamorphose du plasma nucléaire en micro structures strictement ordonnées et distribuées aux nouvelles cellules. Cette découverte impliquait tant l'intégration de ces nouveaux phénomènes que la correction d'anciens phénomènes présumés sur la disparition et la réapparition du noyau. Les principes complémentaires de *la continuité historique du noyau, de sa structure chromatique essentielle*, et finalement *de la ségrégation de ses éléments chromatiques en deux quantités égales*, constitueront le premier socle heuristique qui bouleversera la théorie protoplasmique

403 Schneider, A. (1873). Untersuchungen über Plathelminthen. *Vierzehnter Bericht der Oberhess. Gesell. für Natur- u. Heilkunde*, p. 113.

404 Texte original : *Diese Beobachtungen geben uns einen schon längst erwünschten Aufschluss über die Zelltheilung und besonders den Furchungsprocefs. Sie zeigen uns zum erstenmal deutlich, welche umständliche Metamorphose der Kern (das Keimbläschen) bei der Zelltheilung eingehen kann. Ibid.*, p. 115.

dans sa configuration initiale, ainsi que les théories du développement qu'elle supportait.

De manière schématique, on peut distinguer deux phases d'intégration des phénomènes karyokinétiques à la théorie cellulaire, dont la première se caractérise par la mise en forme du premier principe et des possibles révisions théoriques qu'elle suggère. Les résultats de Schneider furent rapidement corroborés et étendus à la majorité des groupes animaux, notamment chez les infusoires (Bütschli 1875), le lapin (Beneden 1875) et l'oursin (O. Hertwig 1876). Répertoriant cette même métamorphose chez une grande variété d'espèces végétales, E. Strasburger plaida pour la continuité du plasma nucléaire au fil des divisions, mais nia le maintien de sa structure chromosomique lors du retour à sa forme vésiculaire et homogène au sein des cellules-filles. Son ouvrage *Zellbildung und Zelltheilung (Formation cellulaire et division cellulaire 1875)* jouit d'une importance séminale dans la normalisation de la division indirecte en tant que mécanisme reconnu de la multiplication nucléaire. C'est dans ce contexte de progression rapide et enthousiaste de ce nouveau champ de recherche que Richard Hertwig (1850-1937), le frère cadet du zoologiste Oscar Hertwig (1849-1922), fit état des implications pour la théorie protoplasmique de l'incorporation de ces nouvelles avancées. Dans son essai *Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen (Traité sur la conception unitaire des différentes formes de noyau 1876)*, R. Hertwig tira également les conclusions théoriques de la découverte de son frère aîné sur la fécondation, découverte qui rendit possible l'extension de la continuité génétique du noyau par-delà les limites schématiques du développement ontogénétique.

b) Omnis nucleus e nucleo : la découverte de la fécondation

« L'œuf redevient un cytode [protoplasme sans noyau] et mérite le nom de Monerula qui a été donné par Haeckel à l'œuf dépourvu de sa vésicule germinative »⁴⁰⁵. Ce passage de Van Beneden sur l'embryologie du lapin (1875) témoigne du *statu quo* qui régnait toujours en faveur de la théorie protoplasmique annexée à la récapitulation haeckelienne. Si la continuité

405 Van Beneden, É. (1875). La maturation de l'œuf, la fécondation, et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le Lapin. *Bulletins de l'Académie royale des sciences de Belgique*, 44(2), p. 692.

du noyau différencié était désormais vraisemblable au cours de l'ontogenèse, l'origine du premier noyau, celui de l'œuf fécondé, restait fondamentalement protoplasmique, et représentait la répétition de la différenciation du premier unicellulaire à partir de la monère primitive. Dans le cadre de sa monographie sur le noyau, (*Organologische Studien, Études organologiques*) (1874), L. Auerbach interpréta ses observations inédites sur la transformation de l'œuf du nématode *Ascaris nigrovenosa* à la lumière de ce cadre théorique. De manière significative, il retraça une nouvelle séquence d'événements ayant lieu entre la fertilisation et le premier clivage, pendant laquelle il nota la présence de deux noyaux dans l'œuf qui se rapprochent en son centre et se fusionnent; prenant la forme d'un haltère, les noyaux fusionnés formaient finalement des rayons qui annonçaient leur dissolution dans le protoplasme, dissolution qu'il nomma *karyolyse*, en opposition à la préservation *karyokinétique* de son contenu⁴⁰⁶. Le caractère tout à fait remarquable de ce stade binucléaire incita O. Hertwig, qui n'avait pas le cœur à poursuivre des recherches en anatomie comparée, à faire de la fécondation son nouveau champ d'investigation. Désenchanté par le manque d'opportunités professionnelles à Bonn, il rejoignit son frère à Iéna, qui avait obtenu son statut de *Privatdozent*⁴⁰⁷ et assistait Haeckel au sein de son Institut de zoologie. Peu après l'arrivée d'Oscar, les frères Hertwig accompagnèrent ce dernier dans une excursion scientifique en Corse. Ils y effectuèrent des recherches complémentaires sur la fécondation, Richard se concentrant sur les rhizopodes (unicellulaires), Oscar préférant l'oursin *Toxopneustes*, qui se prêtait facilement à l'insémination artificielle⁴⁰⁸ et laissait percevoir ses transformations internes par la transparence de ses œufs.

Parallèlement, Van Beneden confirma le bien-fondé des observations d'Auerbach chez le lapin, en plus d'émettre une hypothèse innovante sur la nature de la fécondation. Après Bütschli, Auerbach et Strasburger, il réaffirme d'abord la disparition de la vésicule germinative de l'ovocyte pendant sa maturation, suivie de sa réapparition près de la surface du *vitellus* et de sa migration ultérieure vers le centre; le stade monérique de l'ontogenèse, caractérisé par la

406 Coleman, W. *Cell, Nucleus and Inheritance*, pp. 136, 137; Churchill, F. B. (2015). *August Weismann. Development, Heredity, and Evolution*. Londres: Harvard University Press, p. 249.

407 Selon le système universitaire allemand, un académicien qui a soumis sa thèse d'habilitation sans toutefois avoir obtenu une chaire de recherche.

408 Weindling, P. J. (1991). *Darwinism and Social Darwinism in Imperial Germany: The Contribution of the Cell Biologist Oscar Hertwig (1849-1922)*. Stuttgart: Gustav Fischer, pp. 63, 64.

reprise de la forme sphérique du *vitellus* et l'indifférenciation de ses composants, concernerait donc la maturation et précéderait ainsi la fécondation. De plus, Van Beneden observe la rencontre et la fusion du noyau ovulaire – nouvellement formé et logé dans sa vésicule germinative (qu'il nomma *pronucleus central*) – avec le second noyau (*pronucleus périphérique*), et signale la présence de nombreux spermatozoïdes, accolés à la surface du *vitellus* au point de se confondre avec la couche superficielle du globe. Cependant, il assure qu'il n'a jamais observé de spermatozoïde à l'intérieur du *vitellus*. Notant que le *pronucleus périphérique* émerge d'un point épaissi de la couche superficielle du *vitellus*, il suggère pourtant que celui-là se forme « au moins partiellement aux dépens de la substance spermatique » et qu'en ce sens, « la fécondation consiste essentiellement dans la fusion de la substance spermatique avec la couche superficielle du globe vitellin »⁴⁰⁹. L'hypothèse d'une contribution matérielle de la cellule spermatique au développement s'opposait alors à la *théorie du contact*, généralement acceptée depuis son élaboration par Kölliker et Bischoff. Fondée sur une compréhension ondulatoire de l'activité chimique depuis J. von Liebig⁴¹⁰, cette théorie réductionniste assimilait l'activité spermatique à une stimulation externe de l'œuf qui enclencherait son développement tout en lui transmettant certaines qualités. Chez W. His, ces stimuli se traduisaient en des rythmes différentiels de croissance des différentes régions préformées du disque germinal⁴¹¹. En ce sens, l'explication de Van Beneden consolidait la théorie haeckelienne aux prises avec la remise en cause radicale de ses principes par le programme de recherche hisien.

Or, l'audace de O. Hertwig fut triple : (1) à l'instar de Van Beneden, il réfuta la théorie du contact spermatique; (2) il rejeta de manière inédite l'origine protoplasmique des deux noyaux, invalidant du même coup la séquence originelle de la récapitulation haeckelienne; (3) il nia finalement toute forme de karyolyse successive, plaidant plutôt pour la conservation pérenne de la substance nucléaire. S'il fut en mesure d'échapper à l'obstacle épistémologique que pouvait constituer la théorie protoplasmique dans sa voie vers la découverte, c'est grâce notamment à de nouvelles observations empiriques. À l'aide de la nouvelle technique de

409 Van Beneden, É., *La maturation de l'œuf*, pp. 695, 700.

410 Liebig, J. v. (1839). Sur les phénomènes de la fermentation. *Annales de chimie et de physique*, 71, 147-195.

411 Voir le chapitre 3 de cette thèse, page 135.

coloration par l'acide carminique, le jeune zoologiste observa qu'au cours de la maturation de l'œuf, la tache germinative (*Keimfleck*) était conservée malgré l'apparente désintégration de la vésicule nucléaire, désintégration qui serait suivie de la reconstitution de cette même vésicule à partir de la tache nucléaire restée intacte. D'une vive teinte rosée, cette nouvelle manifestation de la substance nucléaire suggérait la persistance équivalente du pronucleus périphérique. Déduisant sa nature spermatique de l'apparition rapprochée du spermatozoïde à la surface externe du globe, O. Hertwig comprit qu'une telle intégrité morphologique nécessitait la pénétration complète d'un seul spermatozoïde dans le *vitellus*. Faute d'avoir directement observé la présence du spermatozoïde dans l'œuf, il retraça son trajet en identifiant le point d'émergence du noyau près du point de contact entre le spermatozoïde et la fine membrane ovulaire.

La description métaphorique par O. Hertwig de la réunion des deux noyaux deviendra également emblématique du nouveau sens attribué à la fécondation. Prenant la forme d'un point clair et radié lorsqu'il est observé *in vivo*, le petit noyau spermatique intensifie ses rayons en se rapprochant du centre, manifestement attiré par le noyau ovulaire en mouvement. Dans l'espace de cinq minutes, cette rencontre au centre de l'œuf sera couronnée par leur fusion solaire : « les seuls rayons germinatifs se poursuivent presque jusqu'à la périphérie de l'œuf [...] De là naît si pleinement l'image d'un soleil dans l'œuf [...] immédiatement avant le clivage, un noyau simple et existant dans la cellule germinative [...] est [donc] issu de la copulation des deux noyaux »⁴¹². Créant une sorte de mise en abyme entre les organismes procréateurs et leurs cellules germinatives, cette métaphore nuptiale contraste avec l'interprétation karyolytique d'Auerbach et Van Beneden : à quoi bon unir deux noyaux, si leur

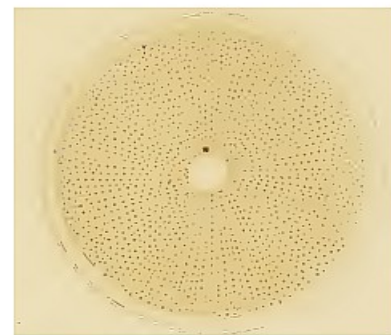


Figure 11: Illustration de la fusion solaire des noyaux. (Hertwig 1876)

412 Texte original : *Fast bis zur Eiperipherie lassen sich die einzelnen Körnerradien verfolgen [...] Es entsteht so vollständig das Bild einer Sonne im Ei [...] dass der unmittelbar vor der Furchung in der Eizelle vorhandene einfache Kern [...] aus der Copulation zweier Kerne hervorgegangen ist.* Hertwig, O. (1876). *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphologisches Jahrbuch, 1*, pp. 382, 383.

contenu sera de toute manière dispersé dans la solution protoplasmique? À la lumière de la coloration carminique, l'intégrité de la substance nucléaire se trouve plutôt consolidée par cette conjonction des produits sexuels, à l'abri de la désagrégation.

Ayant corroboré ces résultats par ses études sur les radiolaires, Richard Hertwig distinguera donc la substance nucléaire (*Kernsubstanz*) contenue dans le nucléole, du suc nucléaire (*Kernsaft*), un fluide homogène occupant le contenu périphérique de la vésicule nucléaire. Alimenté par le suc englobant, la substance nucléaire se présente comme l'agent fonctionnel et générateur du noyau. Lors des métamorphoses régressives des noyaux ovulaire et fécondé, la résorption de la vésicule et de son contenu laisse place à « un petit amas de substance nucléaire » (*nackte Klümpchen dieser Kernsubstanz*) qui prend ensuite en charge la régénération complète de l'appareil nucléaire (membrane, suc, vacuoles et autres nucléoles)⁴¹³. Une fois le noyau reconstitué, les nutriments acheminés par le milieu protoplasmique sont assimilés par les fins canaux (*feinster Canälchen*) de la membrane nucléaire, qui assurent la communication générale entre le noyau et le protoplasme⁴¹⁴. Certes, cette théorie karyogénétique sera rapidement falsifiée par Hermann Fol (1876), qui retracera les divisions de la maturation chez l'étoile de mer *Asterias glacialis* et confirmera que le noyau ovulaire ne provient pas d'une tache germinative (ou nucléole), mais plutôt de la division indirecte d'un noyau complet et préexistant⁴¹⁵. Mais l'essentiel de la contribution théorique demeure : en substituant l'ensemble des transformations karyolytiques identifiées par le principe de la continuité nucléaire, les frères Hertwig marquèrent une étape décisive dans le tournant karyologique de la théorie cellulaire.

Selon Weindling⁴¹⁶, l'idée que le noyau des cellules sexuelles serait le substrat des dispositions (*Anlagen*) héréditaires aurait joué un rôle heuristique important dans cette découverte. Cette déduction rétrospective est vraisemblable, bien qu'elle se heurte au fait que O. Hertwig n'ait pas explicitement établi de lien entre la fécondation et l'hérédité avant 1885⁴¹⁷.

413 Hertwig, R. (1876). Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. *Morphologisches Jahrbuch*, 2, p. 78.

414 *Ibid.*, p. 76.

415 Coleman, W. *Cell, Nucleus and Inheritance*, pp. 138, 139.

416 Weindling, P., *Darwinism and Social Darwinism*, pp. 80, 81.

417 Hertwig, O. (1884). *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung*. Léna: Gustav Fischer. Pour cette raison, F. Churchill ((1987). From heredity theory to Vererbung: The

L'isotropie du protoplasme n'ayant pas encore été démontrée, O. Hertwig semblait à ce stade jouer de prudence en limitant le rôle fonctionnel du noyau au comportement cellulaire observé, concevant chaque noyau issu du noyau fécondé comme un « centre automatique équipé de forces actives dans la cellule »⁴¹⁸. S'il sut contourner la théorie protoplasmique et ainsi profiter des nouvelles données histologiques, nous jugeons que c'est d'abord en vertu d'une certaine adhésion à un empirisme morphologique tel qu'il a été appliqué à l'histologie microscopique par certains représentants de la théorie cellulaire comme Remak, Virchow et Kölliker. Ce serait donc au profit d'une indépendance acquise à l'égard de la théorie haeckelienne qu'il signa cette remarquable découverte, bien qu'une représentation théorique mettant en relief la question héréditaire ait pu avoir un certain impact.

En définitive, voici comment O. Hertwig résume, près de deux décennies plus tard, le sens de la découverte de la continuité génétique du noyau pour la théorie cellulaire :

*[...] Le noyau ovulaire n'est pas une néoformation, mais dérive d'éléments figurés de la vésicule germinative, et [...] il s'unit, pour former le noyau de segmentation, avec le noyau spermatique dérivant de la tête du spermatozoïde [...] il en résultait cette loi importante que, de même que toutes les cellules de l'organisme animal proviennent de l'œuf fécondé, de même aussi tous les noyaux dérivent du noyau de segmentation*⁴¹⁹.

La continuité génétique du noyau, représentée par le principe *Omnis nucleus e nucleo*, complétait ainsi celle de la cellule (*Omnis cellula e cellula*). Devant la réunion téléo-dirigée des noyaux ovulaire et spermatique et la répartition complexe de leurs éléments chromatiques, le noyau se présentait de plus en plus comme le centre opérationnel indispensable de l'organisme élémentaire, sa partie essentielle se trouvant isolée du milieu protoplasmique, auquel étaient désormais réservées les fonctions trophiques. Certes, l'on soupçonnait déjà le noyau de détenir un rôle important dans la formation, la régulation et la multiplication des cellules; mais sa nouvelle persistance aux dépens des divisions et métamorphoses successives laissait présager qu'il contenait la substance déterminante de la différenciation morphogénétique. C'est d'ailleurs par la précision morphologique des transformations

transmission problem, 1850-1915. *Isis*, 78(3), p. 349.) et Coleman (*Cell, Nucleus and Inheritance*, p. 140.) rejettent cette idée.

418 Hertwig, O., *Beiträge*, p. 412.

419 Hertwig, O. (1903). *La cellule et les tissus. Éléments d'anatomie et de physiologie générales* [1893] (Vol. 1) (Traduit par C. Julin). Paris: C. Naud., p. 189.

karyokinétiques que son rôle héréditaire et l'organisation de ses éléments seront peu à peu révélés.

c) Deuxième phase d'intégration : structure chromatique et division égale

La deuxième phase d'intégration sera ainsi réalisée de manière fulgurante par une analyse détaillée de l'agencement de la structure chromatique entreprise principalement par Walther Flemming, Strasburger et Van Beneden entre 1878 et 1884. Maître dans l'utilisation des techniques de coloration en plein développement⁴²⁰, Flemming, alors professeur d'anatomie à Kiel, nomma *chromatine* les cordons nucléaires en raison de leur forte réaction aux teintures synthétiques comme l'hématoxyline (on sait que l'histoire sanctionnera le terme *chromosome* de W. Waldeyer suggéré en 1888). Contrairement à ses prédécesseurs, il adopta la larve de la *Salamandra maculosa* comme organisme-modèle; les cellules de plusieurs de ses tissus sont dotées de grands noyaux riches en chromatine, facilitant la description exacte de ses transformations. En l'espace de quatre ans, il parvint à offrir un portrait détaillé des séquences esquissées par Schneider.

Mais tout d'abord, Flemming (1876) falsifia, parallèlement à H. Fol, la théorie karyogénétique des frères Hertwig : au lieu d'une substance nucléaire inerte, les noyaux au repos affichaient des réseaux chromatiques qui témoignaient « d'une relation structurelle du noyau » (*Strukturverhältnisses*)⁴²¹. La continuité nucléaire n'était donc pas celle d'un plasma étanche et isolé des dissolutions protoplasmiques, ou encore d'un mélange homogène de granules chromatiques condensées (Strasburger), mais celle d'un réseau chromatique intégral et spécifiquement structuré. La discrimination véritable entre les composants du noyau devait donc s'établir entre les parties chromatiques et achromatiques.

Or, l'un des accomplissements majeurs de Flemming fut sans doute l'élévation de la division indirecte au rang de principe général de la reproduction cellulaire, associant *Omnis nucleus e nucleo* aux métamorphoses de la structure chromatique. De manière significative, il corrigea Strasburger (1875) qui avait induit une coupure transversale des cordons

420 Churchill, F. B., *August Weismann*, p. 254.

421 Flemming, W. (1882). *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung*. Leipzig: Vogel, p. 185.

chromatiques (chromosomes) au niveau du plan équatorial⁴²². Possédant plutôt une structure en paire, ceux-ci se scindaient longitudinalement pendant l'anaphase, ce qui entraînait la répartition égale des filaments chromatiques (chromatides) aux deux noyaux résultants. Comme le nombre de cordons apparaissait constant au cours des divisions, Flemming déduisit que ces paires de filaments étaient probablement équivalentes. Sans toutefois prétendre à l'individualité complète des chromosomes, cette lecture de la karyokinèse suggère non seulement l'égalité quantitative de la division du contenu chromatique, mais également la conservation et la multiplication d'un certain agencement qualitatif de la chromatine en segments plus ou moins individualisés. Les observations séminales de Van Beneden (1883-1884) sur le vers *Ascaris*, qui possède un nombre très limité de chromosomes, révélèrent ensuite l'absence de fusion inférée par O. Hertwig entre les filaments paternels et maternels. Finalement, Strasburger (1884) accepta, à l'égard des végétaux, le bien-fondé de la division longitudinale des chromosomes et conclut à leur continuité structurale au cours de la fécondation et des multiples mitoses constitutives du développement : « [...] prior to every cell division it [le fil nucléaire de chaque noyau] will condense in a similar fashion, so that the nuclear filaments of all the following nuclear generations will contain approximately similar pieces of the nuclear filaments from the father and the mother »⁴²³.

d) La promesse d'une morphologie de l'hérédité

Situant ses propres résultats dans la progression des sciences biologiques, Flemming fit une profession de foi envers la méthode morphologique. La portée épistémique de ces récentes découvertes apparaissait incommensurable, et les progrès inévitables de la microscopie, soutenus par le perfectionnement des techniques histochimiques, marqueraient prochainement des avancées fondamentales qui contribueraient à la résolution de problèmes histologiques et embryologiques. Ces avancées analytiques seraient toutefois conditionnelles à ce que la micro-organisation vitale émerge d'une structure morphologiquement délimitée :

Si, en prenant l'exemple le plus important, le protoplasme de l'œuf n'était rien d'autre

422 Coleman, W., *Cell, Nucleus and Inheritance*, p. 131.

423 Strasburger traduit et cité par Churchill, F. B., *From Heredity Theory to Vererbung*, pp. 347, 348.

*qu'une masse morphologiquement homogène avec des granules vitellines dispersées, ou même un liquide [...] alors nous devrions laisser toute réponse sur la question des conditions de son développement [...] à la chimie. Dans le cas où la substance de l'œuf possède par contre une structure, ceci et la création de filaments dans des régions particulières du corps cellulaire peut être différent, donc à cet égard le fondement d'une prédestination du développement, en vertu duquel un œuf se différencie d'un autre, peut faire l'objet de recherche; et cette recherche sera possible avec un microscope – jusqu'où, personne ne peut le dire, mais son but n'est rien de moins qu'une véritable morphologie de l'hérédité.*⁴²⁴

Ce passage possède une valeur épistémologique claire et mérite qu'on lui porte une attention particulière. L'espoir de la morphologie réside dans le postulat d'une irréductibilité chimique des processus vitaux, et chacune de ses victoires rend plus probable la vérité d'un tel postulat. Si les progrès techniques ont notamment permis de révéler au grand jour la permanence d'une organisation nucléaire et dynamique jusque-là restée invisible, l'organisation protoplasmique jadis inférée par Brücke devrait elle aussi surgir prochainement sous la lentille du microscope. Selon les observations préliminaires de Flemming, le protoplasme serait d'ailleurs formé de fibrilles indépendantes et contractiles, et se distinguerait du « paraplasme », qui correspondrait à la substance hyaline et semi-fluide répandue entre les fibrilles protoplasmiques. Ces impressions permettaient d'envisager que la précision des structures cytoplasmiques et de leur comportement puisse éventuellement éclairer la nature de leurs interactions fonctionnelles; outre les rapports énigmatiques entre le noyau et le protoplasme, les rôles fonctionnels d'entités individualisées comme les centrosomes et les globules polaires resteraient à élucider. De manière significative, la démonstration d'un tel ordre structuro-fonctionnel entre les composants de la cellule germinative et de ses générations successives marquerait la fin d'une théorie épigénétique dépendante de propriétés chimiques d'une matière vivante désorganisée, comme celle que l'on retrouvait chez Wolff, von Baer et Haeckel. Le développement prendrait donc la forme d'une prédestination menée notamment par la « création de filaments dans des

424 Souligné par Flemming. Texte original: *Wenn, um nur ein wichtigstes Beispiel zu nehmen, das Protoplasma der Eizelle nichts als eine morphologisch-homogene Masse wäre mit eingestreuten Dotterkörnern, oder wohl gar eine Flüssigkeit [...] so müssten wir alle Antwort auf die Frage nach den Entwicklungsbedingungen [...] der Chemie überlassen. Hat aber die Substanz der Eizelle einen Bau, kann dieser und die Beschaffenheit der Fäden in bestimmten Bezirken des Zellkörpers verschieden sein, so kann darin auch eine Grundlage der Entwicklungsprädestination gesucht werden, in der sich das eine Ei von dem anderem unterscheidet; und dieses Suchen wird möglich sein mit dem Mikroskop – bis wie weit, kann Niemand sagen, aber sein Ziel ist nichts Geringeres, als eine wirkliche Morphologie der Vererbung.* Flemming, W., *Zellsubstanz*, p. 70.

régions particulières du corps cellulaire », ce qui semble écarter la préstructuration complète d'organes logés en des points précis de l'œuf (His). La représentation théorique d'une telle prédestination devra sans doute s'articuler autour de dispositions ontogénétiques latentes, dont certaines seraient héritées des noyaux parentaux et organisées selon les mouvements karyokinétiques appréhendés.

5.3 Le sens de la division indirecte

Roux prit certainement note de l'appel de Flemming en faveur d'une morphologie de l'hérédité. S'il fut le premier à exprimer clairement l'idée que la chromatine contenait des qualités ayant un rôle primordial dans le développement, il se montra très tôt sceptique quant à un éventuel dévoilement morphologique de leur « métastructure » (structure inaccessible à l'observation) présumée. Comme W. His l'avait démontré, la morphologie cellulaire restait une partie intégrante de la *cinématique* du développement; bien qu'essentiel à la compréhension positive de tout phénomène, l'accès probant aux interactions causales sous-jacentes ne pouvait s'opérer qu'en vertu de la méthode physiologique. Ce choix méthodologique n'entraînerait pas pour autant une définition simplement chimique de la vie : « la vie est dans son essence un processus, et ne peut pas être définie de manière statique; seulement une définition processuelle, c'est-à-dire fonctionnelle, peut se rapprocher de l'essence des organismes »⁴²⁵. En ce sens, la description de la division indirecte et la cinématique du développement rendent accessible au raisonnement déductif un concept d'organisation physiologique sous-jacent aux formes appréhendées, et constituent une étape épistémologique préalable à sa véritable connaissance : en conformité avec la nature même du vivant, celle-ci devra prendre la forme d'une analyse causale. Il sera donc du ressort de la méthode expérimentale d'interroger les modes d'opération et le potentiel génétique des *métastructures* invisibles du noyau, plutôt que de procéder à la construction spéculative de théories sur la nature de leurs « qualités ». Voilà, sans doute, ce qui expliquera les réserves de Roux à l'égard d'une issue spéculative de la

425 Texte original : *Das Leben ist seinem Wesen nach Process und kann daher nicht statisch definirt werden; sondern nur eine processualische, also functionnelle Definition kann dem Wesen des Organischen sich nähern.* Roux, W. (1883). *Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung.* Leipzig: Engelmann, p. 18.

problématique du développement qui s'avérerait expéditive. À la suite des premières expériences d'Eduard Pflüger, Roux remettra ainsi sa confiance entre les mains de la méthode expérimentale, qui avait largement démontré, depuis Cl. Bernard et C. Ludwig, son aptitude à conquérir l'invisible.

a) La méthode morphologique et la déduction fonctionnelle

Or, à la lecture de Flemming et de O. Hertwig, Roux reconnut néanmoins le caractère hautement significatif des plus récentes découvertes morphologiques. Sans s'en tenir aux phénomènes observés, il en dégagea une déduction fonctionnelle⁴²⁶ qui illustre de manière exemplaire le rôle de l'heuristique téléologique dans l'explication des systèmes organiques. Exemplaire, car il est ici manifeste que la projection d'une raison fonctionnelle a pu, à la lumière de la cinématique karyokinétique, réorienter la schématisation des mécanismes héréditaires qui sera plusieurs années plus tard sanctionnée par les analyses de la génétique. Dans le cadre de l'essai *Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren (De la signification des figures de la division nucléaire 1883)*, Roux distingue d'ailleurs deux manières d'approcher la question du sens (*Bedeutung*) d'un processus biologique. La première concerne la *fonction* même qu'il accomplit au sein d'un système en formation, tandis que la deuxième relève plutôt de sa signification *causale*, « à savoir les causes auxquelles il doit son origine et sa poursuite »⁴²⁷. La question fonctionnelle est donc élucidée en mettant en relation le comportement phénoménal analysé avec celui du système finalitaire englobant. L'interrogation générale qui guiderait l'explication serait donc : « dans quel but cette partie du système agit-elle ainsi? ». Visant à expliquer la présence de la division indirecte et de ses particularités phénoménales, la déduction de Roux s'inscrit pleinement dans les limites épistémiques de la méthode morphologique, car elle concerne d'abord le sens fonctionnel du processus.

426 Pour une analyse épistémologique de cette déduction, Duchesneau, F. (1997). *Philosophie de la biologie*. Paris: PUF, p. 100. cf : Mayr, E. (1974). Teleological and teleonomic : a new analysis. Dans R. S. Cohen & M. W. Wartofsky (dir.), *Methodological and Historical Essays in the Natural and Social Sciences* (pp. 91-117.). Dordrecht: Reidel, p. 109.

427 Texte original : [...] *die Ursachen, denen er seine Entstehung und seinen Fortgang verdankt* [...] Roux, W., *Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren*, p. 3.

À la base du raisonnement de Roux se trouve le problème du *détour*, qui est également caractéristique du développement ontogénétique en général. Avec les nombreuses métamorphoses de ses feuilletts embryonnaires en de multiples formes intermédiaires et provisoires, l'histoire du développement constituait un espace de représentation qui appelait à une explication fonctionnelle de la réalisation effective de l'organisme adulte. À première vue inutiles, ces « détours » étaient donc interprétés selon les exigences des cadres théoriques concernés, Haeckel y voyant la projection nécessaire des séquences phylogénétiques mémorisées, His y opposant les nécessaires appuis mécaniques du corps embryonnaire dans ses rythmes différentiels de croissance⁴²⁸. Dans la même logique, Roux s'interroge sur la fonction de cet « énorme détour »⁴²⁹ que représente la mitose, assurément coûteux en temps et en énergie : la simple scission de la masse nucléaire telle qu'appréhendée par Remak s'avérait pourtant l'option la plus économe pour atteindre la division du noyau. Comme la division indirecte fut préservée par la sélection naturelle dans l'ensemble de la biogenèse, elle devait, en guise de compensation pour ce coût physiologique, offrir un avantage fonctionnel important. La séquence phénoménale de la karyokinèse, avec la segmentation systématique de la chromatine enroulée (*Fadenschlingen*), la division longitudinale des cordons précisément aménagés selon un plan équatorial, le transport des moitiés résultantes aux pôles du corps cellulaire en élongation et finalement la reconstitution des deux noyaux des cellules-filles après la scission définitive, instaurait un nouvel espace de représentation à la base de la déduction fonctionnelle.

Dans cet essai de 1883, on retrouve en fait deux déductions qui se succèdent : la première, selon laquelle les filaments chromatiques contiendraient des « qualités » ontogénétiques, fut défendue avec assurance par Roux, tandis que la seconde, selon laquelle une division inégale de ses qualités serait à l'origine de la différenciation embryonnaire, se présente plutôt comme le produit hypothétique d'une synthèse entre cette première déduction fonctionnelle et la conception weismannienne de la différenciation, qui implique une perte progressive et définitive des qualités des cellules reproductrices.

Tout d'abord, l'agencement précis et finalitaire des cordons nucléaires, de même que

428 Voir respectivement les chapitres 2 et 3 pour l'explication de l'ontogenèse selon Haeckel et His.

429 *Ibid.*, p. 6.

leur division et leur répartition égale, convainc Roux qu'il ne s'agit pas seulement d'une simple scission de la masse nucléaire, mais d'une division spécifique de qualités, d'après lesquelles la masse nucléaire est organisée. Limitant les mélanges et les secousses que pourrait subir l'organisation nucléaire pendant son transfert, ces mécanismes karyokinétiques auraient comme buts premiers la conservation et la répartition égale de ces qualités – probablement multipliées avant la division⁴³⁰ – qui s'accompliraient en deux étapes : (1) pendant la *division moléculaire (molekulare Theilung)*, le « découpage mécanique » (*mechanische Zerlegung*)⁴³¹ du matériel chromatique est répété à chaque division en des segments de plus en plus petits (Roux n'adhérait pas à l'idée d'une individualité des chromosomes); (2) *la division des masses (Massentheilung)* chromatiques consiste en l'égal partage aux cellules-filles de chaque moitié des cordons au sein d'un espace strictement délimité. Comme ces qualités sont traitées avec tant de soins, Roux les soupçonne de jouer un rôle fondamental dans le développement embryonnaire et la régénération des parties. Mais contrairement à l'idée répandue, il n'associe pas ici explicitement ces qualités à l'hérédité, bien qu'il anticipe que leur étude éclairera prochainement « le processus de fécondation »⁴³².

Pour le jeune professeur de Breslau, l'hérédité restait un problème complexe qui excédait le cadre de la fécondation et touchait l'épineux problème de la transmission des caractères acquis. Dans le cadre d'une revue de littérature sur l'embryologie et la reproduction qui incluait plus de deux cents titres (1882)⁴³³, il portait déjà un regard critique sur le traitement qu'il avait réservé à cette question dans *La Lutte des parties dans l'organisme* (1881). Si l'adaptation fonctionnelle de parties différenciées n'apparaît pas problématique, la conversion de cette adaptation en qualités implicites, c'est-à-dire indifférenciées, l'est désormais bien davantage :

Cette métamorphose inversée du divers, du développé, de l'explicite en un simple, un non développé, en un implicite doit être considérée comme [...] le véritable problème de l'hérédité [...] le développement soit-il la génération d'un divers morphologique et qualitatif à partir d'une simplicité morphologique (et aussi qualitative?), alors l'hérédité est inversement la formation d'une simplicité morphologique, etc. à partir d'un divers [...]

430 *Ibid.*, p. 18.

431 *Ibid.*, p. 7.

432 *Ibid.*, p. 19.

433 Roux, W. (1882). Allgemeine Entwicklungs-geschichte und Zeugung. *Jahresberichte über Fortschritte der Anatomie und Physiologie*, 10, 383-422.

*Ceci a été négligé dans les travaux concernés jusqu'ici.*⁴³⁴

Malgré son scepticisme envers une entière prédestination du développement, Roux envisage donc l'hérédité en tant que développement inversé. Si la transmission des adaptations acquises a bel et bien lieu, alors la différenciation doit s'avérer tout à fait réversible. Comme la réunion des noyaux sexuels l'ont révélé à Roux, la transmission est seulement héréditaire entre parties semblables; si l'on considère que les cellules sexuelles seraient indifférenciées, la régression morphogénétique apparaît désormais nécessaire à toute hérédité acquise par une partie différenciée. L'hypothèse d'une division inégale des qualités à partir de la deuxième segmentation rend invraisemblable un tel passage de l'explicite à l'implicite et mine le dogme si solidement ancré de l'hérédité des caractères acquis.

b) Weismann et la mort somatique : le sens d'une division inégale des qualités

Parmi les titres présents, l'essai d'August Weismann *Ueber die Dauer des Lebens (De la Durée de la vie 1882)*⁴³⁵ faisait partie de cette revue de littérature. Par ailleurs, il n'est pas étonnant que Roux se soit familiarisé avec les travaux de Weismann, car il lui a fait visite l'Institut d'anatomie de Breslau en 1880⁴³⁶. À l'origine de la réflexion de Weismann, se trouve une remarque de Johannes Müller citée en introduction à l'essai : « les corps organisés sont périssables; alors que la vie, avec un semblant d'immortalité, se conserve d'un individu à l'autre, les individus eux-mêmes passent »⁴³⁷. Si cette pensée peut faire figure de généralité presque banale, elle prend toutefois son sens, particulièrement dans le cadre de notre étude, au sein d'une interrogation sur une possible prédétermination de la mort naturelle ou « normale »,

434 Texte original: *Diese Zurückverwandlung des Mannichfachen, Entwickelten, des Explicitum in ein Einfaches, Unentwickeltes, in ein Implicitum muss [...] als das eigentliche Problem der Vererbung [...] Ist die Entwicklung die Hervorbildung des morphologisch und qualitativ Mannichfachen aus dem morphologisch (und auch qualitativ?) Einfachen, so ist umgekehrt die Vererbung die Bildung des morphologisch u.s.w. Einfachen aus dem Mannichfachen [...] Dies ist bisher in den bezüglichen Arbeiten übersehen worden. Ibid., p. 396.*

435 Weismann, A. (1882). *Ueber die Dauer des Lebens*. Iéna: Gustav Fischer. cf : Weismann, A. (1892). La durée de la vie (Traduit par H. Varigny) *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (pp. 1-64). Paris: C. Reinwald.

436 Churchill, F., *August Weismann*, p. 180.

437 J. Müller cité par Weismann, *La Durée de la vie*, p. 3.

que Weismann définit comme celle « résultant de causes intérieures »⁴³⁸. Le fait que la durée de la vie varie plus ou moins selon les espèces relevait depuis longtemps du domaine de la connaissance générale, mais plusieurs naturalistes concevaient la mort naturelle comme un effet secondaire de conditions spécifiques, telles que la taille et l'activité métabolique. Mais si certaines corrélations avaient été constatées entre l'activité physiologique et la durée de vie, c'était que le rythme d'activité de chaque espèce est établi, selon Weismann, en fonction de la fréquence reproductive retenue par la sélection naturelle. S'ensuit donc une détermination spécifiquement héréditaire de la durée de vie, dont l'expression physiologique est précisée par le comportement histogénétique des cellules. En effet, l'histologie établit clairement que la mort n'est pas imputable à une simple usure des parties du corps, car la presque totalité des tissus affichent un renouvellement régulier de leurs cellules constituantes. La mort normale n'est donc pas un aboutissement physiologiquement nécessaire, mais « une institution pratique »⁴³⁹, la fonction étiologique⁴⁴⁰ qui met en évidence que l'adaptation s'opère d'abord au service de l'espèce. D'ailleurs, les unicellulaires constituent la preuve vivante que la mort normale n'est somme toute qu'une contingence évolutionnaire largement répandue. Comme les amibes se reproduisent par simple division cellulaire, on assiste à chaque fois au renouvellement complet de la génération – le résultat morphologique étant toujours de deux cellules-filles – contrairement à la reproduction des êtres multicellulaires, où les géniteurs vieillissent et s'éteignent. À ceux qui insistent sur la mort individuelle de l'amibe-mère, Weismann répond « qu'est-ce qui est mort? »⁴⁴¹, sommant les sceptiques de chercher vainement le cadavre du défunt. Cette immortalité possède d'ailleurs une condition physiologique fondamentale, idée qui s'avérera déterminante pour l'hypothèse développementale de Roux : « chez toutes les espèces au moins, où le dédoublement est joint à une rotation produisant le mélange du corps cellulaire tout entier, il faut que les deux moitiés

438 *Ibid.*, p. 24.

439 *Ibid.*, p. 22.

440 Selon la théorie étiologique des fonctions, une fonction est un effet sélectionné, c'est-à-dire qu'un item *i* possède une fonction si et seulement si son effet adaptatif a été retenu par la sélection naturelle sur une échelle évolutionnaire. Pour une brève introduction au débat philosophique sur les fonctions, Gayon, J. (2006). Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction? *Perspective philosophique. C. R. Palevol*, 5, 479-487; Wouters, A. (2005). The function debate in philosophy. *Acta Biotheoretica*, 53, 123-151.

441 Weismann, A., *La Durée de la vie*, p. 23.

soient égales comme *qualité* »⁴⁴². La mortalité apparaît donc reliée au partage inégal des qualités lors de la division.

Cette réflexion philosophique remarquable entraînera la distinction fondamentale entre les cellules somatiques, vouées à la différenciation et à la mort normale, et les cellules reproductives, qui seules auraient hérité de l'immortalité des unicellulaires ancestraux : « chez les animaux unicellulaires, la mort normale n'a pu exister, parce que l'individu et la cellule reproductrice sont une seule et même chose; mais chez les organismes multicellulaires, il y a eu une différenciation en cellules somatiques et en cellules reproductrices; la mort est devenue possible, et nous voyons qu'en effet elle s'est établie »⁴⁴³. En ce sens, l'origine phylogénétique de la différenciation est expliquée par une division graduelle du travail au sein de l'organisation cellulaire, où une proportion de plus en plus négligeable des cellules se chargeraient exclusivement de la reproduction en conservant la totalité des qualités morphogénétiques nécessaires à l'accomplissement de cette tâche. Cette distinction entre les cellules différenciées et reproductives n'est toutefois pas absolue; l'histoire phylogénétique témoigne plutôt d'une tendance progressive vers la spécialisation morphologique et fonctionnelle accompagnée d'une perte des qualités héréditaires non pertinentes. Ainsi, plusieurs cellules ayant un potentiel de régénération important, entre autres chez les végétaux, les infusoires et les amphibiens, se trouveraient plus ou moins au centre de ce spectre de différenciation. En principe, rien n'empêche le dédoublement indéfini des cellules différenciées, mais Weismann suggère que « le nombre des générations cellulaires, qui peuvent sortir de la cellule-œuf, est fixé pour chaque espèce – quoique peut-être fixé dans des limites très larges – et que ce nombre fournit le maximum de durée de vie que les individus de telle ou telle espèce peuvent atteindre »⁴⁴⁴. Si la sénescence signifie l'usure des parties, c'est finalement parce qu'elle est caractérisée par un arrêt intérieur et progressif de la capacité reproductrice des cellules différenciées.

Voulant dissocier les thèses de Roux de la théorie weismannienne, Klaus Sander⁴⁴⁵

442 Souligné par l'auteur. *Ibid.*, p. 24.

443 *Ibid.*, pp. 25, 26.

444 *Ibid.*, p. 20.

445 Sander, K. (1997). Wilhelm Roux's treatise on "qualitative" mitoses - a "classic" by either definition. Dans K. Sander (dir.), *Landmarks in Developmental Biology 1883-1924* (pp. 4-6). Berlin: Springer, p. 6.

tente d'atténuer la portée explicative de l'hypothèse d'une distribution inégale des qualités nucléaires telle que formulée dans *De la signification des figures de la division nucléaire* : “[...] Roux devoted less than a single page in his 19-page treatise to « qualitatively unequal divisions », merely pointing out that the mechanism of indirect division might also support the unequal distribution of nuclear qualities”. Bien que sa description soit brève, le postulat de Roux n'a cependant, à notre sens, rien d'improvisé ni de négligeable, et c'est en le situant dans un cheminement théorique qu'il prendra toute sa valeur épistémologique. D'abord, les développements théoriques novateurs que l'on retrouve dans *De la Durée de la vie* prirent vraisemblablement part à ce cheminement; c'est d'ailleurs à la suite de sa lecture que Roux envisage le développement comme la possible explicitation d'une diversité qualitative implicite et préalable. En fait, tant l'argument économique que les exigences heuristiques relatives à une explication mécanique du développement semblent trancher en faveur de l'existence de la division inégale des qualités héréditaires. Le premier peut se résumer ainsi : si les cellules différenciées sont prédestinées à une mort certaine, pourquoi conserveraient-elles des qualités qui leurs sont inutiles? Mais de manière encore plus significative, cette division inégale évoque un mécanisme simple qui sous-tendrait une architectonique développementale analogue à l'ontogenèse haeckelienne, dans la mesure où la distribution et l'expression des qualités morphogénétiques s'opérerait dans un ordre séquentiel et automatisé; l'histoire du développement, avec l'ensemble de ses stades embryonnaires, révélerait ainsi l'exécution de cet ordre. Bref, la division inégale des qualités du corps cellulaire telle que proposée par Weismann s'imposerait comme l'explication mécanique de la différenciation la plus simple et la plus compatible avec un prédéterminisme qualitatif.

En effet, l'intégration des phénomènes karyokinétiques à la représentation théorique du développement mena notamment au transfert de ces qualités du protoplasme vers la chromatine. Or, les phénomènes jusqu'ici observés prêtaient plutôt à la confirmation d'une division égale des qualités, caractéristique selon Weismann des unicellulaires et des cellules reproductrices, mais également de cellules déjà pleinement différenciées. Il s'agissait donc du modèle fondamental de la mitose susceptible d'être appréhendé dans les premiers stades du développement, de même que dans un ensemble de divisions significatives pour la

différenciation embryonnaire. À cet égard, Sander a raison de mentionner qu'à ce stade, « la ségrégation des qualités » signifie premièrement pour Roux leur *égale* distribution aux noyaux respectifs⁴⁴⁶. Roux précisera toutefois qu'« il n'est pas invraisemblable que dans les faits, la nature de ces spécificités puisse être différente »⁴⁴⁷. À ses yeux, une division inégale des qualités nucléaires pourrait concourir avec l'inégalité circonstancielle de la ségrégation du contenu matériel de l'œuf. Dans la même année, Roux avait d'ailleurs constaté une asymétrie manifeste à cet égard dès la deuxième segmentation de l'embryon de la grenouille *R. esculenta*⁴⁴⁸. En maintenant artificiellement l'embryon dans une position fixe, il découvrit, parallèlement à E. Pflüger⁴⁴⁹, que la première segmentation coïncide avec et détermine le plan médian de l'embryon. Comme les œufs de grenouille sont télolécithes, c'est-à-dire que la localisation du *vitellus*, séparé et abondant, détermine toujours le pôle végétal, le plan médian divise d'emblée l'œuf en deux moitiés symétriques, répartissant de manière égale les contenus vitellin et protoplasmique. Roux en inféra donc l'égalité correspondante de la ségrégation des qualités nucléaires aux deux premiers blastomères. Perpendiculaire au plan médian mais décentrée, la seconde segmentation, toujours verticale, se fait plutôt aux dépens du côté végétal, incitant Roux à envisager que « le matériel nucléaire serait également découpé de manière qualitativement inégale »⁴⁵⁰. En 1883, il n'osa aucune extrapolation systématique de cette hypothèse, bien qu'une division plus ou moins asymétrique du contenu cellulaire ne fût pas chose rare. D'après nous, cette déduction possède néanmoins une valeur séminale pour la théorie du développement en mosaïque élaborée en 1888, à la suite de la génération de demi-embryons de grenouille après la destruction ciblée de blastomères.

446 *Ibid.*, p. 5. Voir notamment Roux, W., *Über die Bedeutung*, pp. 7, 8, 15.

447 *Ibid.*, p. 14.

448 Roux, W. (1883). *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo*. Leipzig: Engelmann.

449 Pflüger, E. (1883). Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. *Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere*, 1-79.

450 Texte original : [...] *dass bei der zweiten Theilung auch das Kernmaterial qualitativ ungleich zerlegt wird*. Roux, W., *Über die Bedeutung*, p. 15.

c) *L'isolement nucléaire des qualités et le développement héréditaire*

En effet, ce scepticisme prudent à l'égard d'une prédétermination qualitative du développement reste cohérent avec les positions théoriques et méthodologiques qui ont marqué le parcours scientifique du jeune anatomiste de Breslau. Rappelons d'abord que dans *La Lutte des parties dans l'organisme* (1881), Roux défendait un épigénétisme fondé sur une interprétation téléo-mécaniste de l'adaptation fonctionnelle, ainsi que sur une lutte darwinienne entre les parties de l'organisme qui ordonnait sa genèse à tous les niveaux d'organisation⁴⁵¹. Pour ce faire, l'étudiant d'Iéna était resté fidèle à la variante réductionniste de la théorie protoplasmique. Reprenant la théorie plastidulaire de Haeckel, il postulait une sélection intracellulaire des « plastidules », molécules organiques élémentaires chargées de l'expression des caractères héréditaires; dans les premiers stades de l'ontogenèse, cette sélection engendrerait une homogénéisation progressive du protoplasme bornée par l'individualité cellulaire, procurant une qualité plus ou moins particulière à chaque cellule. C'était finalement grâce à ces variations qualitatives qu'une sélection des cellules optimisait le rendement métabolique et morphologique de l'organogenèse en fonction d'une adaptation fonctionnelle aux stimuli trophiques.

À cet égard, la première conséquence de la révolution karyokinétique est certainement d'exclure une exposition directe des qualités morphogénétiques à la lutte pour l'existence régnant sur le milieu intérieur; l'action de celle-ci doit donc se rabattre sur leurs produits physiologiques dérivés. Or, même une telle sélection indirecte se bute à la fonction première de la division indirecte : la conservation généralisée des mêmes qualités nucléaires au cours de la reproduction cellulaire. N'est-elle pas, après tout, garante de l'immortalité du vivant? Certes, une certaine propension à la variation s'avère indispensable à toute sauvegarde du mécanisme darwinien; Roux songe notamment au sectionnement irrégulier de la chromatine ainsi qu'à son éventuelle réunion comme source de variation interne⁴⁵². Mais de toute évidence, le principe haeckelien de la reproduction en tant qu'*excroissance*, par lequel l'héritage morphogénétique se trouverait toujours plus ou moins modifié par son expression physiologique, est peu à peu

451 Voir le chapitre 4 de cette thèse.

452 *Ibid*, p. 6.

remplacé par celui de la conservation intergénérationnelle d'une structure qualitative fondamentale. En ce sens, la lutte darwinienne n'apparaît déjà plus comme la raison suffisante du développement, cédant devant une détermination interne structurellement organisée, désormais incarnée dans un support morphologique inédit et prometteur.

Comme le remarquait F. Churchill, la promotion générale d'un *continuum* ontogénétique de l'organisation nucléaire réfute une forme « extrême » d'épigénèse, selon laquelle la formation embryonnaire apparaîtrait sous le contrôle d'un ensemble d'influences physico-chimiques du milieu ambiant⁴⁵³. Cela dit, l'adaptation épigénétique demeure une caractéristique importante du développement organique, ayant été démontrée entre autres dans le cadre des études orthopédiques et celles de la formation des vaisseaux sanguins; rappelons-le, Roux avait, dans ce dernier cas, révélé la dépendance des vaisseaux à l'égard de la pression hémodynamique et de la présence du parenchyme⁴⁵⁴. En somme, le problème du développement subsiste, et bien qu'il ne puisse faire l'objet d'une issue spéculative, des modalités rationnelles de résolution se précisent dans ce nouvel espace théorique, répondant à l'idée d'une auto-différenciation qualitative dont le champ et les modalités d'exercice devront être délimités.

En définitive, la déduction rouxienne du sens ontogénétique de la division indirecte fut rapidement reprise au sein de nombreuses théories qui associaient la karyokinèse à l'hérédité. En fait, la publication d'un ouvrage de physiologie spéculative sur le transformisme et l'hérédité par le botaniste Carl von Nägeli (1884)⁴⁵⁵ fût rapidement suivie d'un foisonnement d'essais traitant en ce sens de la question héréditaire. La révolution karyokinétique n'était donc pas étrangère à ce nouvel engouement pour la *Vererbung*. Lorsque Van Beneden (1883-1884) démontra qu'essentiellement la même structure chromatique était impliquée dans la fécondation et les mitoses successives, le pont morphologique de l'hérédité entre le développement et la production des gamètes fut schématiquement érigé; la continuité structurelle de la chromatine liait ainsi les cycles de reproduction à tous les niveaux d'individualité généalogique, complétant l'invalidation d'une structuration épigénétique à partir

453 Churchill, F., *From Heredity Theory to Vererbung*, p. 356.

454 Voir le point 4.1 de cette thèse.

455 Nägeli, C. v. (1884). *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*. Munich et Leipzig: R. Oldenbourg.

d'un substrat chimique plus ou moins homogène. Bien que le problème de l'hérédité ne constitue pas l'objet intégral de l'*Entwicklungsmechanik*, il était désormais clairement indissociable de l'*Entwicklung*. Dans l'idée que ces « qualités » héréditaires déterminent plus ou moins l'ontogénèse, les problèmes de l'hérédité et du développement se croisent notamment à la question de *l'origine de cette diversité* morphogénétique et fonctionnelle. Par contre, le passage inverse du développement à l'hérédité serait fermé par la discrimination weismannienne entre les plasmas somatiques et germinaux, qui restreindrait l'hérédité à une transmission intergénérationnelle de qualités isolées. Ce débat renouvelé sur la préformation et l'épigénèse tiendra notamment aux interprétations divergentes des mêmes faits expérimentaux, appuyées par des théories de l'hérédité opposées. L'épistémologue ne peut donc faire l'économie d'une analyse de cet espace théorique en mutation et de ses manifestations heuristiques au sein du programme de recherche étudié.

5.4 La théorie idioplasmique de Carl von Nägeli (1884)

Bien que certains commentateurs reconnaissent d'emblée l'immense influence qu'exerça *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre* (*Théorie de la descendance mécanico-physiologique* 1884) sur les théories biologiques qui se sont succédées, on ne lui attribue généralement pas de contribution positive et historiquement sanctionnée, laissant Nägeli dans l'ombre de Weismann, de Hugo de Vries et surtout, de Gregor Mendel. Ce préjugé s'explique par un ensemble de facteurs. D'abord, l'assemblage même de *Théorie de la descendance* semble avoir été précipité par l'état de santé de son auteur qui se détériorait; faisant plus de huit cents pages, cet ouvrage de fin de carrière abonde en passages répétitifs, ce qui expliquerait en partie qu'il n'ait jamais fait l'objet d'une traduction complète⁴⁵⁶. De plus, Nägeli a le malheur d'être célèbre pour avoir ignoré l'importance des résultats de Mendel sur l'hybridité des pois *Pisum sativum*, résultats que Mendel lui avait personnellement communiqués⁴⁵⁷. À cette malédiction s'ajoute le fait que plusieurs thèses défendues dans la

456 On retrouve néanmoins une traduction anglaise du résumé en conclusion de l'ouvrage. Nägeli, C. v. (1914). *Theory of Organic Evolution* (Traduit par V. A. Clark & F. A. Waugh, 2^e éd.). Chicago: The Open Court Publishing Co.

457 Intéressé par les fondements physiologiques de l'hérédité, Nägeli avait ainsi jugé les analyses précises de

Théorie de la descendance se sont avérées à contre-courant de la marche historique; mentionnons au passage l'explication lamarckienne de l'origine des espèces par une série de générations spontanées à différentes époques géologiques, de même qu'une critique soutenue de la théorie darwinienne de la sélection naturelle. Confiné dans ses études physiologiques, Nägeli n'intégra pas davantage les dernières avancées cytologiques à sa biologie générale, rendant des pans importants de sa théorie déjà périmés avant sa publication. Malgré tout, la profondeur de ses déductions théoriques appuyées par un ensemble de généralisations empiriques tout aussi diverses que visionnaires, en fait sans doute l'un des précurseurs canoniques de la biologie moléculaire. De manière schématique, Nägeli saisit remarquablement certaines modalités de la régulation génétique; de sa théorie surgissent d'ailleurs les problèmes qui seront éventuellement résolus par le modèle cybernétique. Il va sans dire que sa grande synthèse participa à une intelligibilité nouvelle du développement organique. Parmi les commentateurs consultés, Yves Delage est celui qui a le plus clairement perçu la valeur épistémologique de la théorie idioplasmique, lui réservant un résumé critique et étoffé où est exposée son architectonique en toute cohérence⁴⁵⁸. Nous avons ici trouvé en Delage un interlocuteur privilégié.

De nationalité suisse, Carl von Nägeli (1817-1891) compléta sa scolarité à Zurich avant d'obtenir un doctorat en botanique à Genève sous la direction d'Alphonse de Candolle. Inspiré par les cours magistraux de Lorenz Oken, figure de proue de la *Naturphilosophie*, il étudia la philosophie hégélienne à Berlin lors d'un séminaire d'été en 1840; ce penchant pour la philosophie naturelle et la spéculation, bien que compensé par ses convictions réductionnistes et une confiance en la méthode physiologique, ne trouvera sa pleine expression systémique qu'à l'occasion de la *Théorie de la descendance*. En 1842, il se joint à Matthias Schleiden à Iéna. Défendant la théorie cellulaire aux dépens de la *Naturphilosophie*, il réalise des avancées remarquables en histologie végétale, retraçant la formation de tissus différenciés jusqu'au méristème apical. Sur ces bases morphologiques, il distingue les tissus formateurs (*Bildungsgewebe*) des tissus structuraux (*Dauergewebe*), repérant même avant

Mendel des ratios de croisements comme "only empirical, because they can not be proved rational". De Nägeli à Mendel, le 31 décembre 1866, cité par Coleman, W., *Cell, Nucleus and Inheritance*, p.144. cf : Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*. Cambridge: Harvard University Press, p. 723.

458 Delage, Y., *La structure du protoplasma*, pp. 592-643.

Weismann une série de cellules formatrices constitutives de la lignée germinale⁴⁵⁹. Mais c'est surtout l'extrapolation de deux autres champs d'investigation qui constituera la base empirique de son système idioplasmique, soit l'étude novatrice de la structure moléculaire de la cellulose et du grain d'amidon et l'hybridité du genre *Hieracium*.

a) *L'analyse moléculaire du grain d'amidon : de la micelle à l'idioplasme*

Nägeli sera de retour à Zurich en tant que *Privatdozent* en 1845, et prendra finalement en charge la chaire de botanique de l'Université de Munich à partir de 1857. C'est dans le cadre d'une collaboration avec le physiologiste Carl Cramer dans les années 1850 qu'il élaborera le premier modèle empiriquement rigoureux de structuration organique au niveau moléculaire. Dans l'optique des ambitions réductionnistes des sciences biologiques, le botaniste Julius von Sachs alla jusqu'à comparer cette contribution à celle de Darwin, jugeant que la théorie moléculaire de Nägeli fut “the first successful attempt to apply mechanico-physical considerations to the explanation of the phenomena of organic life”⁴⁶⁰. Il est vrai que la combinaison de traitements chimiques et thermiques, de calculs mathématiques et de l'utilisation microscopique de la lumière polarisée fut tout à fait ingénieuse, de sorte que l'exactitude de son modèle appliqué à la cellulose fut confirmée par l'utilisation des rayons X dans les années 1930⁴⁶¹.

À la base d'une série d'inférences sur la structuration organique se trouve l'insolubilité, que Nägeli considère comme une propriété vitale essentielle. Il soumit d'abord à des phases successives de séchage et d'hydratation des grains d'amidon, dont certains étaient gardés intacts, et d'autres avaient subi divers traitements qui avaient dégradé leur structure intime. Non seulement les grains altérés affichaient une absorption d'eau bien supérieure aux grains sains, mais lors des séchages, l'air remplaçait l'eau évaporée seulement chez les premiers.

459 Olby, R. (1975). Naegeli, Carl Wilhelm von. Dans C. Gillispie (dir.), *Dictionary of Scientific Biography* (pp. 600-602). New York: Scribner, p. 600.

460 Sachs, J. v. (1890). *History of Botany (1530-1860)* (Traduit par E. F. Henry & M. A. Garnsey, 1^{er} éd.). Oxford: Clarendon Press, p. 315.

461 Wilkie, J. S. (1960). Nægeli's work on the fine structure of living matter - I. *Annals of Science*, 16(1), p. 13. Les travaux de Nægeli sur la structure moléculaire de l'amidon ont été rigoureusement analysés et clairement vulgarisés par Wilkie, qui s'est imposé comme une autorité de confiance en la matière.

Parallèlement, son analyse des fissures microscopiques de l'amidon – elles prenaient naturellement une direction radiale – l'amena à inférer une structure moléculaire allongée en bâtonnets. Lorsqu'il généralisera explicitement son modèle à la matière organique entre 1877 et 1879, Nägeli donnera le nom de *micelle* (du latin *mica*, « particule ») à ces particules élémentaires. Contrairement à celle des structures inorganiques comme l'éponge, l'imbibition de l'amidon ne consisterait donc pas en un simple remplissage de cavités, mais à un équilibre atteint entre l'attraction exercée par les molécules d'eau et celle exercée entre les molécules micellaires :

*That the atoms of starch, in their immediate union, have a greater affinity for one another than for water follows from the fact of their insolubility. Again, that the starch molecules exercise a greater attraction upon water than upon one another follows from the swelling. Finally, that, beyond a certain distance, the molecules attract one another more than they attract water follows from the circumstance that starch takes up only a certain quantity of water*⁴⁶².

Toujours dans le cas de l'amidon, la répartition des molécules d'eau est invariablement égale dans les espaces interstitiels qui séparent uniformément les micelles les unes des autres; un changement dans la rétention d'eau ne fait qu'augmenter ou diminuer le volume de ces interstices sans affecter l'intégrité des structures micellaires, ce qui explique pourquoi la matière organique échappe à la dissolution (contrairement aux cristaux de sel par exemple) et que l'air ne parvienne pas à pénétrer ces espaces réduits par la densité organique. À partir du degré maximal de densité donné (14% d'eau), Nägeli inféra d'ailleurs, à l'aide d'une équation mathématique, la forme polyédrale de la micelle. À la base de cette inférence se trouvait l'idée que la configuration dynamique et spatiale des forces moléculaires impliquées relevait de la structure anisodiamétrique de la particule⁴⁶³. La biréfringence affichée sous la lumière polarisée lui donna raison; comme Brücke l'avait précédemment suggéré à la suite de ses observations sur les tissus musculaires, le mélange de colorations positives et négatives révélait une structure cristalline des arrangements moléculaires. Les substances organiques apparaissaient donc comme des *cristalloïdes*, mais dont le mode de formation différencierait de la cristallisation inorganique de deux manières : (1) la croissance des complexes micellaires

462 Nägeli traduit et cité par *Ibid.*, p. 23. cf : Nägeli, C. v. (1858). *Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Die Stärkekörner* (Vol. 2). Zurich: Friedrich Schulthess, p. 345.

463 Wilkie, J. S., *Nägeli's Work on the Fine Structure of Living Matter*, p. 25.

s'opérerait généralement par intussusception en un point concentrique – mode opératoire manifeste du grain d'amidon – contrairement aux cristaux qui se forment par apposition; (2) si l'ordre cristallin consiste en une série de petites rangées parallèles dans de nombreuses directions combinées à de larges plans parallèles dans des directions particulières, les structures micellaires seraient plutôt munies de nombreuses courbes qui augmentent leur potentialité d'organisation fonctionnelle⁴⁶⁴. Enfin, la généralisation du modèle de l'amidon permet à Nägeli de postuler la nature micellaire des structures protoplasmiques en général, dont les plus simples seraient dispersées dans une solution micellaire, tandis que certaines substances micellaires solides prendraient une structure réticulaire qui témoignerait d'une organisation supérieure.

C'est précisément à partir de cette dernière discrimination que Nägeli fondera sa théorie physiologique de l'hérédité : cette solution micellaire deviendra le *trophoplasme* ou plasma nutritif [*Ernährungsplasma*], tandis qu'une structure réticulaire spécifiquement organisée servira de dispositif génétique et portera le nom d'*idioplasme* [*Idioplasma*], un complexe dans lequel les micelles constitutives seraient agencées par les forces moléculaires intrinsèques à son organisation⁴⁶⁵. Le réseau de l'idioplasme, dont l'unité structurelle serait analogue à celle du réseau nerveux, pénétrerait la totalité des cellules de l'organisme et sa combinaison qualitative serait intégralement répétée dans chacune de ses sections, de sorte que chaque cellule posséderait l'héritage idioplasmique complet après chaque division.

b) Le concept d'Anlage

Cet héritage contiendrait au moins autant de groupes distincts de micelles que de phénomènes ontogénétiques nécessaires à la formation de l'organisme. Nägeli nomme chacun de ses groupes *Anlage*. Comme il s'agit d'un terme polysémique et largement employé, il doit faire ici l'objet d'une courte analyse conceptuelle. Dans un contexte embryologique, il signifie premièrement l'*ébauche* d'un tissu ou d'un organe; c'était en effet le sens que lui donnait

464 *Ibid.*, p. 34. cf: Nägeli, C. v. (1863). Ueber die aus Proteinsubstanzen bestehenden Crystalloide in der Paranus. *Botanische Mittheilungen*, 1, pp. 236-238.

465 Nägeli, C. von, *Theorie der Abstammungslehre*, p. 531.

Wilhelm His. Ainsi, Maurice Caullery parle indistinctement des *Anlagen* comme des « ébauches » du développement, en référence à la théorie de His comme à celle de Roux⁴⁶⁶. Or, comme le terme « ébauche » renvoie à l'idée d'une esquisse incomplète de la forme, ce sens d'*Anlage* suggère une pré-structuration partielle des parties dans le germe : cette indistinction conceptuelle a donc l'inconvénient d'escamoter la différence spécifique entre le préstructuralisme de His et l'idée générale d'une auto-différenciation des parties selon Roux (analysée au chapitre 6)⁴⁶⁷. Par ailleurs, une analyse rigoureuse du concept d'*Anlage* ne saurait ignorer son origine kantienne. Dans ses écrits sur les variétés de l'espèce humaine, Kant parle d'abord de germes (*Keime*) et de dispositions (*Anlagen*). Ce dernier concept d'*Anlagen* fera l'objet d'un transfert analogique dans la *Critique de la raison pure*; les *Anlagen zum Denken*⁴⁶⁸ représentent le principe inné de réceptivité qui, une fois actualisé par l'expérience, génère spontanément l'acquisition originelle des intuitions transcendantales et des concepts purs de l'entendement. Cette « épigénèse de la raison pure » permet à Kant d'éviter, d'une part, une *generatio aequivoca* de la raison simplement à partir de l'expérience sensible et d'autre part, une préformation dans l'esprit des catégories et des intuitions précédant toute forme de réceptivité empirique. Au niveau biologique, cette épigénèse formelle est finalement rendue intelligible par un principe d'« organisation originaire [...] qui utilise chaque mécanisme pour produire d'autres formes organisées ou pour développer la sienne vers de nouvelles formes »⁴⁶⁹.

À cet égard, le concept d'*Anlage* dans le contexte de la théorie de Nägeli affiche une certaine proximité avec l'acception kantienne; il ferait état d'une organisation idioplasmique

466 Caullery, M. (1939). *Les progrès récents de l'embryologie expérimentale*. Paris: Flammarion, pp. 56, 57.

467 En 1883, Weismann récupéra d'ailleurs le concept d'*Anlage* dans un tout nouveau contexte théorique, marqué par la révolution karyokinétique : « comment se fait-il que cette simple cellule germinative contienne en elle l'*Anlage* de la totalité de l'individu construit de manière si compliquée? ». Adhérant non pas à la préstructuration du germe, mais bien à la prédétermination causale du développement, Weismann se réfère à l'ensemble des qualités héréditaires nécessaires à sa réalisation typique. Texte original : [...] *wie kommt es, dass die eine Keimzelle die Anlage zu dem ganzen, so complicirt gebauten Individuum in sich enthält [...]* Weismann, A. (1883). *Ueber die Vererbung. Ein Vortrag*. Iéna: Gustav Fischer. cf: Weismann, A. (1892). De l'hérédité (Traduit par H. Varigny) *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (pp. 117-156). Paris: C. Reinwald. À noter que Weismann utilise le concept au singulier, et non pas au pluriel comme le fera Nägeli.

468 Kant, E. (1787). *Kritik der reinen Vernunft Gesammelte Schriften* (2^e éd.). Berlin, AK, III, 128.

469 Texte original : *eine ursprüngliche Organisation [...] welche jenen Mechanism selbst benutzt, um andere organisirte Formen hervorzubringen, oder die seinige zu neuen Gestalten [...] zu entwickeln*. Kant, E. (1790). *Kritik der Urteilskraft Gesammelte Schriften*. Berlin, AK, V, 418, 419.

préalable en tant que disposition au développement ontogénétique, répondant ainsi aux exigences de la théorie protoplasmique de Brücke. Comme il y a clairement chez Nägeli une discontinuité entre l'organisation pleinement différenciée des qualités génétiques d'une part, et la structure physiologique en différenciation sous son influence d'autre part, il ne pourrait s'agir ici d'« ébauches ». Le choix par Delage de « facteur idioplasmique » est plus juste, car il s'agit bien d'une combinaison précise d'effets moléculaires à l'origine de caractères morphologiques :

L'Idioplasma n'est pas rouge dans un pétale de rose, acide ou sucré dans un fruit vert ou mûr; massif dans une Pomme de terre, dentelé dans une feuille d'Acacia. Les caractères et les fonctions sont résumés en lui sous la forme de forces moléculaires qui, agissant sur les tissus et substances de l'organisme, leur impriment les caractères qu'ils doivent revêtir.⁴⁷⁰

Pour notre part, nous préserverons le terme original d'*Anlage*, en référence à l'idée d'une organisation qualitative servant de condition de possibilité au développement.

c) Le système idioplasmique aux fondements d'une biologie générale

Abordons d'emblée les deux points qui résument la puissance théorique du système idioplasmique :

(1) *En tant qu'arrangement synergique de déterminants héréditaires, l'idioplasme ouvre la voie à la schématisation mécanique de la régulation génétique. Celle-ci fait de l'idioplasme la raison suffisante de l'ontogenèse.* Contrairement aux petits amas micellaires des solutions protoplasmiques, les groupes formant l'idioplasme de l'œuf fécondé doivent être assez nombreux et précisément agencés afin de produire l'ensemble des processus et caractères constitutifs de la progression ontogénétique. Au cours de la segmentation de l'œuf, la structure idioplasmique en croissance doit assurer la multiplication de chacun de ces groupes et la répétition exacte de leur localisation au sein de la structure. Nägeli déduit donc un arrangement longitudinal de files micellaires agencées côte-à-côte au sein d'un cordon idioplasmique entièrement composé de ces files. Comme chaque file contiendrait le même groupe micellaire répété tout au long des ramifications de l'idioplasme, la diversité qualitative

470 Delage, Y., *La structure du protoplasma*, pp. 600, 597.

n'apparaît que de manière transversale.

La configuration de l'arrangement étant fixée, l'ingéniosité du modèle de Nägeli réside maintenant dans la multiplicité des possibilités combinatoires d'un nombre restreint d'*Anlagen* dans la production d'innombrables caractères distincts. Lorsqu'une file opère seule en un point cellulaire unique ou sur l'étendue anatomique de la structure idioplasmique, elle ne peut générer qu'un caractère élémentaire particulier; les caractères complexes demandent ainsi l'action conjointe et coordonnée de nombreuses files. Selon Nägeli, « un nombre limité [de parties] suffit, de la même manière que le langage est composé d'une quantité limitée de mots, de même que la musique est composée d'une quantité limitée de notes »⁴⁷¹. De cette analogie, F. Churchill en conclut : “it would take, however, a new century and more certain knowledge about the `idioplasm` to exploit the suggestion in the way that it deserved”⁴⁷². Une mise en garde s'impose pourtant: la théorie idioplasmique ne présente pas l'ensemble des conditions nécessaires, même à l'état embryonnaire, à l'élaboration du modèle cybernétique qui fera les succès de la biologie moléculaire moderne. En effet, la combinaison particulière d'*Anlagen* ne prend jamais la forme d'un code qui serait interprété par un dispositif destinataire. À cet égard, l'analogie musicale convient davantage mais doit être précisée, comme le fit de manière remarquable Yves Delage:

*L'ensemble peut être comparé à un clavecin : chaque touche figure un groupe micellien élémentaire, et la note représente la fonction simple ou le caractère élémentaire correspondant; les caractères supérieurs sont représentés par les accords obtenus en frappant sur plusieurs touches à la fois et l'ensemble du morceau de musique, formé de la succession des notes et des accords, représente l'organisme entier avec l'ensemble de ses propriétés et caractères. Le nombre des organismes que peuvent composer les quelques centaines de groupes micelliens de l'Idioplasma est aussi illimité que celui des morceaux de musique que l'on peut exécuter avec les quelques dizaines de touches du clavecin.*⁴⁷³

Encore une fois, la machine humaine sert de modèle mécanique susceptible d'éclairer le mode opératoire des processus vitaux. Aucune relation informationnelle entre les composants cellulaires n'est ici impliquée; la représentation « de l'organisme entier avec l'ensemble de ses propriétés et caractères » n'est réelle qu'en tant que projection théorique de la détermination

471 Texte original : *genügt [...] eine begrenzte Zahl, in gleicher Weise wie die Sprache aus einer begrenzten Menge von Wörtern, die Musik aus einer begrenzten Menge von Tönen zusammengesetzt ist.* Nägeli, C. von, *Theorie der Abstammungslehre*, p. 67.

472 Churchill, F., *August Weismann*, p. 231.

473 Delage, Y., *La structure du protoplasma*, pp. 598, 599.

idioplasmique de l'ontogenèse. Les forces moléculaires de chaque combinaison d'*Anlagen* opèrent donc directement sur l'organisation somatique, lui imposant un ordre structuro-fonctionnel prédéterminé. Comme chez Haeckel, cet ordre n'est toutefois pas dispensé d'une adaptation à ses conditions physiologiques de manifestation. Mais tandis que la théorie haeckelienne concevait cette adaptation comme la réception variable d'une séquence morphologique projetée de manière kinétoscopique, la régulation idioplasmique permet plutôt l'actualisation sélective de différentes combinaisons d'*Anlagen* selon les besoins fonctionnels de l'organisme.

En fait, un système de tensions stimulatrices au sein des groupes idioplasmiques rend intelligible cette régulation dans l'explication de trois phénomènes distincts, soit la récapitulation phylogénétique, l'activation et l'inactivation relatives de caractères latents et l'adaptation au milieu. D'abord, on assiste à l'auto-activation séquentielle des *Anlagen* nécessaires aux stades fondamentaux du développement. Cette séquence ayant été établie par la différenciation phylogénétique de l'idioplasme, Nägeli y associe donc la récapitulation de Haeckel. L'activation successive de ces *Anlagen* élémentaires est stimulée en fonction d'un arrangement structural précis, où certaines files sont prédisposées en fonction de leur localisation à des états de tension au sein du cordon idioplasmique. Nägeli postule que la tension conjointe des premières files entraîne celle des files adjacentes en vertu d'une sensibilité différentielle aux tensions, et ainsi de suite dans un enchaînement sériel d'auto-stimulation morphogénique. Bref, la réalisation spatio-temporelle de ces *Anlagen* est déterminée à l'avance par l'ordre idioplasmique. C'est également le cas de la réalisation de plusieurs caractères facultatifs, qui laisse latents leurs caractères homologues. Ayant longuement étudié les croisements de différentes variétés d'*Hieracium*, Nägeli se devait d'expliquer l'alternance régulière de certains traits secondaires. Lors de la réunion des cordons idioplasmiques des cellules sexuelles à la fécondation – Nägeli infère justement une contribution égale des cellules mâle et femelle – l'agencement des files de l'œuf fécondé s'établit vraisemblablement en vertu d'une union matérielle ou encore de manière adjacente selon la configuration dynamique des différents groupes micellaires⁴⁷⁴. Lorsqu'il y a union des

474 Nägeli, C. von, *Theorie der Abstammungslehre*, p. 534.

cellules germinales d'individus dissemblables, les files de micelles sont souvent rangées côte-à-côte et l'incompatibilité entre deux groupes sera préfixée, de même que la domination résultante de l'un sur l'autre; lorsque deux groupes homologues s'avèreront compatibles, le degré d'activité de chaque groupe sera proportionnel à sa sensibilité aux tensions correspondantes. Ainsi, les bases explicatives de phénomènes comme l'atavisme, la récessivité ou le dimorphisme sexuel sont désormais instaurées. Enfin, l'adaptation consiste en la stimulation trophoplasmique directe des *Anlagen* concernées. Comme chaque cellule possède la même structure idioplasmique, seul le milieu somatique peut déterminer par ce moyen le destin germinal de certaines cellules. De manière fondamentale, cette ultime modalité de régulation pourvoit le développement d'une plasticité somatique qui met notamment en lumière les phénomènes de régénération et de polymorphisme saisonnier. Si certains invertébrés sont reconnus pour leurs facultés régénératives, ce type d'explication est également indispensable chez les végétaux : lorsqu'un rameau est planté dans la terre humide, ses racines nouvellement produites suggèrent l'excitation trophoplasmique d'*Anlagen* responsables de la différenciation radicaire. Fait important, ce système implique donc une *totipotence idioplasmique*, c'est-à-dire qu'au sein de chaque cellule, l'idioplasme contienne toutes les *Anlagen* nécessaires à l'expression de tous les caractères de l'organisme.

(2) *Nägeli rompt avec l'obstacle épistémologique qui associait l'hérédité à la répétition en faisant de la différenciation idioplasmique une source interne de variation. L'idioplasme devient ainsi la raison suffisante de la phylogénèse.* Il faut d'abord distinguer les différenciations somatique et idioplasmique, celle-là s'opérant à l'échelle ontogénétique, celle-ci à l'échelle phylogénétique. Tel que formulé par Nägeli, « la lignée de descendance est un individu continu d'idioplasme »⁴⁷⁵. La combinaison idioplasmique avec l'ensemble de ses *Anlagen* devient le seul véritable individu généalogique, car il est l'unique survivant des cycles de reproduction. Pour l'individu idioplasmique, l'ontogenèse n'est qu'une occasion de s'incarner en un corps somatique périssable qui assure les conditions physiologiques de sa croissance. À l'échelle phylogénétique, l'idioplasme est marqué par un ensemble de variations dont les plus déterminantes ne sont pas de nature adaptative. Comme la plasticité de

475 *Ibid.*, p. 542.

Hieracium face aux changements de climat en témoigne, les états de tension sont réversibles et n'affectent pas l'intégrité de la structure protoplasmique : l'adaptation est donc comprise comme une variation principalement somatique.

Le type principal de variation idioplasmique relève plutôt d'une tendance à la différenciation qui est inhérente à l'organisation des groupes micellaires. Sur ce point, Nägeli rompt avec l'idée que ces variations proviendraient de facteurs externes, tels que l'assimilation trophique de substances étrangères ou la sélection naturelle. Justifié par l'application du concept thermodynamique d'entropie au système idioplasmique, il déduit une complexification constante de l'organisation réalisée par un réarrangement de forces moléculaires et la production contingente de nouveaux groupes micellaires⁴⁷⁶. À cette tendance se joindraient des variations plus ou moins brusques lors des croisements; comme elles n'affecteraient que des caractères secondaires, elles ne seraient pas déterminantes dans la transformation des espèces. Finalement, Nägeli n'exclut pas toute forme d'impression permanente sur l'organisation idioplasmique par les conditions ambiantes, mais leur action devra se montrer constante et prolongée. Exercées par une force moléculaire quelconque, ces impressions laisseraient leur marque de diverses manières : modifications de la force d'une file, de l'ordre structurel ou de la combinaison synergique d'*Anlagen*. Dans chaque cas, les changements aux points affectés se propageraient dans l'ensemble du réseau idioplasmique⁴⁷⁷ d'une manière analogue à un influx nerveux, atteignant ainsi les futures cellules sexuelles. Bien que ce mécanisme rende ainsi possible l'hérédité des caractères acquis, son rôle est restreint par la nature même de la structure idioplasmique. L'acquisition ne peut consister en une *generatio aequivoca* des *Anlagen* sollicités par l'économie physiologique, mais doit composer avec celles qui se trouvent déjà au sein de l'idioplasme.

d) *Le legs de Nägeli : la norme idioplasmique et ses modalités épigénétiques*

Le système de Nägeli fut avant tout construit sur un mode déductif, mais, comme c'est également le cas de la biologie haeckelienne, de rigoureuses analyses empiriques servirent de

476 *Ibid.*, p. 532.

477 *Ibid.*, p. 534.

pierres d'assise factuelles à l'édification théorique. Pourtant, E. Mayr attribue le succès de Nägeli à des spéculations philosophiques dont le caractère attrayant relèverait d'un pouvoir explicatif dépourvu d'une véritable scientificité :

*[...] Precisely because Nägeli had speculated about every conceivable aspect of the processes of inheritance and development, he exerted an enormous influence [...] Nevertheless, almost every detail of his theory was radically wrong and almost none of it based on any known fact [...] the one idea of Nägeli's that had a truly constructive impact was his insistence on a strict separation of idioplasm from the remaining protoplasm.*⁴⁷⁸

Pour Mayr, « les dérives spéculatives » de Nägeli sont emblématiques du paradoxe de l'exigence réductionniste des sciences biologiques de la fin du XIX^e siècle, exigence qui aurait nié leur autonomie à la fois épistémologique et méthodologique. Jusqu'ici, nous avons au contraire démontré que tant le mécanisme nomologique de W. His que le mécanisme causal de E. Haeckel et de W. Roux jouèrent un rôle heuristique absolument fondamental dans la progression analytique de l'*Entwicklungsgeschichte* vers sa différenciation expérimentale au cours de cette période historique. L'analyse épistémologique doit renoncer à la catégorisation binaire de la vérité et de la fausseté et saisir l'innovation théorique dans l'aptitude d'un concept, d'un principe ou d'un modèle à expliquer de manière cohérente un regroupement inédit de faits. Même en préservant partiellement le biais rétrospectif d'une histoire des sciences présentiste (*whiggish*), l'on ne peut qu'être admiratif devant l'éclairage schématique porté par le modèle idioplasmique sur les phénomènes de régulation génétique; l'idioplasme fait songer, à maints égards, à l'acide désoxyribonucléique (ADN), dont le mode opératoire élémentaire sera découvert bien des décennies plus tard. Entre temps, E. B. Wilson sanctionnait la nature idioplasmique de la structure intime des chromosomes: « this conclusion is now widely accepted and rests upon a basis so firm that it must be regarded as a working hypothesis of high value »⁴⁷⁹. Enfin, Nägeli y voyait lui-même une ébauche qui devait être poursuivie par la méthode expérimentale. Estimant que la morphologie offrait une fausse impression des rapports moléculaires, il incita les biologistes à modifier les conditions extérieures du développement et à étudier l'hybridation, qu'il considérait comme la « physiologie du déploiement des *Anlagen* [*Anlagenentfaltung*] »⁴⁸⁰. D'ailleurs, sa théorie participera activement

478 Mayr, E., *The Growth of Biological Thought*, p. 670.

479 Wilson, E. B., *The Cell in Development and Inheritance*, p. 403.

480 Nägeli, C. von, *Theorie der Abstammungslehre*, p. 550.

à l'explication des « observations provoquées » les plus étonnantes.

En définitive, la théorie idioplasmique impose son cadre au questionnement sur l'origine de la diversité développementale. E. B. Wilson précise d'abord que sa confirmation entraîne la réfutation d'une prélocalisation germinale telle que défendue par W. His⁴⁸¹; la détermination idioplasmique de la constitution trophoplasmique implique une discontinuité structurelle entre l'ordre qualitatif des *Anlagen* et son déploiement dans une solution micellaire simplement organisée. Cette nouvelle compréhension du développement est aussi rendue possible par la transformation de la signification théorique de la nutrition. Rappelons qu'au sein des modèles de Wolff, de Haeckel et de Roux (1881), les substances assimilées imposaient plus ou moins leur ordre matériel aux systèmes assimilants : de ce choc résultait la variation adaptative qui persistait en vertu de l'excroissance reproductive. Mais en exposant différentes variétés d'*Hieracium* à différents sols, Nägeli constate que la nutrition n'a pas toujours l'effet épigénétique qu'on prétend. En amont, le trophoplasme doit donc adhérer passivement à la détermination idioplasmique sans exercer la moindre force interférentielle; c'est également l'idioplasme qui impose son organisation à ses micelles constituantes pendant sa croissance. De l'épigenèse rouxienne à la détermination idioplasmique, la stimulation héréditaire n'opère plus au sein des mêmes systèmes. La norme n'est plus le système physiologique dans son ensemble qui reçoit sélectivement des excitations morphogéniques et les soumet à l'adaptation fonctionnelle en coordination avec les excitations trophiques. Dans la réalisation des caractères archétypaux et de plusieurs caractères homologues, l'autostimulation ne concerne que l'organisation idioplasmique, ses tensions et ses mouvements, et l'activation séquentielle de ses *Anlagen*. Delage conclut ainsi à la préformation idioplasmique de l'organisme, où « toutes les propriétés chimiques et physiologiques dépendent de l'Idioplasma, lui appartiennent en propre, et les autres tissus et substances de l'organisme ne sont que l'instrument qui sert à les manifester »⁴⁸². Ce caractère instrumental du corps somatique est d'ailleurs mis en évidence dans une perspective généalogique; les cycles ontogénétiques de la phylogenèse sont désormais rompus au profit d'une complexification continue de l'organisation idioplasmique, qui se déroule de manière plus ou moins indépendante du

481 Wilson, E. B., *The Cell in Development and Inheritance*, p. 403.

482 Delage, Y., *La structure du protoplasma*, p. 597.

remplacement perpétuel de son véhicule trophique.

En aval, ce véhicule joue pourtant un rôle clé dans la régulation de sa propre formation. L'induction d'*Anlagen* spécifiques par le trophoplasme en fonction des besoins du corps somatique redéfinit l'épigenèse en tant qu'adaptation interactive de l'architecture développementale aux paramètres du milieu. Certes, la détermination interne de la configuration trophoplasmique engendre une auto-induction circulaire qui prédestine plusieurs cellules à une différenciation particulière. Néanmoins, le principe de totipotence idioplasmique favorise l'explication épigénétique des phénomènes de différenciation qui affichent une certaine plasticité. Chez les végétaux, les cellules de la racine, de la feuille ou des parenchymes de réserve soumettront leur cordon idioplasmique à des modalités stimulatrices de différenciation en fonction de leur point de localisation. Avec Nägeli, on assiste donc au retour d'une typologie conçue comme *une norme de réaction*, mais dont la nature idioplasmique permet – non sans difficultés – l'évacuation de l'aspect téléologique que l'on retrouvait chez von Baer. La plasticité de cette norme idioplasmique s'en trouve d'ailleurs bonifiée par rapport à celle du type baérien; tandis que chez von Baer les fluctuations du milieu représentaient une simple source de variations individuelles qui étaient tolérées tant qu'elles ne débordaient pas du cadre normatif, elles participent activement chez Nägeli à l'actualisation qualitative et ponctuelle de cette norme. À partir d'une quantité limitée d'*Anlagen* et d'une série d'activations préalables, celle-ci définit le champ des possibilités épigénétiques de réalisation, qui apparaît plus ou moins restreint selon les espèces. En l'absence de l'effet adaptatif de la sélection naturelle, l'hérédité des acquisitions idioplasmiques rompt finalement, sur une l'échelle phylogénétique, l'isolement de l'idioplasme à l'égard de son milieu trophique.

Les nouvelles souches théoriques de la préformation et de l'épigenèse étaient désormais semées, et chacune d'entre elles était vouée à des différenciations divergentes au prix de mutations importantes. Celles apportées par Weismann furent sans doute les plus significatives.

5.5 L'appropriation de la théorie idioplasmique par August Weismann

À juste titre, Mayr s'étonne que Nägeli n'ait pas intégré les dernières découvertes sur les phénomènes karyokinétiques et la fécondation; le réticulum idioplasmique et ses embranchements inter-cellulaires n'est jamais directement associé au noyau, mais à une métastructure idioplasmique qui résonnait davantage avec la théorie protoplasmique de Brücke qu'avec la déduction rouxienne du sens de la division indirecte. Or, comme en atteste *La Lutte des parties*, ces découvertes demeuraient récentes et aucun consensus sur la fonction de ces phénomènes n'avait encore été établi. Cela dit, cette jonction théorique se fit naturellement dès la sortie de *Théorie de la descendance*. Le principe de Nägeli à la base de la distinction séminale entre l'idioplasme et le trophoplasme était l'égalité contribution héréditaire des organismes mâle et femelle, principe qui était notamment corroboré par l'étude de l'hybridation. Il en ressortait que la masse protoplasmique de l'ovocyte devait être éliminée comme potentiel substrat à l'hérédité, ce dernier devant être commun aux cellules germinales des deux sexes. Or, la découverte de la méiose par Van Beneden (1883-1884), rendue possible par l'analyse de la formation des globules polaires du ver *Ascaris*, confirmait cette déduction. Van Beneden avait constaté que le nombre de chromosomes double après la conjugaison des deux *pronuclei* lors de la fécondation, et avait ainsi démontré l'équivalence des contributions paternelle et maternelle⁴⁸³. Tandis que la méiose validait la déduction de Roux sur le sens héréditaire d'une division indirecte, les structures chromatiques du noyau s'imposaient donc comme le véritable substrat de l'organisation idioplasmique. Rapidement, Strasburger (1884), O. Hertwig (1885), A. Kölliker (1885) et A. Weismann (1885) voulurent rendre compte de ce nouvel alignement épistémologique⁴⁸⁴. Nous concentrerons notre analyse sur la théorie

483 « [...] les pronucleus mâle et femelle interviennent à égalité de titres, en fournissant chacun deux [chez *Ascaris*] anses chromatiques [chromosomes] à la plaque nucléaire [...] chaque noyau fille reçoit du disque équatorial deux anses secondaires [chromatides] mâles et deux anses secondaires femelles ». Van Beneden, É. (1883). *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire*. Paris: Masson, p. 382. cf: Hamoir, G. (1992). The discovery of meiosis by E. Van Beneden, a breakthrough in the morphological phase of heredity. *Int. J. Dev. Biol.*, 36, 9-15.

484 Strasburger, E. (1884). *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung*. Iéna: Gustav Fischer; Hertwig, O., *Das Problem der Befruchtung*; Kölliker, A. (1885). Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 42, 1-46; Weismann, A. (1885). *Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung*. Iéna: Gustav Fischer, cf: Weismann, A. (1892). La continuité du

weismannienne, dont la relation avec la théorie idioplasmique de Nägeli définit plusieurs paramètres du débat sur le préformationnisme.

August Weismann (1834-1914) est connu, à juste titre, comme le fondateur du néo-darwinisme. Il fit notamment preuve d'une conviction indéfectible en l'action suffisante de la sélection naturelle et assumait par le fait même la démystification de l'hérédité des caractères acquis dans une querelle notoire avec Herbert Spencer⁴⁸⁵. Né à Francfort-sur-le-Main, le jeune Weismann démontra dès l'enfance un intérêt marqué pour les sciences naturelles, mais se résigna sous les conseils de son père à entreprendre d'abord des études de médecine à l'Université de Göttingen entre 1852 et 1856. Épaulé par Jakob Henle, Max Schultze et Rudolph Leuckart, il poursuivit ses recherches zoologiques tout en exerçant la médecine jusqu'à son habilitation sur la métamorphose des insectes à Fribourg, en 1863. Il y passera le reste de sa carrière, devenant le premier chercheur à la tête de la nouvelle chaire de l'Institut zoologique en 1868. Darwinien convaincu depuis sa lecture de *L'Origine des espèces* en 1861, Weismann se lia d'amitié avec Haeckel en 1864, période où il fut victime d'une maladie des yeux qui allait compromettre sa carrière de morphologiste; Haeckel l'aurait encouragé à réorienter ses recherches vers l'analyse théorique des phénomènes biologiques à partir des principes établis par Darwin. Cette inclination pour la synthèse théorique que l'on retrouve dans *La Durée de la vie* se manifesta dès son discours d'inauguration de l'Institut zoologique. Véritable confession de foi, *Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie (De la légitimité de la théorie darwinienne)* insistait déjà sur la transmission héréditaire d'une orientation particulière des variations⁴⁸⁶, leur prédestination et le pouvoir de la sélection naturelle.

a) La lignée germinale chez les hydrozoaires

L'impossibilité d'une transformation de la diversité explicite en une diversité implicite,

plasma germinatif (Traduit par H. Varigny) *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (pp. 157-244). Paris: C. Reinwald.

485 Weismann, A. (1893). The all-sufficiency of natural selection. A reply to Herbert Spencer. *Contemporary Review*, 64, 309-338.

486 Weissman, C. (2013). On the legitimacy of the Darwinian theory - August Weismann's first creed. *Science in Context*, 26(1), 173-179.

c'est-à-dire l'irréversibilité mortelle du développement somatique, apparaît comme la condition première du prédéterminisme weismannien. Contrairement à Nägeli qui conçoit une étroite relation entre le trophoplasme et l'idioplasme, Weismann inférera dès 1883 une séparation définitive entre les substances somatique et germinale. Sur ce point, il avait été devancé par Moritz Nussbaum, qui en 1880 publia une monographie majeure sur la différenciation sexuelle animale⁴⁸⁷. Extrapolant au règne animal la ségrégation précoce des cellules germinales de la grenouille et des poissons osseux, Nussbaum lui attribua la fonction étiologique de prémunir la détermination spécifique contre les fluctuations individuelles de la différenciation. Pendant ce temps, un regain de santé visuelle à la suite d'un séjour en Italie permit à Weismann de réaliser une étude remarquable sur l'origine des cellules sexuelles chez les hydrozoaires⁴⁸⁸. Ayant longuement examiné quarante espèces d'hydrozoaires marins, Weismann retraça la route migratoire des cellules germinales depuis leur site de germination jusqu'à leur site de maturation. Fait remarquable, les cellules germinales du genre *Eudendrium* voyagent parfois entre plusieurs générations de polypes avant d'atteindre la gamétogenèse au sein de méduses libres ou de gonophores fixes. Comparant la lignée germinale de plusieurs espèces, Weismann en tira des conclusions à la fois taxonomiques et adaptatives; sujette à des homologies fréquentes, la dislocation du site de maturation témoignait d'une adaptation régulière aux caractéristiques morphologiques de chaque espèce.

Mais Weismann appréhenda également une dislocation du site de germination de son feuillet d'origine, cette fois à partir de présupposés théoriques et de déductions phylogénétiques. Selon le principe de la spécificité des feuillets germinaux, l'origine des cellules germinales devait être soit ectodermique, soit endodermique (les hydrozoaires sont diploblastiques). À partir d'une étude convaincante sur la méduse *Hydractinia echinata* (1874), Van Beneden avait pourtant conclu à la différenciation sexuelle des deux feuillets, attribuant une origine endodermique aux œufs et une origine ectodermique aux spermatozoïdes. Afin de sauver la théorie de la spécificité des feuillets de la falsification, Gegenbaur inféra plutôt la migration imperceptible de l'ectoderme vers l'endoderme des

487 Nussbaum, M. (1880). Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. *Archiv für mikroskopische*, 18, 1-120.

488 Weismann, A. (1883). *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen*. Iéna: Gustav Fischer.

cellules destinées à la différenciation germinale⁴⁸⁹. Weismann retint cette dernière explication après avoir comparé les différents emplacements de germination et formulé un scénario adaptatif; un déplacement centripète du site de germination marquerait ainsi une dégénérescence phylogénétique des méduses vers les gonophores et les colonies de polypes, au profit d'un agrandissement général du site et de l'accélération du processus de reproduction⁴⁹⁰. Au cours de cette régression morphologique, le site de germination passerait d'abord de l'ectoderme à l'endocodon (figure 12 A) chez les médusoïdes, ensuite à l'endoderme (figure 12 B) chez les gonophores, pour finalement atteindre l'endoderme et l'ectoderme des tiges du polype en bourgeonnement (figure 12 C). Ayant seulement pu observer les cellules germinales primordiales (*Urkeimzellen*) dans l'ectoderme d'un polype (figure 12 C), Weismann déduisit tout de même leur présence imperceptible aux stades antérieurs, comme l'affichent les schémas suivants.

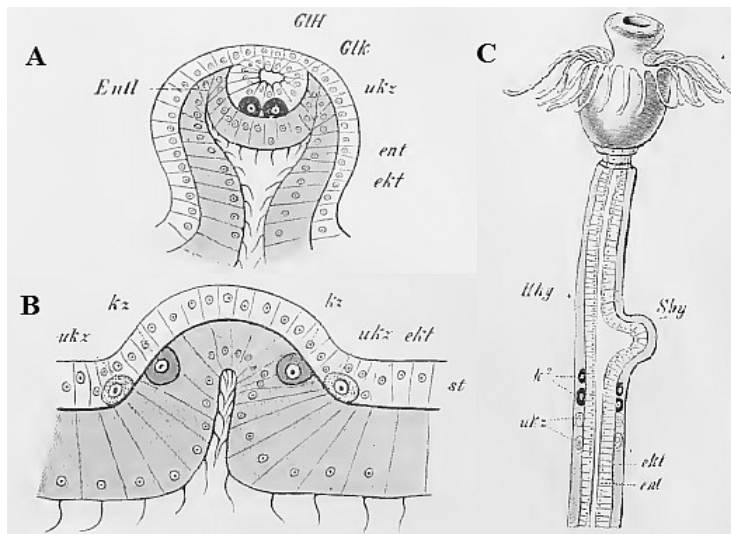


Figure 12 : Stades de la dislocation phylogénétique du site de germination.

A. Bourgeonnement médusaire ou d'un gonophore-médusoïde (2^e stade). *Entl* lamelle endodermique; *Glk* endocodon (*Glockenkern*); *ukz* cellules germinales primordiales (*Urkeimzellen*); *ekt* ectoderme.

B. Bourgeonnement d'un gonophore avant la formation de l'entocodon (3^e stade). *kz* cellules germinales.

C. Polype de l'*Eudendrium* en bourgeonnement (6^e stade). (Weismann, 1883a)

Se portant au secours de la spécificité des feuilletts, l'idée d'une dislocation du site de germination exploitait à son tour l'invisible dans la reconstitution schématique de la lignée germinale jusqu'au protoplasme de l'œuf fécondé. Comptant sur la permanence générale du

489 Churchill, F., *August Weismann*, pp. 155, 156.

490 Churchill, F. B. (1985). Weismann, Hydromedusae, and the biogenetic imperative: a reconsideration. Dans T. J. Horder, J. A. Witkowski, & C. C. Wylie (dir.), *A History of Embryology* (pp. 7-34.). Cambridge: Cambridge University Press, p. 24.

point germinatif⁴⁹¹ et de la lignée germinale chez les mêmes espèces, ce modèle évitait ainsi l'attribution d'un potentiel germinal à un nombre indéfini de cellules embryonnaires, dont celles du feuillet endodermique. Pour qu'il soit universalisé, il devait toutefois rendre compte de la germination tardive de nombreuses espèces à partir de cellules embryonnaires déjà engagées dans un quelconque degré de différenciation somatique. Chez les vertébrés, Weismann reconnaît, par exemple, que la différenciation germinale ne s'effectue qu'après la formation de l'embryon. La dislocation de la germination n'est donc pas seulement spatiale, mais aussi temporelle, et à l'exception des cellules polaires des diptères, les cellules germinales résultent toutes de la division de cellules embryonnaires le moins différenciées⁴⁹². Ce n'est qu'en attribuant finalement les propriétés germinales non pas à un type de cellule, mais à un plasma infra-cellulaire, que Weismann parviendra à intégrer les nombreuses anomalies qui menaçaient la théorie esquissée dans *La Durée de la vie*.

b) Le dédoublement idioplasmique et la division inégale des plasmas

C'est précisément par ce transfert conceptuel que Weismann se démarqua de Nussbaum, lorsqu'en 1883, à l'occasion de sa nomination comme vice-recteur de l'Université de Fribourg, il fit la lecture d'un mémoire sur le problème de l'hérédité. Relevant ces difficultés, il soutint donc que « dans la cellule germinative il existe actuellement deux espèces de Plasma, qui, après le développement embryonnaire, se séparent tôt ou tard sous forme de deux groupes distincts de cellules »⁴⁹³. Une répartition inégale du matériel protoplasmique était donc impliquée; (1) dans les divisions marquant l'embranchement d'une lignée somatique dont aucun des descendants cellulaires ne jouit d'un destin germinal; (2) lors de la production des cellules germinales. Dans les deux cas, la division inégale apparaît en tant que condition matérielle de cette différenciation dualiste fondamentale. La répartition des différents plasmas était bien sûr comprise comme invisible, et c'est le caractère latent du plasma germinal précédant la germination qui s'offrait comme alternative théorique à la résorption d'une

491 Weismann, A., *La continuité du plasma germinatif*, p.204.

492 *Ibid.*, pp. 193, 194.

493 Weismann, A., *De l'hérédité*, p. 124.

différenciation somatique des cellules, donc au refoulement implicite d'une diversité explicite. Sous l'influence de la synthèse nucléo-idioplasmique, Strasburger allait d'ailleurs défendre un an plus tard un tel refoulement, plaidant pour un effet nutritif du cytoplasme sur la composition idioplasmique des noyaux des futures gamètes. Selon le botaniste, la germination signifiait la dé-différenciation de cellules somatiques, cédant la pleine détermination à un idioplasme germinal auquel les acquis qualitatifs auraient été transmis par la voie trophique au cours du développement⁴⁹⁴.

Pour Weismann, les découvertes sur la karyokinèse et la fécondation prêtaient certes à l'identification de l'organisation idioplasmique et de la substance chromatique, mais également à la stricte discrimination des plasmas idio-somatiques et germinaux au sein même des noyaux. Ainsi, Weismann ne pouvait souscrire entièrement à l'assimilation, assumée par O. Hertwig, entre le concept d'idioplasme de Nägeli et la substance nucléaire des cellules germinatives : « son idioplasma [celui de Nägeli], si nous le considérons comme plasma nucléaire, n'est pas simplement le nucléoplasma de la cellule germinative; il embrasse aussi le plasma nucléaire de toutes les cellules de l'ensemble de l'organisme; ce n'est que l'ensemble de tous ces nucléoplasmas qui constitue l'idioplasma de Naegeli »⁴⁹⁵. C'est ici que nous constatons le véritable apport du modèle idioplasmique à la théorie weismannienne : si une division inégale du matériel protoplasmique était auparavant envisagée comme l'explication mécanique de la différenciation générale entre les lignées somatique et germinale, la représentation idioplasmique de l'organisation structurale des *Anlagen* rend intelligible l'hypothèse rouxienne d'une division inégale des déterminants héréditaires comme mode opératoire de l'architectonique développementale. Socle théorique du renouvellement préformationniste, cette hypothèse se présentera comme l'alternative à la présence d'un idioplasme totipotent au sein de chaque cellule de l'organisme.

c) La désagrégation des Anlagen comme mécanisme invisible de la différenciation

Tout d'abord, le changement de substrat de l'organisation idioplasmique mit à mal

494 Churchill, F., *From Heredity Theory to Vererbung*, p. 348.

495 Weismann, A., *La continuité du plasma germinatif*, p. 177.

certaines modalités du système de Nägeli qui était déjà aux prises avec des difficultés importantes. Désormais intégrés aux cordons chromatiques, les regroupements idioplasmiques de chaque cellule apparaissent coupés de l'idioplasme des autres cellules, rendant inadéquate l'analogie nerveuse. Ce manque d'unité structurelle de l'idioplasme rend invraisemblable une unité fonctionnelle qui reposerait sur l'auto-stimulation, tout type d'excitation devant logiquement transiter par le protoplasme et le milieu extra-cellulaire. Avec ses combinaisons successives de tensions et de mouvements, la version intégrale du « clavecin » morphogénétique s'en trouve périmée. Or même en adaptant ces mécanismes à cette nouvelle réalité physiologique, une régulation génétique entendue comme un enchaînement causal d'excitations mécaniques constitue, selon Weismann, un bien piètre modèle de différenciation :

si l'on songe à combien de milliers d'états de tension différents un seul et même idioplasma devrait se prêter pour correspondre aux milliers de formations et de différenciations cellulaires d'un organisme supérieur, il serait presque impossible de donner seulement une idée approximative d'une explication basée sur de simples « états de tension et de mouvement »⁴⁹⁶.

Faisant preuve d'une clairvoyance remarquable, Delage faisait écho à Weismann en soulevant les problèmes épistémologiques auxquels fait face un modèle ontogénétique d'auto-régulation mécanique dépourvu, bien évidemment, d'une logique cybernétique :

[...] comment comprendre, en outre, que cette résultante [l'impression d'un caractère donné au plasma nutritif] possède la propriété d'être tantôt efficiente, tantôt inactive? Quelle est la constitution physico-chimique merveilleuse qui peut communiquer à des forces moléculaires la propriété de produire ainsi une résultante à éclipses [apparition et disparition à intermittence]? [...] Dire simplement que les micelles ou les faisceaux ont la propriété de produire ces résultantes à éclipses rythmées suivant un mode prévu et concordant avec les nécessités de l'organisation, ce n'est plus faire une hypothèse scientifique, c'est invoquer un Deus ex machina.⁴⁹⁷

Bien qu'il constitue une ébauche féconde d'explication, le mécanisme rudimentaire représenté par Nägeli n'est pas à la hauteur de la coordination systémique nécessaire au développement organique. Répondant à des exigences réductionnistes, le modèle idioplasmique peine toujours à se dispenser d'une cause téléologique sans sacrifier l'intelligibilité du phénomène : si l'hérédité fait figure de clavecin, elle dépend toujours du jeu du claveciniste. Nous le verrons,

496 *Ibid.*, p. 179.

497 Souligné par Delage, Y., *La structure de l'idioplasma*, pp. 640, 641.

la puissance de cette critique ne sera d'ailleurs pas étrangère au tournant vitaliste de Hans Driesch devant le fait accompli d'une telle régulation derrière les métamorphoses les plus complexes de l'ontogenèse.

À l'instar de Nägeli, Weismann souscrit néanmoins aux exigences de la récapitulation haeckelienne à l'égard de l'explication de la différenciation histologique. Mais devant l'impossibilité de rendre compte de l'expression sérielle des différents *Anlagen* pour l'ensemble des stades ontogénétiques par des « états différents de tension et de mouvement d'un seul et même idioplasma »⁴⁹⁸, les modifications qualitatives subies par l'idioplasme au cours de la phylogenèse doivent être, elles aussi, récapitulées dans l'ontogenèse. La séparation tantôt égale, tantôt inégale des différents *Anlagen* lors de la mitose succédera donc à la projection plastidulaire des séquences mémorisées en tant que raison suffisante de la récapitulation. Par ailleurs, Weismann conçoit le fait récapitulatif comme un argument contre toute différenciation à l'origine de la germination. Si le développement idioplasmique est de fait rectiligne et non pas cyclique, comme l'aurait montré Nägeli⁴⁹⁹, alors une telle rétrogradation de l'agencement idioplasmique jusqu'au point de départ de l'ontogenèse consisterait en une récapitulation inversée. Comme il ne se produit jamais une telle involution dans la phylogenèse, les lignées de cellules embryonnaires passant à l'état germinal ne manifestent jamais une régression morphologique qui correspondrait à des stades phylogénétiques. Weismann se demande d'ailleurs comment un tel retour à l'état germinal de l'idioplasme serait possible après que d'infimes « tensions et mouvements » ont affecté les groupes micellaires. Quoi qu'il en soit, l'idée d'un plasma germinal *en réserve* dans le noyau de certaines cellules embryonnaires évite ces problèmes : tandis qu'un plasma idio-somatique se charge de la différenciation trophoplasmique par la division parfois inégale de ses *Anlagen*, le plasma germinal reste latent et intact sous la division toujours égale de son matériel chromatique répliqué. On voit donc à quel point l'opposition conceptuelle entre le somatique et le germinal et la division inégale des qualités héréditaires forment un noyau cohérent au centre de la théorie weismannienne.

Un obstacle se dressait pourtant devant cette théorie : l'*égalité empirique* de la division

498 Weismann, A., *La continuité du plasma germinatif*, p. 179.

499 *Ibid.*, p. 196.

des cordons chromatiques. Chef de file de la révolution karyokinétique, Strasburger conclut à la falsification définitive de l'hypothèse de Roux, car toutes les divisions indirectes observées affichaient une répartition égale du matériel chromatique. De cette égalité, O. Hertwig déduira, nous le verrons, l'identité idioplasmique des cellules de l'organisme. À défaut d'adhérer à une modification interne à l'idioplasme, Strasburger arguait pour sa part pour une différenciation idioplasmique sous l'action externe de la nutrition cytoplasmique. Mais Weismann retint les expériences de Nägeli sur l'hybridation des plantes; elles auraient définitivement falsifié l'association entre les conditions extérieures et une altération adaptative de l'héritage génétique. Sans esquiver l'égalité empirique signalée entre autres par Strasburger, Flemming et Van Beneden, Weismann construira son explication à partir du principe de la prédétermination idioplasmique de la cellule : « si c'est le noyau qui détermine l'essence de la cellule, deux noyaux filles identiques, issus d'une cellule mère par division [...] doivent avoir même corps cellulaire! »⁵⁰⁰. Ainsi formulé, ce raisonnement semble exclure toute régulation déterminante de l'activité des *Anlagen* qui aurait lieu en fonction d'une irritabilité sélective, mécanisme fondamental du système de Nägeli. Après avoir sauvé la spécificité des feuilletts embryonnaires de la falsification, Weismann exploitera ici encore *les possibilités théoriques de l'invisible* en postulant une *désagrégation de l'organisation idio-somatique* qui découlerait « nécessairement de sa propre nature »⁵⁰¹ à chaque division différenciatrice; de cette division suivrait généralement une modification progressive des caractères primitifs du corps cellulaire.

En effet, les figures karyokinétiques observées lors de la mitose n'indiquent que la répartition *quantitative* des éléments chromatiques et de leurs « granulations » constitutives, tandis que leur organisation micellaire intime demeure tout à fait imperceptible. Dans cette optique, Weismann suggère une diminution progressive de la complexité idio-somatique qui serait proportionnelle au degré de différenciation des cellules somatiques. Pour reprendre la terminologie de Roux, le développement somatique consisterait donc en un transfert unilatéral de la diversité qualitative de l'implicite vers l'explicite. L'inégalité *qualitative* de la division indirecte qui sous-tendrait une telle prédétermination est ainsi exprimée par cette métaphore

500 *Ibid.*, p. 184.

501 *Ibid.*, p. 186.

de Weismann :

On peut comparer le fait du développement du plasma nucléaire pendant l'ontogénie à une armée composée de plusieurs corps d'armée dont chacun a ses divisions propres, etc. L'ensemble de l'armée, c'est le plasma nucléaire de la cellule germinative; à la première division cellulaire (en cellules primitives de l'ectoderme et de l'endoderme, par exemple), les deux corps d'armée composés de même, mais contenant néanmoins des possibilités différentes de développement se séparent, aux segmentations suivantes, ce sont les divisions qui se détachent, aux suivantes, les brigades, les régiments, les bataillons, les compagnies, etc., et dans la masse, quand les corps de troupes se simplifient, leur cercle d'action, leur sphère d'activité diminue aussi. La comparaison, à vrai dire, pêche de deux côtés : en premier lieu, ce n'est pas la masse du plasma nucléaire, mais seulement sa complexité qui diminue, en second lieu la puissance d'une armée dépend toujours en première ligne de sa force numérique et non pas de la complexité de sa composition [...] la structure moléculaire du noyau maternel se modifiera de telle sorte que l'une ou que les deux moitiés recevront une nouvelle structure.⁵⁰²

Bien qu'elle soit apparue inadéquate à son auteur (!) au moment même où elle fut énoncée, cette analogie militaire illustre l'organisation fonctionnelle d'un nombre défini d'acteurs – les *Anlagen* – en tant que condition d'une division latente du travail, dont l'actualisation s'accomplirait selon un plan opérationnel préétabli. Elle fut d'abord amenée par Nägeli, qui compara d'une part l'idioplasme des organismes inférieurs aux troupes faiblement structurées du Moyen Âge, et par conséquent celui des organismes supérieurs correspondrait aux armées régulières avec leurs nombreuses divisions⁵⁰³. Chez Weismann, si les cellules dotées d'un plasma germinal s'apparentent à leurs amibes ancestrales par leur immortalité essentielle, ces dernières partagent néanmoins avec les cellules somatiques pleinement différenciées une simplicité idioplasmique qui réduit leur sphère d'activité à leur rôle physiologique immédiat. Plus une cellule somatique est différenciée, plus son idioplasme se rapproche fonctionnellement de la solution micellaire; moins elle l'est, plus la portion de l'organisation idio-somatique qui contient une partie du programme développemental est considérable. Cette parfaite symétrie entre l'organisation idio-somatique et l'organisation physiologique, qui fait de la désagrégation des structures chromatiques le miroir inversé du développement, signifie la *préformation qualitative* de celui-ci dans l'idioplasme germinal, qui était d'ailleurs l'exigence de départ de la démarche weismannienne.

502 *Ibid.*, pp. 187, 188.

503 Nägeli, C. von, *Theorie der Abstammungslehre*, p. 25.

d) *Le préformationnisme weismannien et le néo-darwinisme*

Le préformationnisme de Weismann doit d'abord être situé au sein de sa réforme de la théorie darwinienne. En vertu de la négation définitive de l'hérédité des caractères acquis, le néo-darwinisme fait reposer entièrement l'adaptation évolutionnaire sur la variabilité des plasmas germinaux. En 1883, Weismann fit sienne la première hypothèse de Darwin⁵⁰⁴, selon laquelle des variations aveugles et contingentes étaient produites au niveau germinale par l'effet des fluctuations des conditions extérieures. Sous l'influence de Nägeli, il attribua ensuite la variabilité du plasma germinale aux croisements issus de la reproduction sexuelle, sans toutefois écarter de manière expéditive la possibilité d'une influence externe. De 1895 à 1904⁵⁰⁵, il expliquera enfin ces variations en vertu de l'importation de la lutte intérieure relevée par Roux, mais strictement entre des déterminants héréditaires du plasma germinale. Parmi tous ces postulats théoriques, la production des variations restait étrangère à toute forme d'adaptation fonctionnelle et neutre à l'égard de la *fitness* de l'organisme⁵⁰⁶; à l'échelle phylogénique, l'adaptation était donc assimilée à une sélection des unités germinales médiatisée par leur expression somatique. Ce tournant n'était réalisable que dans la mesure où le développement somatique était essentiellement réductible à cette expression; autrement, l'effet ontogénétique des variations germinales apparaît trop diffus et négligeable pour soutenir à lui seul les phénomènes évolutionnaires. Sans doute, la théorie weismannienne débouche

504 Weismann, A., *De l'hérédité*, p. 131

505 Cette explication atteint sa forme achevée dans Weismann, A. (1904). *Vorträge über Deszendenztheorie* (2^e éd.). Iéna: Gustav Fischer.

506 Rasmus Winther prétend que Weismann n'était pas réellement « weismannien » (le « weismannisme » serait notamment caractérisé par l'affirmation du clivage entre l'hérédité et le développement), car ce dernier adhère à la transmission des « variations acquises du plasma germinale », ce que l'on considérerait vraisemblablement aujourd'hui comme une forme d'hérédité des caractères acquis. Winther, R. G. (2001). August Weismann on germ-plasm variation. *Journal of the History of Biology*, 34, 517-555. Il faut toutefois distinguer entre l'acquisition d'un trait somatique qui résulterait d'une adaptation fonctionnelle (usage et non-usage d'un organe, compensation physiologique, etc.) et une variation contingente qui ne serait pas dirigée par des dispositions finalitaires. Les biologistes de cette période désignaient par l'hérédité des caractères acquis cette première acception physiologique. Il nous apparaît donc, tout comme à Charlotte Weissman, que l'action des conditions matérielles sur le plasma germinale, qu'il s'opère avec ou sans sélection germinale, ne constitue pas tant une concession aux arguments néo-lamarckistes, qu'un outil théorique permettant de rendre compte de variations accidentelles et non adaptatives au niveau moléculaire. Weismann, C. (2011). Germinal selection: a Weismannian solution to Lamarckian problematics. Dans S. B. Gissis & E. Jablonka (dir.), *Transformations of Lamarckism* (pp. 57-66). Cambridge: MIT Press.

tant sur la prédétermination phylogénétique que sur la prédestination morphologique que l'on retrouvait chez Haeckel. Mais privée de toute adaptation cœnogénique, l'épigenèse causale, c'est-à-dire la création physiologique d'une nouvelle diversité combinatoire au cours du développement, ne transforme jamais le type, perd toute signification évolutionnaire et périt avec la mort du corps somatique : l'épigenèse se résume ainsi à l'expression matérielle d'une diversité implicite et préformée.

Le préformationnisme weismannien était ainsi énoncé dès 1883 :

Depuis le moment où commencent les préliminaires de la première segmentation de la cellule-œuf, l'avenir de l'organisme est déterminé [...] les détails mêmes, et les particularités les plus minutieuses, sont décidées [...] Cependant, on n'en peut douter, il reste encore un certain champ à l'action des conditions extérieures d'existence qui viennent encore bien influencer l'organisme en développement, mais ce champ est restreint, et ne forme qu'une petite région mobile autour d'un point central fixe qui est fourni lui-même par l'hérédité.⁵⁰⁷

Contrairement au modèle idioplasmique de Nägeli et à l'épigenèse de *La Lutte des parties*, la réponse primaire de Weismann à la problématique du développement reste fidèle à l'heuristique aristotélicienne : le développement normal consiste en la domination relative de la forme sur la matière dans son actualisation effective. En effet, « ce champ à l'action des conditions extérieures d'existence » n'est autre qu'une disposition relative à la réception passive des *Anlagen* de la substance nucléaire. Convaincu « que le corps cellulaire n'a pour le noyau que la valeur d'un milieu nutritif »⁵⁰⁸, Weismann fait de l'idioplasme l'unité formelle de l'actualisation monadique du type héréditaire, bien que ce dernier soit renouvelé à chaque fois qu'il y a conjugaison des gamètes. Monadique, car la seule chose qui relie les cellules entre elles et à leur environnement ce sont, semble-t-il, des ressources nutritives; le principe de changement de la cellule est ainsi contenu dans ses qualités intrinsèques, et son acte répond à l'harmonie archétypale préétablie que reflète l'ensemble de l'ontogenèse. L'ordre développemental n'est plus physiologique, mais strictement héréditaire. En définitive, la préformation n'a donc pas ici un sens morphologique. La forme en puissance est plutôt en partie le produit historique de la sélection naturelle dont l'acte dépend d'un agencement mécanique et hiérarchisé de regroupements de micelles qui parviennent à configurer le milieu

507 Weismann, A., *De l'hérédité*, pp. 153, 154.

508 Weismann, A., *La continuité du plasma germinatif*, p. 233.

trophique par la combinaison et la coordination de leur force moléculaire. Ce n'est qu'en vertu de la forme qu'ils reproduisent sur une échelle généalogique que ces groupes font l'objet de la sélection naturelle. Dans sa détermination immédiate lors de la fécondation, cette forme contient toute une diversité hiérarchisée de traits ancestraux et de variations individuelles, incluant caractères morphologiques, talents, « la cause physique des habitudes » et facultés intellectuelles⁵⁰⁹.

Chez l'être humain, l'essentialisme weismannien cède pourtant un champ important aux déterminations historiques et culturelles dans la genèse psycho-sociale de l'individu : « aujourd'hui, il y a nombre de naturalistes, qui, à l'époque de Bürger, de Schelling, ou de Uhland, fussent devenus poètes ou philosophes [...] un grand artiste est toujours un grand homme, et s'il trouve les voies fermées à son talent, d'un côté, il sait s'en frayer d'autres dans d'autres directions »⁵¹⁰. Cette séparation entre le développement biologique et « spirituel » des êtres humains découle des prémisses mêmes du néo-darwinisme. Dans la mesure où un trait socio-culturel acquis n'est jamais traduit en qualités héréditaires, l'évolution culturelle demeure inexorablement parallèle à l'évolution idioplasmique. Par contre, le système haeckelien admettait, grâce au dogme de l'hérédité des caractères acquis, la transmission héréditaire de qualités « spirituelles » comme des vertus et des mœurs.

5.6 Conclusion

Au cours de ce chapitre, nous avons constaté comment la théorie idioplasmique de Nägeli, dont plusieurs principes fondamentaux ont été sanctionnés à la suite de la révolution karyokinétique, força la révision profonde de l'épigenèse physiologique telle qu'avancée par Haeckel (1866) et Roux (1881). En effet, celle-ci dépendait largement d'une interprétation réductionniste de la théorie protoplasmique, selon laquelle les propriétés biochimiques d'éléments organiques (les plastidules) dispersés dans la cellule étaient à l'origine des phénomènes morphogénétiques. On déduisit des découvertes de la fécondation (Van Beneden, O. Hertwig, Fol), de la mitose (Schneider, Strasburger, Flemming) et de la méiose (Van

509 *Ibid.*, p. 187.

510 Weismann, A., *De l'hérédité*, p. 148.

Beneden) la continuité génétique du noyau (*Omnis nucleus e nucleo*), sa structure chromatique et l'apport équivalent en *Anlagen* (qualités héréditaires) du mâle et de la femelle; la substance chromatique du noyau est alors apparue comme le substrat de l'idioplasme, procurant ainsi les assises empiriques de la nouvelle synthèse idioplasmique. La discrimination schématique entre la structure nucléo-idioplasmique et le milieu physiologique se trouvait à la base d'une toute nouvelle représentation théorique de la différenciation cellulaire. Chez les animaux, la délimitation plus ou moins nette de la ligne germinale remettait ainsi en doute l'hérédité des caractères somatiques : si le développement consiste d'abord en la manifestation d'une diversité perceptible, il apparaissait de plus en plus comme le passage irréversible d'une diversité implicite à son déploiement explicite. Restait donc à expliquer, en conformité avec les exigences de l'heuristique mécaniste, une architectonique embryonnaire principalement prise en charge par les rouages de la structure idioplasmique. La division karyokinétique en offrait sans doute le schème général, mais son égalité empirique faisait obstacle à l'inférence d'une division inégale des qualités héréditaires en tant que moteur de l'expression somatique des traits préformés. Il s'agissait sans doute du dernier rempart de la thèse épigénétiste : l'équipotence idioplasmique des cellules entraînerait forcément une explication épigénétique de la différenciation et minerait une ségrégation essentielle entre le soma et les cellules germinales.

Enfin, bien que Weismann ait su exploiter les lacunes du système de Nägeli en mettant à l'écart le principe d'une régulation tant interne que somatique de l'activation idioplasmique, l'alternative proposée possède ses propres inconnues explicatives et ses dissimulations *ad hoc* qui l'empêchèrent de s'imposer clairement comme un système déductif probant. Aux prises avec un dédoublement des structures idioplasmiques, Weismann peine par exemple à expliquer le passage d'une lignée de cellules somatiques à l'état germinal, invoquant simplement le « triomphe » du plasma germinal sur le plasma idio-somatique au moment de cette transition⁵¹¹. Cette appropriation induite de la sélection intérieure fait figure ici d'une pétition de principe en faveur du mécanisme darwinien plutôt que d'une véritable explication, d'autant plus que l'issue de la lutte idioplasmique serait vraisemblablement déterminée à

511 Weismann, A., *La continuité du plasma germinatif*, p. 194.

l'avance. Chez de nombreuses espèces, ce dédoublement est d'ailleurs généralisé à une proportion considérable de cellules embryonnaires; à la suite des observations du botaniste Sachs sur les mousses, Weismann envisage même « que toutes ou presque toutes les cellules d'une plante contiennent un peu de plasma germinatif »⁵¹². L'argumentation prend donc une forme circulaire : la différenciation germinale devient une preuve de la présence et de la domination du plasma germinal, tandis que c'est précisément cette différenciation qui demandait au départ une explication scientifique. En dépit de ce syndrome panglossien, Weismann plaide pour la grande simplicité de sa théorie⁵¹³ qui la rendrait supérieure au modèle de Nägeli, par exemple. Certes, l'exclusion de larges segments de l'idioplasme au cours du développement facilite l'appréhension rationnelle de leur articulation fonctionnelle. Mais on voit mal en quoi la ségrégation inégale des *Anlagen* suffirait à expliquer leur expression sérielle, particulièrement dans les premiers stades de l'ontogenèse où l'on postule une complexité idioplasmique considérable. Si Nägeli devait se rabattre sur de vagues « tensions et mouvements », Weismann n'est parvenu qu'à inférer « une structure moléculaire, telle que tous ses états postérieurs des stades consécutifs de la substance nucléaire devraient en découler nécessairement »⁵¹⁴.

En somme, ces systèmes théoriques rivaux restaient rudimentaires; ils posaient autant de questions qu'ils n'apportaient de réponses. Malgré leur caractère spéculatif, ces réponses allaient former l'ensemble heuristique à partir duquel l'*Entwicklungsmechanik* formulera des hypothèses et établira les modalités expérimentales d'intervention, de contrôle et d'observation, toujours dans le but de produire les expériences cruciales qui seront à leur tour présentées comme garantes des véritables réponses.

512 *Ibid.*, p. 208.

513 *Ibid.*, p. 170.

514 Texte original : [...] eine solche Molekularstruktur besässe, dass mit Nothwendigkeit alle andern Folgezustände der Molekularstruktur der nachfolgenden Stadien der Kernsubstanzen daraus hervorgehen müssten [...] Weismann, A., *Die Kontinuität des Keimplasmas*, p. 31.

Chapitre 6

La mécanique du développement interprétée : de l'auto-différenciation à la mosaïque

Face à cette profusion d'essais théoriques sur les liens entre le développement et l'hérédité, la naissance programmatique de l'*Entwicklungsmechanik* (1885) répondait au besoin de rectifier ces éclairages rationnels mais équivoques sur l'invisible et de rétablir les « faits concrets de l'expérience »⁵¹⁵. Cependant, l'histoire témoignera de l'inexorable et indispensable équivoque de ces éclairages théoriques sur ces nouveaux phénomènes. Comme il fallait s'y attendre, il s'agira moins d'une correction des excès théoriques par recours à l'expérience que d'une lente progression organique et non linéaire du savoir embryologique, assurée par l'exercice de la rationalité scientifique.

6.1 E. Pflüger et l'isotropie de l'œuf : premier acte d'une embryologie expérimentale

Roux est sans doute le fondateur programmatique de l'*Entwicklungsmechanik*, mais la première « observation provoquée » significative du développement embryonnaire, dont les résultats fournirent les bases problématiques du programme, fut l'œuvre du physiologiste Eduard Pflüger (1829-1910). Véritable détonateur de l'essor expérimental des recherches embryologiques, les études de Pflüger consacrées à l'influence de la gravité sur la segmentation de l'œuf de grenouille (1883) méritent une attention particulière. En falsifiant la pré-localisation germinale postulée par W. His, elles aligneront logiquement la problématisation de l'*Entwicklungsmechanik* conformément aux modèles nucléo-idioplasmiques du développement organique.

Étonnamment peu connu pour ses découvertes embryologiques, Pflüger fut avant tout un physiologiste polyvalent, dont les domaines de recherche incluent l'électrophysiologie, l'oxydation respiratoire et le métabolisme de substances nutritives comme le glycogène. Après

515 Fischer, J.-L. (1990). L'épigenèse et la préformation à l'époque de l'embryologie causale. Dans H.-J. Marthy (dir.), *Experimental Embryology in Aquatic Plants and Animals* (p. 341-358). New York: Springer. p. 341.

avoir été arrêté lors d'une rébellion étudiante à Heidelberg en 1849, il abandonne ses études de droit pour la médecine, tournant qui le mènera sous la tutelle de Johannes Müller à Berlin en 1851. À la mort de son maître, il travaillera conjointement avec Emil du Bois-Reymond et succédera finalement en 1859 à Helmholtz à la tête de la chaire de physiologie de Bonn, où il passera le reste de sa carrière⁵¹⁶.

L'héritage de J. Müller transparait particulièrement dans un rare essai théorique intitulé *Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur* (*La mécanique téléologique de la nature vivante* 1877)⁵¹⁷. Précédant *La Lutte des parties*, Pflüger conciliait dans cet ouvrage une allégeance au mécanisme causal et un principe téléologique d'organisation vitale. Sa « loi téléo-causale » [*teleologische Causalgesetz*], selon laquelle « la cause de chaque besoin d'un être vivant est également la cause de la satisfaction de ce besoin »⁵¹⁸, fut reprise par Roux dans la conceptualisation de l'adaptation fonctionnelle. Or, cette loi avait chez Pflüger une portée strictement physiologique : un degré excessif de luminosité, par exemple, agissait en tant qu'irritant sur le nerf optique et régulait ainsi la taille de la pupille. Cette harmonie téléologique ne concernait donc que les organismes pleinement développés, analogues aux boîtes à musique suisses qui pouvaient jouer l'une des innombrables mélodies préalablement accordées selon les besoins physiologiques du moment⁵¹⁹. Bien qu'elles demeurent inexpliquées, ces dispositions fonctionnelles opèrent à tous les niveaux d'organisation, ayant vraisemblablement pour condition élémentaire une « matière primordiale » [*Urmaterial*]⁵²⁰ aux qualités spécifiques. En effet, Roux donna initialement à cette loi une dimension épigénétique : l'organisme en formation est plutôt une boîte à musique qui se construit soi-même et qui « peut apprendre à chaque jour de nouvelles chansons » (*KdT*, p. 229). À la suite de ses découvertes embryologiques, Pflüger embrassa à son tour une conception épigénétique,

516 Rothschild, K. E. (1975). Pflüger, Eduard. Dans C. Gillispie (dir.), *Dictionary of Scientific Biography* (Vol. 10, p. 578-581). New York: Scribner. Contrairement à ce qu'a prétendu Jane Maienschein, c'est bien à Bonn et non pas à Breslau que Pflüger exerça ses fonctions; il n'a donc jamais été le collègue de Roux et de Gustav Born. (1994). *The Origins of Entwicklungsmechanik*. Dans S. Gilbert (dir.), *A Conceptual History of Modern Embryology* (p. 43-61). Baltimore: The Johns Hopkins University Press, p. 46.

517 Pflüger, E. (1877). *Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur*. Bonn: Max Cohen & Sohn.

518 Texte original : *Die Ursache jeden Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses*. *Ibid.*, p. 37.

519 *Ibid.*, p. 77.

520 *Ibid.*, p. 103.

mais dont l'effet téléologique de régulation fonctionnelle devait être remplacé par l'action ordonnatrice de la force gravitationnelle.

a) La démonstration expérimentale de l'isotropie relative de l'œuf

Certaines particularités faisaient de la grenouille l'organisme-modèle de choix pour ce genre d'étude. Chez *R. esculenta*, les hémisphères animal et végétal sont immédiatement identifiables en vertu de la forte pigmentation marronne du cortex supérieur, contrastant avec la blancheur du cortex inférieur; cette forte coloration facilite l'observation de la rotation de la membrane périvitelline, si fondamentale pour le développement des amphibiens. Comme l'avait constaté Roux simultanément à Pflüger, la toute première segmentation coupe l'œuf verticalement au centre de la sphère en deux parties exactement symétriques, et correspond à l'axe bilatéral de la future grenouille. Également verticale, la deuxième forme un angle droit avec le plan médian, tandis que la troisième, horizontale cette fois-ci, est toujours perpendiculaire à la première et correspond à l'axe dorso-ventral de l'embryon. Tout juste en-dessous de ce plan équatorial, se forme le blastopore ou « bouche primordiale » [*Urmund*], visible après cette dernière segmentation en un point découvert par la légère rotation du cortex. Roux nomma d'ailleurs cette zone « le croissant gris » – elle affiche les pigments gris des particules cytoplasmiques en mouvement – terme encore utilisé aujourd'hui.

Ces avancées morphologiques étaient indispensables afin de déterminer les paramètres de l'intervention expérimentale, d'interpréter correctement les résultats et d'en tirer les conséquences théoriques pertinentes. Initialement intéressé par la détermination sexuelle, Pflüger souhaitait évaluer l'effet des conditions extérieures sur le développement, s'attardant d'abord à la gravité. Comme les premières segmentations fixaient le plan développemental et anatomique de l'organisme futur, une possible influence de la force gravitationnelle sur l'axe bilatéral (la première segmentation) révélerait la nature hautement épigénétique des stades fondateurs de l'ontogenèse. Pressant l'œuf de la grenouille contre deux plaques de verre, Pflüger parvint effectivement à modifier à son gré cet axe en soumettant le germe à différents degrés d'inclination : l'axe bilatéral s'avérait absolument déterminé par la direction de la force

gravitationnelle⁵²¹. Fait remarquable, les têtards issus d'orientations anormales se développaient généralement normalement; seule une inversion complète de 180 degrés s'avérait létale, le manque d'approvisionnement en eau en étant probablement la cause. En produisant une nouvelle inclination après la première segmentation, Pflüger découvrit que la deuxième était en réalité indépendante de la précédente. Si elle y formait normalement un angle droit, c'était en partie grâce à la force gravitationnelle, qui restait alors inchangée; une modification constante de celle-ci compromettrait la droiture de l'angle selon le degré imposé. Par contre, le plan équatorial était pour sa part toujours perpendiculaire au plan médian (première segmentation), indépendamment des perturbations gravitationnelles⁵²². Cette détermination méridionale du plan équatorial apparaissait de la plus grande importance, car elle initiait la démarcation dorso-ventrale de l'organogenèse. Ainsi, le blastopore suivait nécessairement le plan équatorial dans ses translations provoquées, selon les différentes coupures horizontales qu'il opérerait dans la sphère; dans l'indifférence quant à son point normal d'émergence, il ne se manifestait jamais aux dépens de l'hémisphère supérieur. Par le biais de son action sur le plan médian, la gravité réglait donc l'emplacement d'organes primordiaux comme le blastopore.

En modifiant à sa guise l'emplacement de certains de ces organes, Pflüger avait falsifié l'*anisotropie absolue*, thèse selon laquelle un organe ne pourrait se former qu'à partir d'une partie précise et prédestinée de l'œuf⁵²³. Par ailleurs, Pflüger ne définit à aucun moment « l'isotropie de l'œuf », mais l'emprunt conceptuel du terme à la physique désigne assurément l'invariance générale des propriétés organogénétiques du milieu cytoplasmique en fonction de la direction. À cet égard, l'exploit expérimental de Pflüger aura été de démontrer l'*isotropie relative de l'œuf*. Autrement dit, la génération d'organes comme le blastopore ne dépend pas de régions préalablement bornées de l'ovocyte, mais la détermination de l'axe dorso-ventral – elle-même suivant celle de l'axe bilatéral – semble fixer *a posteriori* la destinée de certaines parties à l'intérieur de chaque hémisphère. Bien qu'il ne fût pas en mesure d'offrir une explication analytique, Pflüger attesta que cette polarisation ne reposait pas sur une

521 Pflüger, E. (1883). Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. *Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere*, 32, p. 15.

522 *Ibid.*, p. 56.

523 *Ibid.*, p. 47.

composition protoplasmique différenciée. Produisant diverses combinaisons matérielles au sein des blastomères, les différentes démarcations des hémisphères démontrèrent que l'accélération de la segmentation de la partie animale était justement spécifique à l'hémisphère supérieur, dans l'indifférence par rapport à la substance pigmentée normalement présente. Bref, cette isotropie apparaît relative à un système géométrique de répartition des aires de différenciation, dont les lois seraient inhérentes à l'ovocyte, mais dont l'exercice serait conditionné par l'action de la gravité.

b) L'isotropie absolue et la spéculation épigénétiste : à la merci de la gravité

Si l'isotropie relative de l'œuf fut brillamment prouvée par ces données expérimentales, Pflüger en déduisit une *isotropie absolue* qui accordait à la force gravitationnelle un pouvoir ordonnateur sur l'ensemble de l'organisation moléculaire. À cet effet, il postula une *polarisation méridionale*⁵²⁴ de rangées de molécules plus ou moins équivalentes qui acheminerait aux pôles, sous l'influence prolongée de la gravité, substances nutritives et facteurs de croissance. Dans cette tendance, la segmentation progressive des blastomères restreindrait les possibles morphogénétiques en bornant les voyages moléculaires à l'intérieur des frontières cellulaires. En définitive, de cette isotropie absolue ressort une épigénèse radicale exprimée par cette métaphore :

*[...] l'œuf fécondé ne réserve aucune autre relation essentielle avec l'organisation tardive de l'animal, qu'un flocon de neige tient une relation essentielle avec la grandeur et la forme d'une avalanche qui se développe dans certaines circonstances. Qu'il [l'œuf] se constitue toujours de la même manière à partir du germe, en découle le fait qu'il est toujours mené par les mêmes conditions extérieures. De ces flocons de neige serait issue une avalanche de la même grandeur et de la même forme, à condition qu'elle se déplace constamment en suivant le même chemin et en possédant la même qualité de neige.*⁵²⁵

Surprenante, l'image de l'avalanche est intéressante à bien des égards. Devant en principe

524 *Ibid.*, p.63.

525 Texte original : [...] *das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres besitzt, sowenig als die Schneeflocke in einer wesentlichen Beziehung zu der Grösse und Gestalt der Lawine steht, die unter Umständen aus ihr sich entwickelt. Dass aus dem Keime immer dasselbe entsteht, kommt daher, dass er immer unter dieselben äusseren Bedingungen gebracht ist. Aus dem Schneeflöckchen würde auch immer eine Lawine von derselben Grösse und Gestalt hervorgehen, wenn sie stets durch dieselbe Bahn bei gleicher Beschaffenheit des Schnees sich bewegte.* *Ibid.*, p. 64.

symboliser l'organisation vitale, l'impression première contraste d'emblée avec elle, connotant le pur devenir accidentel. N'illustre-elle pas l'échec d'une *physique du développement* telle que l'avait conçue W. His? Dépourvue de sa structure primordiale, la représentation mécanique de l'embryogenèse aboutit dans un chaos de matière désorganisée. Si la démonstration expérimentale de l'isotropie relative représente un moment fondateur pour une nouvelle physiologie du développement, son extension spéculative occupe plutôt le pôle épigénétique d'une physique du développement, dont certaines clarifications sont nécessaires pour qu'elle se montre cohérente. Il est vrai qu'une fois le chemin causal tracé et répété indéfiniment, la contingence de l'avalanche laisse place à la nécessité. De même, la qualité plus ou moins homogène de la neige n'est analogue aux molécules héritées et indifférenciées de l'œuf qu'*au seuil* du développement; conditionnée par la gravité, leur polarisation immédiate servirait de mécanisme de différenciation au cours de leur croissance. La régénération d'un tissu ou d'un membre, qui s'opérerait à partir de rangées moléculaires qualitativement spécifiques par leur présence dans la plaie, favoriserait finalement, selon Pflüger, cette hypothèse aux dépens de celle de la « préexistence des germes »⁵²⁶.

c) La réinterprétation des résultats de Pflüger : Born, Roux et O. Hertwig

Or, l'attribution d'un tel rôle architectonique à une force mécanique comme la gravité rendait si peu intelligible l'organisation épigénétique que plusieurs naturalistes s'empressèrent de trouver une alternative théorique qui pût mettre adéquatement en lumière cette nouvelle découverte. Collègue de Roux à Breslau, l'embryologiste Gustav Born (1851-1900) reproduisit aussitôt l'expérience et reconnut la fécondité de la méthode, mais contesta l'interprétation des données obtenues. Selon Born, la gravité n'affectait qu'indirectement le développement en délocalisant le noyau du centre de l'œuf : la segmentation était d'abord déterminée par la division nucléaire, et l'intervention expérimentale ne faisait qu'en modifier les conditions normales de réalisation⁵²⁷. Il fallait néanmoins admettre que ces observations provoquées ne s'étaient pas avérées de nature tératologique, et avaient donc infirmé

⁵²⁶ *Ibid.*, p. 65.

⁵²⁷ Maienschein, J., *The Origins of Entwicklungsmechanik*, p. 47.

l'anisotropie du germe.

En appui aux conclusions de Born, Roux chercha à dissiper tout doute sur un rôle potentiel de la gravité en faisant état des conséquences ontogénétiques de sa neutralisation. Prenant comme modèle une centrifugeuse développée par le botaniste F. Cohn⁵²⁸, il mit au point un appareil muni d'un carrousel vertical, où des fioles contenant les œufs fécondés de la grenouille étaient fixées à différents points de son rayon. Selon le principe de centrifugation, l'éloignement d'un mobile en rotation permet, à une certaine vitesse, de contre-balancer l'effet de la gravité par le contrôle d'une force centrifuge. Si le succès de l'embryogenèse était réellement attribuable à la force gravitationnelle, cet appareil allait alors paralyser le développement en neutralisant son agent ordonnateur. Le résultat fut dévastateur pour l'hypothèse de Pflüger : non seulement le développement aboutissait normalement, mais les axes respectifs des trois premières divisions restaient inchangés, affichant leur complète indépendance à l'égard de la gravité⁵²⁹. Tout au plus, cette dernière aurait préalablement fixé le contenu cytoplasmique selon la masse inégale de ses parties respectives. Roux en conclut que « le développement “formel” de l'œuf de grenouille n'a pas “besoin” d'une influence directrice ou formatrice de l'extérieur [...] le développement “formel” de l'œuf fécondé est un processus d'auto-différenciation complète »⁵³⁰. L'on constate donc que cette première véritable application de la méthode expérimentale de la part de Roux allait conforter son tournant internaliste – caractérisé par une attention particulière aux causes internes du développement – amorcé lors de sa déduction du sens héréditaire de la division indirecte en 1883.

Par la combinaison judicieuse des approches analytique et synthétique, O. Hertwig intégra enfin les résultats de Pflüger à une biologie développementale constituée par les dernières avancées théoriques sur le noyau, la fécondation et l'hérédité. L'analyse des effets de la gravité, cette fois sur l'œuf d'oursin, marque l'étape comparative de cette intégration, étape qui révélera la spécificité des œufs télolécithes (œufs dont la localisation du *vitellus*, séparé et

528 Roux, W. (1895). Ueber die Entwicklung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere [1884] *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (Vol. 2, pp. 256-276). Leipzig: Wilhelm Engelmann, p. 265.

529 *Ibid.*, p. 267.

530 Texte original : Die „formale“ Entwicklung des Froscheies „bedarf“ keiner richtenden und gestaltenden Einwirkung von aussen [...] die „formale“ Entwicklung des befruchteten Eies ist ein Process vollkommener Selbstdifferenzierung. *Ibid.*, p. 276.

abondant, détermine toujours le pôle végétal). La technique utilisée par O. Hertwig était d'une étonnante simplicité; transparents, les minuscules œufs se trouvaient emprisonnés dans une mince goutte d'eau de mer, suspendus à la lamelle du microscope⁵³¹. Sans la moindre corrélation avec la direction de la force gravitationnelle, il résulta que l'axe vertical empruntait différents angles sans que le développement n'en soit affecté⁵³². Hertwig explique cette différence par la position toujours centrée du noyau depuis la fécondation; possédant une quantité négligeable de *vitellus*, les œufs d'oursins contiendraient le noyau en leur centre comme en un point de gravitation qui assure l'équilibre entre les parties de la cellule. La force gravitationnelle étant insuffisante à son déplacement excentrique, la division cellulaire poursuit son cours normal sous divers angles d'inclinaison. En vertu d'une analyse détaillée de la relation entre la mitose et les angles de clivage, Hertwig induisit ensuite certaines régularités qui précisèrent la détermination nucléaire des axes. Ainsi, le plan de clivage serait *a priori* perpendiculaire au plan équatorial de la division nucléaire, et les angles de segmentation seraient prédéterminés en fonction des régions où le protoplasme se trouverait en plus forte proportion⁵³³. En effet, ces lois annexées aux nouvelles données expérimentales expliquaient autrement les résultats de Pflüger. Chez les télolécithes, le noyau fécondé occupe naturellement l'hémisphère supérieur en compensant pour la masse de la substance vitelline condensée au pôle végétal. Lors d'un changement de la direction de la gravité, cette polarité est perturbée et le noyau s'en trouve décalé, ce qui provoque une modification de l'équilibre cytoplasmique et du plan de segmentation. En somme, cette influence de la gravité n'est donc pas généralisable, et dépendrait de l'abondance spécifique de la substance vitelline.

Cet acte synthétique mettait l'isotropie de l'œuf en relation avec le fait héréditaire. Bien qu'il ait reconnu l'isotropie générale du contenu cytoplasmique, Hertwig soutint que cette indétermination organogénétique est premièrement comblée par la substance nucléaire, dont dépend l'organisation de l'animal. À cet égard, la polarisation du contenu cellulaire ne peut servir de raison suffisante à la spécificité des premiers blastomères. Même à l'issue des

531 Churchill, F. B. (2015). *August Weismann. Development, Heredity, and Evolution*. Londre: Harvard University Press, p. 414.

532 Hertwig, O. (1884-1885). Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 18, p. 203.

533 *Ibid.*, p. 193.

segmentations, « le plasma n'est pas organisé de sorte qu'un organe particulier doive être issu d'une portion définie »⁵³⁴. Si Hertwig postula la persistance temporaire de l'isotropie relative du protoplasme à la segmentation de l'œuf, c'est en tenant bien compte de l'*anisotropie* radicale de la substance nucléaire. En effet, cette dernière possède une « métastructure » différente en tous ses points si l'on accepte la déduction rouxienne de son organisation qualitative; sa puissance ordonnatrice tiendrait justement à cette différence systémique qui rendrait ses enchaînements cinétiques si efficaces et complexes.

Un constat commun se dégageait de la critique de Born, Roux et O. Hertwig envers Pflüger : la gravité s'était avérée l'instrument d'expérimentation par excellence afin de démontrer l'isotropie relative de l'œuf, mais ne pouvait manifestement pas prendre part à une explication déterminante de l'ontogenèse. Le traitement qu'en a fait Hertwig indique d'ailleurs que contrairement à une physique du développement, une physiologie du développement ne saurait éviter une incorporation à un champ théorique élargi qui inclut ses phénomènes limitrophes comme la fécondation, la reproduction, et l'hérédité.

d) L'isotropie relative et la détermination pro-morphologique de l'œuf

L'expérience classique de Pflüger ouvre donc la voie à la naissance de l'*Entwicklungsmechanik* de deux manières. En initiant la mise en pratique d'une embryologie expérimentale, elle met concrètement la méthode physiologique au service de la problématique du développement. Mais elle invalide aussi la théorie préstructuraliste de W. His, dont l'une des conditions était l'anisotropie des différentes régions de l'ovocyte. Roux corrobora cette falsification en 1885, lorsqu'il soustraya jusqu'à $\frac{1}{4}$ du cytoplasme de l'œuf de grenouille sans que le développement n'en fût altéré⁵³⁵. Comme il le précisera la même année, la mise au rancart de l'ancien paradigme qui définissait la problématique de la préformation et de l'épigenèse marquera la naissance programmatique de l'*Entwicklungsmechanik*. À cet égard, une isotropie relative de l'œuf qui excluait le noyau reste tout à fait compatible avec un

534 Texte original : *Der Dotter ist nicht so organisirt, dass aus einer bestimmten Portion desselben ein bestimmtes Organ hervorgehen müsste.* Hertwig, O., *Das Problem der Befruchtung*, p. 31.

535 Fischer, J.-L. (2006). Embryogenèse. Dans D. Lecourt (dir.), *Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences* (p. 391-397). Paris: PUF, p. 393.

prédéterminisme nucléaire tel qu'on le retrouve chez Weismann.

Par ailleurs, un vaste champ de détermination pro-morphologique restait encore à élucider, malgré la falsification définitive d'une anisotropie radicale. Ce champ allait concerner l'*Entwicklungsmechanik*; l'une des découvertes majeures de Roux (1887) consiste ainsi en la détermination de l'axe bilatéral chez la grenouille – et par conséquent celle du croissant gris – par le point d'entrée du spermatozoïde dans l'œuf⁵³⁶. La genèse de traits pro-morphologiques tels le croissant gris, site de la future bouche primordiale, concerne au plus haut degré l'origine de la diversité ontogénétique, car ces traits édifient le plan architectural (*Bauplan*) de l'organisme adulte. Elle rejoint donc la question de la préformation et de l'épigenèse, mais reste fidèle à la représentation d'une structure primordiale que l'on retrouvait déjà chez Bonnet et Haller, comme en témoigne ce passage de E. B. Wilson :

*On the one hand, it has been suggested by Flemming and Van Beneden, and urged especially by Whitman, that the cytoplasm of the ovum possesses a definite primordial organization which exists from the beginning of its existence even though invisible, and is revealed to observation through polar differentiation, bilateral symmetry, and other obvious characters in the unsegmented egg. On the other hand, it has been maintained by Pflüger, Mark, Oscar Hertwig, Driesch, Watasé, and the writer that all the promorphological features of the ovum are of secondary origin : that the egg-cytoplasm is at the beginning isotropous – i.e. indifferent or homaxial – and gradually acquires its promorphological features during preëmbryonic history. Thus the egg of a bilateral animal is at the beginning not actually, but potentially, bilateral. Bilaterality once established, however, it forms as it were the mould in which the cleavage and other operations of development are cast.*⁵³⁷

Ainsi formulée, la thèse épigénétique n'annonce aucune diversité significative qui ne serait pas implicite d'une façon ou d'une autre dans l'individu en devenir. La modification des conditions matérielles de réalisation peut certes faire dévier les axes et produire jusqu'à un certain point un organe aux dépens d'une partie inusitée de la sphère germinale. Mais cette modification n'atteint jamais *la bilatéralité essentielle* dont l'actualisation phénoménale prouve rétrospectivement son statut initial en tant que trait archétypal en puissance. À cet égard, cette théorisation de l'épigenèse est analogue à celle de la raison pure de Kant⁵³⁸. Bien qu'ils ne

536 Sander, K. (1997). Wilhelm Roux on embryonic axes, sperm entry and the grey crescent. Dans K. Sander (dir.), *Landmarks in Developmental Biology 1883-1924* (pp. 7-9). Berlin: Springer.

537 Wilson, E. B. (1919). *The Cell in Development and Inheritance* (2^e éd.). New York: The Macmillan Company, p. 384.

538 Sur l'épigenèse de la raison pure, voir notamment Duchesneau, F. (2000). Épigenèse de la raison pure et analogies biologiques. Dans F. Duchesneau, G. Lafrance & C. Piché (dir.), *Kant actuel. Hommage à Pierre*

soient pas préexistants de manière *a priori* dans l'esprit, les concepts purs de l'entendement, nécessairement en puissance, ne sont jamais réinventés par l'expérience sensible, qui enclenche leur acte générateur en devenant l'objet de leur détermination schématique. En tant que *condition de possibilité du développement normal*, la « bilatéralité » en puissance des animaux bilatéraux ne saurait non plus être réinventée. Sur le spectre de la préformation et de l'épigenèse, devra être déterminé ce qui relève de ces conditions de possibilité et ce qui relève du possible morphogénétique et fonctionnel. C'est à ce problème que la question de la diversité s'adresse, et pour y répondre, Roux mettra sur pieds tout un arsenal méthodologique et conceptuel définissant un nouveau programme de recherche.

6.2 L'Entwicklungsmechanik : la naissance d'un programme de recherche

L'*Entwicklungsmechanik* est un programme d'embryologie expérimentale, dont les prémisses épistémologiques et les concepts qui en découlent proviennent d'une réflexion philosophique sur la nature du vivant et les limites épistémologiques d'un savoir positif s'y rapportant. Si Roux n'a pas arrêté son choix sur le terme *Entwicklungsphysiologie* comme plusieurs membres du programme l'auraient souhaité⁵³⁹, c'est qu'il associait la physiologie à l'étude du maintien des fonctions vitales de l'organisme; c'est d'ailleurs en ce sens que son ancien collègue d'Iéna, William Preyer, avait proposé une « physiologie spéciale de l'embryon » en tant qu'étude « sur les phénomènes vitaux avant la naissance ». Par son application de la méthode physiologique à l'objet embryogénique, l'*Entwicklungsmechanik* se présente pourtant comme une physiologie du développement, c'est-à-dire une étude des fonctions strictement génétiques de l'organisme en devenir. La considérant comme une « morphologie causale », Thomas Hunt Morgan allait finalement proposer l'équivalence terminologique entre « developmental mechanics » et « developmental physiology »⁵⁴⁰.

Laberge (p. 233-256). Montréal-Paris: Bellarmin-Vrin. Sur les liens entre Kant et la biologie, voir notamment Huneman, P. (2008). *Métaphysique et biologie: Kant et la constitution du concept d'organisme*. Paris: Kimé.

539 Churchill, F. B. (1966). *Wilhelm Roux and a Program for Embryology*. (Université Harvard, Cambridge), p. 40.

540 Morgan, T. (1898). Developmental mechanics. *Science*, 7(162), 156-158.

a) *Causalité, mouvement et énergie : le cadre heuristique de l'Entwicklungsmechanik*

Comme son nom l'indique, l'*Entwicklungsmechanik* est fondée sur un mécanisme causal, principe selon lequel les régularités observées dans les phénomènes sont réductibles à un agencement particulier de réactions physico-chimiques, mais qui s'oppose à un réductionnisme nomologique. Se réclamant de Spinoza et de Kant⁵⁴¹, mais aussi de savants comme Heinrich Hertz, Hermann Lotze et Ampère⁵⁴², Roux soumet tout phénomène naturel à la mécanique, et par conséquent aux lois de la causalité. Il semble avoir été particulièrement séduit par l'unité affirmée par Hertz entre la matière et le mouvement⁵⁴³, rejoignant ainsi E. Marey qui rappelons-le, faisait du mouvement le véhicule commun des fonctions organiques. Au même titre que les « événements » [*Geschehen*] inorganiques, les événements vitaux sont donc réductibles à un ensemble de mouvements, dont la mécanique est la science. Réunissant en une même unité la nature organique et inorganique, cette science du mouvement englobe tous les types d'événements qualitativement distincts (thermique, électrique, chimique, magnétique, etc.). Mais comme les processus organiques sont constitués de plusieurs types de mouvements étroitement intriqués, ils ne sont pas directement réductibles à la physique et à la chimie dans l'état actuel de nos connaissances. Roux suppose qu'à eux seuls, les événements chimiques incluent une grande variété de sous-types, dont l'ensemble des combinaisons possibles procurent une multiplicité de modes opératoires aux processus organiques. Ainsi, la tâche de l'analyse causale est de décomposer les processus vitaux en un nombre minimal de modes opératoires élémentaires. C'est donc en ce sens qu'il qualifiera, en 1897, l'*Entwicklungsmechanik* comme l'étude « des mouvements du développement » [*Entwickelungsbewegungen*]⁵⁴⁴, ceux-ci étant nécessairement régis par les lois universelles de la causalité.

541 Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. *Zeitschrift für Biologie*, 9(3), p. 419; Roux, W. (1896). The problems, methods, and scope of developmental mechanics (Traduit par W. M. Wheeler). Dans C. O. Whitman (dir.), *Biological Lectures Delivered at the Biological Laboratory of Wood's Holl in the Summer Session of 1894* (p. 149-190). Boston: Ginn & Company, p. 150.

542 Roux, W. (1897). Für unser Programm und seine Verwirklichung. *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 5(2), 1-80, pp.313, 314.

543 Mocek, R. (1974). *Wilhelm Roux - Hans Driesch. Zur Geschichte der Entwicklungsphysiologie der Tiere*. Iéna: Gustav Fischer, p. 66.

544 Roux, W. (1897). *Für unser Programm*, p. 314.

Au moment de l'inauguration de son programme de recherche (1885), Roux associait explicitement ces mouvements à l'énergie, définissant l'*Entwicklungsmechanik* comme « la science des qualités et effets des combinaisons de l'énergie menant au développement »⁵⁴⁵. L'utilisation du terme *Energie* dans ce contexte est révélatrice de l'heuristique rouxienne. Courante dans le monde anglo-saxon (*energy*), elle demeurait non orthodoxe en Allemagne, où l'emploi de *Kraft* était standardisé depuis l'ouvrage classique de Helmholtz, *Über die Erhaltung der Kraft* (*De la conservation de l'énergie* 1847). Ce n'est qu'en 1887 que le physicien Max Planck proposa d'uniformiser le concept d'énergie en se référant à *Das Prinzip der Erhaltung der Energie*, réservant à *Kraft* le sens d'une force appliquée à un corps. Il est donc possible que ce choix terminologique de la part de Roux ait simplement été motivé par la connotation de scientificité d'un terme surtout employé par les ingénieurs et les mathématiciens⁵⁴⁶.

Mais dans la foulée de la crise traversée par la physique moderne – alimentée notamment par les succès de la thermodynamique et la remise en cause de l'atomisme – il est peut-être pertinent de situer cette occurrence conceptuelle dans le contexte de courants philosophiques critiques du matérialisme, tels l'énergétisme du chimiste et philosophe Wilhelm Ostwald (1853-1932), qui rejoint à certains égards l'entreprise de Hertz. Voulant substituer à l'idée de matière celle d'énergie comme concept ontologique fondamental, voici le rôle qu'Ostwald confèrera à l'énergie dans ses rapports avec le phénomène : « L'énergie est le réel dans un double sens. D'abord, elle est le réel en ce qu'elle est ce qui agit; quel que soit l'événement considéré, c'est indiquer sa cause que d'indiquer les énergies qui y prennent part. Ensuite elle est le réel en ce qu'elle permet d'indiquer le contenu de l'événement ».⁵⁴⁷ Roux n'étant pas directement concerné par la métaphysique, cette description pourrait éclairer l'heuristique de l'*Entwicklungsmechanik* uniquement en tant que perspective épistémologique sur les phénomènes développementaux. *Cause, mouvement et énergie* possèdent donc au sein

545 Texte original : *Die Entwicklungsmechanik im allgemeineren Sinne ist, [...] als die Wissenschaft von der Beschaffenheit un den Wirkungen derjenigen Combinationen von Energie zu bezeichnen, welche Entwicklung hervorbringen*. Roux, W., *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo*, p. 413.

546 Balibar, F. (2006). Énergie. Dans D. Lecourt (dir.), *Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences* (4^e éd., p. 403-409). Paris: PUF.

547 Ostwald cité par Lecourt, D. (2006). Énergétisme. Dans D. Lecourt (dir.), *Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences* (4^e éd., p. 401-403). Paris: PUF.

de cette heuristique des rôles équivalents; ces concepts dénotent à la fois ce qui se trouve *occulté* par le phénomène, ce qui *l'anime* et ce qui est *révélé* par lui. C'est en fonction de ces trois caractéristiques qu'est établi le potentiel épistémique de l'embryologie expérimentale; en affectant directement le site du mouvement, la mécanique du développement interroge le phénomène provoqué pour y déduire le contenu énergétique normal. Cette interaction directe avec la source énergétique sous-jacente au phénomène fait de la méthode expérimentale la seule stratégie pouvant mener à terme l'analyse causale entamée par la déduction fonctionnelle.

b) Entre le visible et l'invisible : méthode et concepts de l'Entwicklungsmechanik

C'est donc à la lumière de cette dialectique épistémique entre l'énergie et le phénomène, entre le physiologique et le morphologique, entre l'invisible et le visible, que doit être comprise la redéfinition du problème de la préformation et de l'épigenèse comme questionnement sur l'origine de la diversité. En tant que développement de la diversité perceptible, l'ontogenèse peut d'abord être diachroniquement retracée par la morphologie embryonnaire, mais aussi par une physiologie de l'embryon qui rendrait compte de l'activité fonctionnelle des organes vitaux en formation. Dans les deux cas, l'origine de cette diversité n'est intelligible qu'en vertu d'une analogie rétrospective des stades morphogénétiques et fonctionnels analysés vers les stades imperceptibles. Par cette projection analogique, l'idée d'une diversité morphologique implicite dans le germe prend la forme d'une structure primordiale. Face à l'isotropie relative de l'œuf, cette diversité est premièrement physiologique et en appelle à une complexité systémique équivalente de l'organisation moléculaire *ab ovo*, telle que l'on retrouve dans la théorie idioplasmique. La formulation d'hypothèses et la planification d'interventions expérimentales s'inscrivent dans ce champ rétrospectif, mais l'analyse causale de l'*Entwicklungsmechanik* interroge pour sa part le phénomène de manière prospective et comparative. C'est ainsi qu'elle compte accéder à la répartition topographique des contenus énergétiques, cette diversité imperceptible de l'ontogenèse.

L'élaboration de cette topographie causale sera conditionnelle à l'examen des différents

sites énergétiques, de leurs fonctions ontogénétiques et de leurs interactions. C'est donc par la déduction du sens héréditaire de la karyokinèse que Roux proposera l'hypothèse du noyau comme site principal de différenciation embryonnaire. Les différents sites seront donc schématiquement discriminés en fonction de critères histologiques et physiologiques, et l'expérimentation permettra de vérifier leur implication effective en les isolant à tour de rôle; par exemple, Roux écarta la lumière et la chaleur du soleil comme sites potentiellement impliqués dans le développement de la grenouille, après avoir soumis les œufs à une privation de lumière et à des excès de chaleur⁵⁴⁸. En intégrant un site à la carte causale, l'*Entwicklungsmechaniker* doit ensuite spécifier s'il s'agit : (1) d'un facteur *interne* ou *externe* à l'organisme ou à la partie en formation⁵⁴⁹; (2) d'un *facteur réalisant*, tel la nutrition, dont l'apport énergétique serait nécessaire mais non « spécifique », ou d'un *facteur déterminant*, sur lequel reposerait la différenciation typique de la partie ou de l'embryon⁵⁵⁰.

Mais la distinction la plus innovatrice et féconde du programme de recherche rouxien sera sans doute celle entre l'*auto-différenciation* et la *différenciation corrélative*, qui concerne essentiellement les facteurs déterminants. Ainsi, la formation de l'embryon ou d'une de ses parties est auto-différenciatrice si elle ne dépend que de sa propre énergie déterminante. Dans le cas contraire, sa différenciation dépendra d'interactions avec des sites qui lui sont externes. En 1885, l'hypothèse de Roux était généralement la suivante : l'auto-différenciation complète de l'organisme serait menée par une auto-différenciation partielle de ses composants⁵⁵¹. Cette première auto-différenciation apparaît complète chez les télolécithes comme la grenouille, mais serait partiellement compromise chez les espèces où plusieurs facteurs réalisants seraient externes à l'embryon, comme chez les mammifères. Plus significative est la corrélation partielle des parties de l'embryon, qui deviendra le véritable point de litige entre les différents zoologistes qui se lanceront sur la trace de la mécanique du développement. Selon certains, cette corrélation des parties serait absente dans les premiers stades du développement. P. Panum aurait ainsi comparé la formation d'organes de la grenouille dans certaines conditions

548 Roux, W., *Ueber die Entwicklung der Froscheier*, p. 274.

549 Roux, W., *The Problems, Methods, and Scope of Developmental Mechanics*, p. 163.

550 Roux, W. (1912). *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen*. Leipzig: Engelmann, p. 366.

551 Roux, W., *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo*, p. 484.

tératogènes à un conglomérat de tumeurs entièrement indépendantes des autres tissus; les formations néoplasiques constitueraient d'ailleurs, parallèlement aux transplantations réussies d'ébauches d'organes, des cas empiriques – bien qu'anormaux – de l'auto-différenciation des parties. Comme l'unité téléologique du tout organique semble ici faire défaut, F. Marchand en concluait que « même un embryon normal dans ses premiers stades ne correspond pas au concept d'organisme »⁵⁵². Roux suppose donc qu'une telle corrélation régulatrice entre les parties n'est possible que lorsque l'équilibre fonctionnel entre les tissus et les organes est bel et bien atteint. Il identifie désormais trois types de différenciations corrélatives : l'adaptation fonctionnelle, la lutte darwinienne entre les parties et leurs « corrélations mécaniques », ce dernier type provenant directement de la théorie de W. His. À présent, Roux refuse de leur accorder un pouvoir auto-formateur sur les bases théoriques de *La Lutte des parties*. La finalité méthodologique de l'*Entwicklungsmechanik* consiste donc à délimiter l'étendue causale de ces modes opératoires et à déterminer celle de l'auto-différenciation en fonction des stades et des parties visées⁵⁵³.

c) *La méthode directe et l'analogie industrielle*

À cette fin, Roux emploiera notamment ce que les zoologistes suisses H. Fol et S. Warinski (1884-1885) qualifièrent de *méthode directe*, qui serait distincte de la méthode « indirecte » adoptée par les tératologues. Jean-Louis Fisher a précisé à juste titre que la tératologie, d'Étienne Geoffroy Saint-Hilaire à Camille Dareste, n'avait ciblé que les conditions extérieures du développement dans leurs productions monstrueuses; l'asphyxie partielle de l'embryon en recouvrant la coquille de vernis en est un exemple parmi d'autres⁵⁵⁴. Nous reviendrons sur la tradition tératologique française et ses rapports avec l'*Entwicklungsmechanik*. Pour l'heure, Roux souligne que même lorsqu'elle est au service d'une compréhension du développement normal, comme c'était en partie le cas chez Dareste,

552 Marchand cité par Roux (texte original) : [...] *dass auch schon der normale Embryo in seinen früheren Stadien dem Begriffe eines Organismus nicht entspricht*. *Ibid.*, p. 480.

553 *Ibid.*, p. 522.

554 Fischer, J.-L. (2006). Embryogenèse. Dans D. Lecourt (dir.), *Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences* (pp. 391-397). Paris: PUF, p. 393.

l'altération des facteurs réalisants conduit à des conclusions trop générales⁵⁵⁵. Pour qu'elle soit révélatrice de la mécanique organogénétique normale, la production de défaillances mécaniques spécifiques doit être localisée, régulière, systémique et prédictible. Elle doit donc viser les dispositifs déterminants de la machine développementale.

Si le poulet s'est avéré l'organisme-modèle par excellence de l'embryologie descriptive, il se prêtait mal aux interventions directes. Notamment en vertu de sa résilience et de l'absence de coquille, l'œuf de grenouille était un candidat de choix pour effectuer cette transition méthodologique. Dès 1882, Roux a perforé des blastomères de grenouille en cours de segmentation à l'aide d'aiguilles préparées à cet effet. Conscient du caractère novateur de cette approche, il la compare à du sabotage industriel méthodiquement calculé :

*J'étais entièrement conscient de la brutalité de cette intervention sur les mystérieux ateliers de toutes les forces de la vie, et je la comparais à l'introduction d'une bombe dans une usine nouvellement créée, comme une usine de textile, avec l'intention préalable de modifier la production et le cours du développement éventuel de l'usine par une destruction dirigée, et d'en faire une déduction sur son organisation interne.*⁵⁵⁶

Cette reprise d'une métaphore typique de la physiologie⁵⁵⁷ marque l'aboutissement méthodologique de l'*Entwicklungsmechanik* en tant que physiologie du développement. Si Roux est le premier à adapter la stratégie de la vivisection aux « ébauches » d'organes en développement – du moins aux substrats de leurs conditions qualitatives de possibilité – c'est d'abord en vertu d'une adhésion aux principes théoriques qui furent notamment formulées par Claude Bernard. Pour ce dernier, les conditions d'existence de l'organisation physiologique répondent à un déterminisme rigoureux, en vertu duquel émergent de cette organisation des lois spéciales à la portée de la méthode expérimentale. En modifiant l'harmonie réciproque des processus, tant la vivisection que l'altération chimique ou thermique permet de révéler des indices sur l'ordre fonctionnel. Certes, certains présupposés théoriques font parfois obstacle au chercheur dans sa voie vers la découverte, de sorte que ces indices ne portent pas toujours

555 Roux, W., *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo*, p. 436.

556 Texte original : *Ich was mir der Rohheit dieses Eingriffes in die geheimnisvolle Werkstatt aller Kräfte des Lebens wohl bewusst, und verglich ihn selber mit dem Einwurf einer Bombe in eine neu gegründete Fabrik, etwa in eine Kunstspinnerei, welcher in der Absicht vorgenommen sei, um an der Aederung der Production und an dem Verlaufe der weiteren Entwicklung der Fabrik nach der angerichteten Zerstörung einen Rückschluss auf ihre innere Organisation zu machen.* *Ibid.*, pp. 435, 436.

557 Churchill, F., *Wilhelm Roux and a Program for Embryology*, p. 97.

immédiatement leurs fruits. Convaincu de la fonction exclusivement lipidique du pancréas, Bernard aurait ainsi raté la découverte du diabète pancréatique en dépit d'avoir noté les principaux symptômes cliniques du diabète sur des chiens dépancréatisés⁵⁵⁸. Chez Roux, la destruction chirurgicale des noyaux de certains blastomères permettra d'évaluer l'auto-différenciation des parties lors des premiers stades de l'embryogenèse, et les données obtenues seront si spectaculaires qu'elles serviront à l'édification, peut-être précipitée, d'une théorie générale du développement.

6.3 Mosaïcisme et post-génération : retour à une typologie du développement

L'article *Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte (De la production artificielle de demi-embryons par la destruction d'un des deux premiers blastomères, et du développement éventuel (postgénération) de la moitié manquante du corps 1888)*⁵⁵⁹ représente assurément la contribution à la biologie développementale la plus importante de Roux; il illustre aussi un cas classique d'épistémologie où la rencontre entre la création théorique et la contrainte de l'expérience engendre une dialectique épistémique constitutive du programme de recherche.

Cette création est d'abord marquée par une redéfinition de la problématique qui en limite l'issue à deux branches d'une alternative : soit le développement normal dépend d'une auto-différenciation du tout et de chacune de ses parties, soit il dépend d'une différenciation

558 Grmek, M. (1973). *Raisonnement expérimental et recherches toxicologiques chez Claude Bernard*. Paris: Droz, p. 46.

559 Roux, W. (1895). *Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte [1888]* *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (Vol. 2, pp. 419-521). Leipzig: Wilhelm Engelmann. La première édition se trouve dans (1888) *Virchows Archiv für pathologische Anatomie, Physiologie und klinische Medizin*, 114, 113-153. Nous n'y pas avons pas eu accès. Pour une traduction en anglais de cette première édition: (1964). *Contributions to the developmental mechanics of the embryo. On the artificial production of half-embryos by destruction of one of the first two blastomeres, and the later development (postgeneration) of the missing half of the body* (Traduit par H. Laufer). Dans B. H. Willier & J. Oppenheimer (dir.), *Foundations of Experimental Embryology* (p. 2-37). Englewood Cliffs: Prentice-Hall. Certains extraits traduits en français sont également disponibles: (2004). *Les expériences sur les blastomères de grenouille et la notion d'oeuf mosaïque* (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène, une histoire de l'embryologie moderne fin XVIIIe/XXe siècle* (p. 109-130). Paris: Rue d'ULM.

corrélative à différentes échelles d'organisation, c'est-à-dire qu'elle « ne peut avoir lieu que par des influences formatives directes exercées par l'environnement sur l'œuf fécondé ou par des interactions produisant une différenciation entre les parties de l'œuf qui sont séparées les unes des autres par la segmentation »⁵⁶⁰. Roux est bien sûr conscient que ces deux modes opératoires sont tout à fait conciliables conceptuellement et empiriquement; il s'agit ultimement de les associer, de manière analytique, aux entités en formation dans leur progression spatio-temporelle selon les diverses conditions d'existence auxquelles elles sont soumises. Mais Roux aurait en effet déjà amorcé la démonstration de l'indépendance de l'ontogenèse à l'égard d'une présumée cause déterminante qui proviendrait d'une source externe, comme la gravité ou la lumière⁵⁶¹. Restait donc à évaluer l'hypothèse d'une interaction formatrice nécessaire entre les parties de l'embryon, que Roux associe directement à celle d'une division égale des qualités héréditaires qui serait caractéristique de la mitose. Ainsi, la privation de la source énergétique d'un des blastomères engendrerait, selon cette hypothèse, soit des structures monstrueuses qui seraient symptomatiques de la déficience d'un facteur déterminant, soit un embryon complet qui serait corrélativement petit, signe de l'adaptation régulatrice de parties équivalentes en interaction⁵⁶².

a) La production de demi-embryons et la normalisation de la mosaïque

Afin d'atteindre cette source, Roux se livra d'abord à la perforation, à l'aide d'une aiguille fine, d'un des deux premiers blastomères suivant la première segmentation de l'œuf de la grenouille *Rana esculenta*. Cette première intervention ne donna pas de résultats concluants; malgré la perte significative du matériel protoplasmique, plusieurs œufs perforés se développaient normalement, le blastomère atteint ayant reçu un flux de substances des cellules voisines. Comme la substance nucléaire n'était rendue visible qu'à l'aide de procédés de fixation et de coloration, il était difficile d'atteindre un noyau fonctionnel par de tels moyens. Roux eut donc l'idée de chauffer l'aiguille à haute température; après perforation, l'aiguille

560 *Ibid.*, p. 110.

561 Roux, W., *Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen*, p. 423.

562 *Ibid.*, p. 434.

chauffée était maintenue dans le blastomère visé jusqu'à ce qu'une décoloration brun clair apparaisse dans la zone touchée. Dans un nombre considérable de cas (20%), seul le blastomère gardé intact survivait à l'opération, ce qui correspondait à l'objectif visé. D'ailleurs, la fixation et la coloration de certains spécimens confirmèrent ultérieurement que la chaleur détruisait les figures karyokinétiques qui occupaient la zone touchée. Fait remarquable, le blastomère vivant se développait dans de nombreux cas en un demi-embryon normal, hormis certaines variations dans la région voisine de la partie opérée. L'auto-différenciation des premiers blastomères semblait bel et bien démontrée, et les bases empiriques suffisantes à la déduction de la division inégale des déterminants idioplasmiques avaient été réunies.

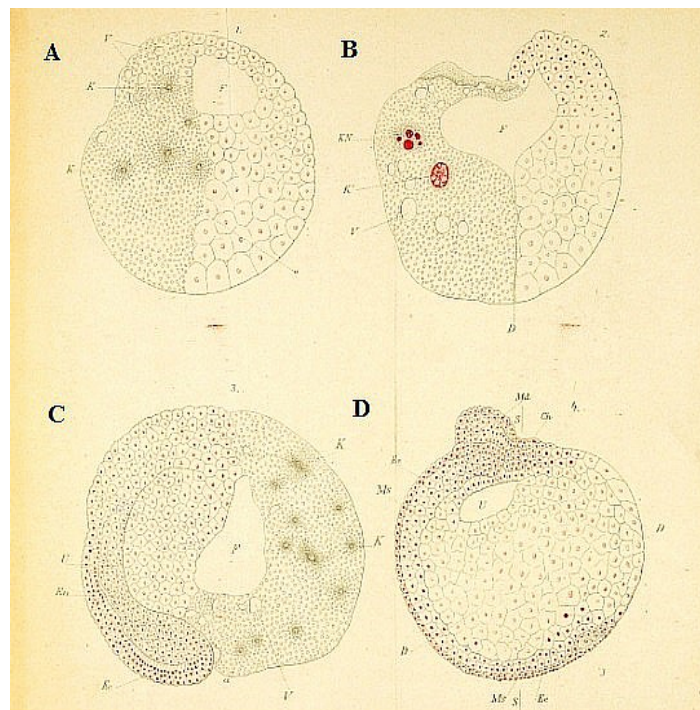


Figure 13 : Production de demi-embryons de la grenouille *R. esculenta*.

A. Demi-blastula verticale. *V* vacuoles; *K* noyau; *F* cavité de segmentation (futur blastocèle). B. Autre demi-blastula verticale, mais dont la cavité de segmentation s'est étendue dans la moitié inerte de l'œuf. *KN* agglomérat de noyaux; *K'* grand noyau réticulé; *D* cellules vitellines. C. Demi-gastrula. *En* endoderme; *Ec* ectoderme; *U* archentéron. D. Demi-embryon en neurulation. La moitié de droite est désormais cellulaire, en vertu de la post-génération à partir des feuilletts sains. *S* indication du plan médian; *Ms* mésoderme; *Ch* chorde dorsale; *Md* pli neural. (Roux 1888)

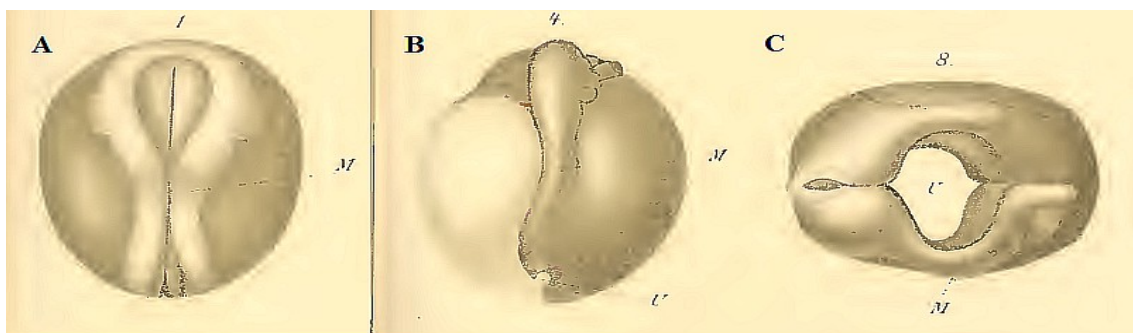


Figure 14 : A. Face dorsale d'un embryon de grenouille normal dont la fermeture du tube neural n'est pas encore complétée. *M* pli neural. B. Demi-embryon engendré à partir d'un seul blastomère après la première segmentation. La post-génération ectodermique de la partie opérée a à peine commencé. *U* archentéron. C. Trois quarts d'embryon souffrant de *spina bifida*, engendré à partir de trois blastomères après la deuxième segmentation. L'ectoderme apparaît post-généré. *U* blastopore. (Roux 1888)

Analysons ces résultats et l'interprétation qu'en fit Roux. Premièrement, ce dernier obtint plusieurs demi-morulas et demi-blastulas verticales (verticales, car engendrées à partir d'un des deux blastomères produits par la segmentation marquant le plan médian). Les demi-blastulas étaient étonnamment normales; même le blastocèle, dont l'ébauche au sein des demi-morulas était affectée par la mort de la moitié opérée, finissait par prendre forme sous le resserrement des cellules de la blastulation et restait parfois enfermé dans la partie développée (figure 13 A⁵⁶³). Parmi l'ensemble des spécimens, quelques-uns atteignirent le stade de la demi-gastrula (figure 13 C); on y distingue clairement l'ectoderme de l'endoderme au niveau de la lèvre dorsale, mais l'archentéron reste anormalement étroit. Au total, six demi-embryons ayant atteint la neurulation furent obtenus. Les coupes transversales (figure 13 D) démontrent bien que la partie développée n'est parvenue à engendrer qu'une seule moitié de la plaque neurale. Quant à la chorde dorsale, Roux en aurait obtenu quelques moitiés – qu'il nomme *semichordae* – mais la plupart se trouvaient pleinement développées. Évidemment, un demi-embryon vertical n'est pas en mesure de réaliser la fermeture du pli neural (figure 14 B⁵⁶⁴), qui est normalement assurée par un rapprochement progressif des lèvres latérales (figure 14 A). De plus, Roux ne s'est pas contenté d'évaluer le potentiel auto-différenciateur des deux premiers blastomères. Ainsi, les perforations combinées de deux blastomères (sur quatre) après la deuxième segmentation de l'œuf ont généré des demi-embryons antérieurs et

563 Ces illustrations avec commentaires sont également disponibles dans Roux, W., *Les expériences sur les blastomères de grenouille et la notion d'œuf mosaïque*, p. 127.

564 Parmi d'autres, ces illustrations avec commentaires sont également disponibles dans *Ibid.*, p. 128.

postérieurs. De même, la destruction de trois blastomères offrit des quarts de morula et de blastula qui ne purent survivre aux stades ultérieurs. Enfin, la destruction d'un seul blastomère sur quatre procura des embryons qui possédaient la partie antérieure du corps et la moitié latérale de la partie postérieure⁵⁶⁵. À la figure 14 C, on constate que la partie manquante empêche la fermeture du tube neural (*spina bifida*).

Roux en déduit donc l'auto-différenciation des deux et quatre blastomères produits successivement par les deux premières segmentations de l'œuf : « le développement de la gastrula de grenouille et de l'embryon qu'elle produit au début est, à partir de la seconde division, une mosaïque d'au moins quatre parties verticales se développant indépendamment »⁵⁶⁶. Son raisonnement est implicitement fondé sur un argument économique qui érige la possibilité en normalité. L'auto-différenciation monadique des parties apparaissant comme un processus plus simple qu'une différenciation corrélative, elle s'impose donc comme le *modus operandi* du développement typique, si et seulement s'il est démontré empiriquement qu'une telle indépendance est possible. Par exemple, l'auto-différenciation de la chorde dorsale découle de la simple occurrence expérimentale de la *semichorda*. Bien que la génération d'un demi-embryon à partir d'un seul ou de deux blastomères soit un produit tératologique, son existence même prouve le caractère superflu d'une interaction différenciatrice. Si le mode opératoire le plus simple est possible et suffisant, il s'impose alors en tant que fonction étiologique du développement. Certes, rien n'empêche qu'une interrelation qui serait exclusive aux descendants d'un même blastomère soit potentiellement nécessaire à la différenciation des parties de la mosaïque développementale. En toute cohérence avec la logique économique, Roux postule néanmoins l'extrapolation de ses résultats à l'ensemble des cellules embryonnaires qui participent à l'organogenèse : la différenciation typique de chaque organe ne reposerait que sur la répartition et l'expression prédéterminées des *Anlagen* internes à chaque cellule. Selon Roux, il est clair que cette indépendance est rendue possible par la ségrégation inégale des déterminants idioplasmiques logés dans le matériel chromatique du noyau, bien que les mécanismes qui sous-tendraient ce mode opératoire ne soient pas accessibles à l'expérience. Roux envisage d'ailleurs de futures interventions expérimentales

565 Roux, W., *Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen*, p. 446.

566 Roux, W., *Les expériences sur les blastomères de grenouille et la notion d'œuf mosaïque*, p. 125.

qui valideraient l'extrapolation de l'auto-différenciation des blastomères aux cellules successives.

Malgré tout, une certaine différenciation corrélative demeure présente. En effet, Roux ne saurait ni admettre l'auto-différenciation des vaisseaux sanguins – qui dépendent de la structure des organes qu'ils alimentent – ni nier l'influence des glandes dans le développement des tissus musculaires et des organes sexuels⁵⁶⁷. Bien que ces phénomènes témoignent d'une adaptation fonctionnelle active et téléo-dirigée des parties, ces relations peuvent toujours être comprises comme des adaptations physiologiques qui restent secondaires face à la détermination héréditaire. Or, la régénération de la partie détruite des embryons de Roux – comme toute forme de régénération animale ou végétale – suggère, par la complexité de l'architectonique régénératrice, l'implication des mêmes *Anlagen* qui sont à la base de l'ontogenèse, mais dont l'activité serait nécessairement conditionnelle à une étroite corrélation fonctionnelle avec le tout organique. La régénération embryonnaire révèle en ce sens son énorme potentiel adaptatif, car elle coïncide remarquablement avec le stade embryogénétique de la partie saine. La reconstitution circonstancielle de la partie manquante semble à prime abord plaider, contre la thèse d'un développement « en mosaïque », pour l'intégration générale de l'activité génératrice à une auto-régulation transformatrice de l'embryon.

b) La post-génération

Pourtant, l'analyse qu'en fit Roux reste cohérente avec la théorie mosaïciste. Trois étapes sont distinguées : la décomposition des substances protoplasmique et nucléaire, la réorganisation cellulaire du matériel et la *post-génération* de la partie embryonnaire.

La première concerne d'abord tant les substances vitellines que protoplasmiques du blastomère opéré, qui marque sa désagrégation par l'apparition de vacuoles plus ou moins grandes (figure 13 A-C). Certaines sections affichent également plusieurs granules verdâtres ou brunes agencées grossièrement ou en réseau, en l'absence des granules vitellines normales. Fait important, les procédés de fixation et de coloration y révèlent de fines structures

⁵⁶⁷ Roux, W., *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo*, p. 522.

chromatiques très dispersées, d'une dimension comparable aux noyaux de cellules hautement différenciées. Au stade de la blastula, certains agrégats nucléaires sont toutefois grossièrement hypertrophiés, et se démarquent par leur forte réaction chromatique (rouge vif, figure 13 B). Comme ils n'occupent aucune position particulière, rien ne plaide en faveur d'une quelconque fonction vitale. De plus, Roux n'y décèle aucun indice morphologique – telle une « ligne nucléaire » ou une accumulation de noyaux dans les zone limitrophes – qui pourrait suggérer une migration à partir de la partie développée. Ces fragments nucléés proviennent probablement du blastomère opéré, et auraient la propension, caractéristique de la chromatine, à la multiplication. De fait, ils se sont d'abord manifestés dans cette phase initiale de décomposition et tout indique qu'il s'agit d'une structure idioplasmique inopérante.

En appui à la distinction conceptuelle entre le développement typique et la « post-génération », Roux devait postuler une migration nucléaire (apparemment imperceptible) de la moitié en croissance vers la moitié décomposée, qui aurait lieu pendant la gastrulation. Les corps cellulaires à la frontière de la moitié affectée étant moins bien définis, les substances chromatiques saines de chacun des feuilletts germinatifs (endoderme, ectoderme et mésoderme) devaient transiter par cette « surface d'interruption » [*Unterbrechungsfläche*]⁵⁶⁸ et d'abord procéder de l'autre côté à une *nucléarisation* du protoplasme désagrégé. Celle-ci serait suivie d'une « cellulation » [*Cellulation*]⁵⁶⁹ – un processus cette fois-ci visible – qui segmenterait le contenu protoplasmique autour des nouveaux noyaux. Cette réorganisation du matériel protoplasmique marquerait sa réanimation, aménageant les conditions histologiques à sa post-génération.

Cet appel à une migration nucléaire tardive et inobservée apparaît *ad hoc*. Il fallait en effet « sauver les phénomènes », car le scénario alternatif d'une récupération des fragments chromatiques présents initialement dans la phase de décomposition aurait fortement miné la portée des résultats de Roux; la destruction du blastomère opéré n'aurait été que partielle et momentanée, et le doute aurait même plané sur l'auto-différenciation de la partie voisine. La restauration intégrale de la partie latérale manquante de l'embryon devait essentiellement dépendre de la partie développée pour qu'elle soit désormais comprise comme une « post-

568 Roux, W., *Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen*, p. 519.

569 *Ibid.*, p. 520.

génération ». Il s'agit donc d'une différenciation corrélative, et ce mode opératoire serait ainsi réservé à l'adaptation fonctionnelle même lorsqu'une organogenèse y est impliquée. À cet effet, Roux reprend l'idée weismannienne d'un plasma idioplasmique de réserve qui serait spécifiquement destiné à une éventuelle post-génération si les circonstances l'exigent. La mitose soutiendrait tant le développement typique en mosaïque par la division inégale des qualités héréditaires qu'une possible post-génération, car « un idioplasme plus ou moins complet de ce type [en réserve] est présent dans chaque cellule, c'est-à-dire dans chaque noyau »⁵⁷⁰. D'ailleurs, cet appel à une *substance embryonnaire* qui serait réservée à des fins régénératives n'était pas nouveau. Dans *La Lutte des parties*, Roux suggère déjà que la fonction des cellules différenciées n'est pas toujours définitivement fixée; celles-ci disposeraient plutôt « d'un surplus de véritable substance embryonnaire qui entre en activité dès et tant qu'elle n'est plus empêchée par la résistance exercée par son environnement physiologique » (*KdT*, 178)⁵⁷¹. Mais si l'on conjugue les théories de Roux et de Weismann, le risque est cependant de multiplier les organisations idioplasmiques – plasmas germinatif, somatique, post-génératif, etc. – selon les nécessités explicatives de la génération dans ses manifestations diverses. On peut cependant plaider que devant les difficultés auxquelles la théorie de Nägeli faisait face, il s'agissait peut-être, malgré une accumulation inévitable d'anomalies, de l'explication mécanique la simple et la plus vraisemblable.

c) Du développement anormal au développement typique

La pierre angulaire de la nouvelle théorie rouxienne se trouve donc dans la discrimination entre le développement « direct » [„directe“ *Entwicklung*]⁵⁷² et le développement post-génératif ou « indirect ». Il s'agit de deux modes opératoires, soit la différenciation en mosaïque et la différenciation corrélative, qui sont à la disposition du système embryogénétique dans sa progression typique. Au sein du programme de recherche,

570 Roux, W., *Les expériences sur les blastomères de grenouille et la notion d'œuf mosaïque*, p. 123.

571 Texte original : [...] *einen Rest wirklichen embryonalen Stoffes enthält, welcher in Thätigkeit tritt, sobald und soweit er nicht mehr durch den Widerstand der physiologischen Umgebung daran verhindert wird.* (*KdT*, 178).

572 Roux, W., *Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen*, p. 520.

ces déterminations sont d'abord topologiques⁵⁷³; il s'agit en effet de localiser analytiquement les sources d'énergie impliquées dans chaque phénomène développemental. Mais lorsque Roux associe explicitement l'auto-différenciation primaire à la répartition inégale du matériel idioplasmique, la déduction synthétique dépasse le cadre méthodologique fixé par l'inférence logique des processus impliqués : c'est là que l'on constate la proximité manifeste entre les théories de Roux et de Weismann. Cependant, seul le premier précise pour l'instant le « champ d'action » des adaptations épigénétiques autour de la mosaïque fournie par l'hérédité. En contraste avec la formulation initiale, il définit désormais le développement organique comme « the production of perceptible, *typically constituted* diversity »⁵⁷⁴. Ce retour à une typologie mécanique du développement est ainsi expliqué :

*[...] in the perfectly normal, i. e., perfectly typical, course of the individual development, all the typical structures must at the very latest be in some way conditioned in the fertilized egg, either implicite in their earliest components, or explicite in already visible Anlagen. Nevertheless, we must assume that there is really no such thing as perfectly typical development, but that in every individual development greater or less disturbances take place, which are compensated by the putting into action of regulating mechanisms.*⁵⁷⁵

Les termes « normal » et « typique » sont ici traités de manière plus ou moins équivalente, mais Roux précisera par la suite que l'emploi du terme « typique » renvoie premièrement au *type* héréditaire constitué par à un ensemble de qualités germinales, tandis que la norme est une généralisation établie de manière statistique; un trait serait « normal » si plus de 50% des membres d'un genre, d'une espèce, etc. l'affichent⁵⁷⁶. Certains chevauchements conceptuels demeurent cependant entre les termes « direct » et « typique », ce qui peut être la source de confusions. Comme il y aurait plusieurs plasmas idioplasmiques et donc diverses manières de faire appel aux *Anlagen*, les « organisations typiquement développées » [*Die typischen entwickelten Gestaltungen*] peuvent être engendrées : (1) par un développement « purement typique » [*rein typische Entwicklung*], c'est-à-dire un développement direct; (2) de manière atypique ou indirecte, c'est-à-dire par régulation [*regulatorische Entwicklung*]⁵⁷⁷. En tant qu'abstraction, un développement typique parfait correspondrait donc à une auto-

573 Roux, W., *The Problems, Methods, and Scope of Developmental Mechanics*, p. 165.

574 Souligné par Roux, *Ibid.*, p. 152.

575 Souligné par Roux, *Ibid.*, p. 166.

576 Roux, W., *Terminologie*, p. 278.

577 *Ibid.*, p. 421.

différenciation continue et exclusive de l'ensemble des parties organogénétiques et demeurerait absolument épargné de toute perturbation physiologique que ce soit. Dans ce scénario idéal, on assisterait à une préformation complète, où la totalité de la diversité explicite aurait une origine implicite pour chaque partie en différenciation. Mais comme les facteurs réalisants de la génération fluctuent de manière relative, l'embryon est doté de mécanismes régulateurs qui assurent, dans des circonstances plus ou moins atypiques, le développement typique de l'organisme, et donc l'engendrement final du type explicite à partir du type implicite. Comme dans le cas de la post-génération, l'auto-régulation épigénétique constitue une norme de réaction qui contraint dans la mesure du possible les variations à cet équilibre structuro-fonctionnel en devenir; dans le cas contraire, l'issue développementale serait monstrueuse. En réalité, le développement organique consiste toujours en une combinaison contingente d'auto-différenciation et de différenciation corrélative qui est simultanée ou successive⁵⁷⁸.

En définitive, le développement typique est rendu possible par l'explicitation d'un « tout organique » qui était déjà implicite dans le germe⁵⁷⁹. Il s'agit d'une auto-formation qui combine auto-différenciation et auto-régulation. Chez Roux, cette diversité pré-établie est premièrement physiologique; il s'agit des conditions de possibilité d'un ordre fonctionnel qui engendre une progression morphologique spéciale, cohérente, orientée et adaptée. Certaines adaptations sont inhérentes au processus génératif même et à ses conditions matérielles; par exemple, la formation des cellules du foie répondra toujours aux stimuli trophiques du système vasculaire. Mais Roux finit par attribuer à ce genre d'adaptation fonctionnelle des variations purement « quantitatives » qui ne remettent jamais en cause l'ordre architectonique de la mosaïque⁵⁸⁰. Parfois au prix de localisations atypiques des parties, la post-génération consiste pour sa part en la restauration de la norme développementale à partir des *Anlagen* qui la contiennent. S'il y a intégration d'une diversité nouvelle, la néoformation naît donc d'un acte de compensation régulatrice en réponse à une perturbation des conditions typiques du développement. Elle manifeste néanmoins une certaine soumission à la norme physiologique

578 Roux, W., *The Problems, Methods, and Scope of Developmental Mechanics*, p. 165.

579 *Ibid.*, p. 171.

580 Roux, W., *Terminologie*, p. 421.

explicitée.

À l'instar de Haeckel et de Weismann, Roux reprend finalement les catégories de répétition héréditaire (au niveau ontogénétique seulement) et de différence adaptative en réponse à la problématique du développement. Son innovation réside pourtant dans le caractère physiologique de la prédétermination; avant d'être un organisme en puissance, le germe est un système fonctionnel et téléo-dirigé par la nature même de son organisation, capable d'adaptation régulatrice au service de sa finalité ontogénétique. La nature exacte de cette prédétermination reste pour l'instant inaccessible, mais ce modèle permet de rendre compte des vastes possibilités de parcours du développement normal. La représentation mécanique de la mosaïque reste cependant plus près du modèle kinétoscopique à la base de la récapitulation haeckelienne que du modèle de la « résultante à éclipse » de Nägeli. En effet, le premier comprenait le déploiement automatisé et continu d'une séquence morphologique pré-établie, tandis que le second concédait la régulation *in vivo* des *Anlagen* exprimés selon les contextes fonctionnels auxquels la partie en formation faisait face. Pour Roux, si l'activation des idioplasmes de réserve peut être régulée dans le temps et l'espace, l'adaptation fonctionnelle ne se prête jamais à la sélection discrète d'*Anlagen* selon les besoins circonstanciels du *soma*.

Comme chez von Baer, l'épigenèse se trouve encore une fois au service de la préformation du *Type*; l'aboutissement typologique de la théorie rouxienne constitue donc une réponse à la question de l'origine de la normativité biologique. Il convient de situer ce questionnement en relation avec la tradition tératologique, qui comme l'*Entwicklungsmechanik*, adopta la stratégie visant à connaître le normal par la production de l'anormal.

6.4 Laurent Chabry et la tératologie expérimentale

a) La tératologie en devenir : du transformisme expérimental à la méthode directe

« L'organisation d'un Cyclope ne révèle pas seulement des déficiences, elle est autre

que celle d'un fœtus normal »⁵⁸¹. Cette citation du tératologue Étienne Wolff exprime un principe de la tératologie dont l'origine remonte à sa naissance chez Étienne Geoffroy Saint-Hilaire. Pour ce dernier, la création artificielle de monstruosité prouvait que l'individu monstrueux – tout comme l'individu normal – n'est pas préformé dans l'œuf, et donc que sa rupture morphologique d'avec le modèle de l'espèce dépend des conditions extérieures de réalisation. Les diverses transformations monstrueuses des embryons affectés témoignent plus généralement de directions déterminantes provenant du milieu qui, sur une échelle géologique, se trouvent intégrées au plan d'organisation de nouvelles espèces en vertu d'une adaptation lamarckienne. À partir de ces prémisses, Camille Dareste voulut donc faire, selon l'analyse de Jean-Louis Fischer, de la tératologie un programme de « transformisme expérimental »⁵⁸². Afin de connaître les transformations potentielles du passé et du présent des organismes, le tératologue devait imiter l'action perturbatrice de la nature lorsqu'elle impose de nouvelles conditions au développement; le vernissage partiel de la coquille de l'œuf de poulet, sa réfrigération ou encore le fait de secouer vivement celui-ci avant l'incubation ne permirent cependant à Dareste que de provoquer des monstruosité approximatives et imprédictibles⁵⁸³. Loin de révéler les imperfections de sa méthode, ces résultats signifiaient au contraire, selon le tératologue, que l'épigenèse vitale pouvait réagir de diverses manières aux accidents du milieu; une production calculée et systématique des différents types de monstruosité aurait plutôt plaidé en faveur d'un déploiement mécanique des parties préformées dans l'œuf. Adaptatives, ces innovations tératologiques n'étaient pas pour autant arbitraires et exploitaient nécessairement les possibilités offertes par le plan d'organisation. C'est d'ailleurs en vertu d'une telle relation constitutive avec ce plan préalable que la tératologie deviendra une science expérimentale, une explication du normal par l'anormal. C'est ainsi que Dareste (1865-1866) déduisit la double nature du cœur après avoir observé des monstres diplocardes⁵⁸⁴.

Dans une perspective transformiste, la violation relative du plan d'organisation spécifique s'inscrit comme une condition relative à la transmutation des espèces, c'est-à-dire à

581 Wolff, É. (1948). *La science des monstres*. Paris: Gallimard, p. 23.

582 Fischer, J.-L., *Embryogenèse*, p. 393.

583 Fischer, J.-L. (1991). Laurent Chabry and the beginnings of experimental embryology in France. Dans S. Gilbert (dir.), *A Conceptual History of Modern Embryology* (pp. 31-40). Baltimore: The Johns Hopkins University Press, p. 33.

584 Fischer, J.-L., *Embryogenèse*, p. 393.

la normalisation diachronique de transformations qui étaient à l'origine innovantes. La production tératologique en tant que « malformation » (Wolff reprend le terme allemand *Missbildung*) est donc plus qu'une erreur de développement, mais relève de l'exercice démesuré et saltatoire de réponses adaptatives qui autrement sous-tendraient une progression normative et constituante de l'histoire naturelle. Héritant de ce legs disciplinaire, Wolff distingue les malformations congénitales des déficiences physiologiques, comme les pathologies cancéreuses et infectieuses ou encore les troubles du métabolisme. Pourtant, c'est Georges Canguilhem qui, à la même époque, affirmait que « le pathologique doit être compris comme une espèce du normal, l'anormal n'étant pas ce qui n'est pas normal, mais ce qui est un autre normal »⁵⁸⁵. Mais la normalisation embryonnaire évoquée par Wolff est avant tout morphogénétique et n'est donc pas directement concernée par les états de santé ou de maladie, qui signalent ou non des déficiences en fonction de ce que Canguilhem appelle des « valeurs biologiques »⁵⁸⁶. Contrairement aux mutilations embryonnaires et aux pathologies, la malformation monstrueuse « ne laisse pas de trace apparente », car « l'organisme semble s'être accommodé d'emblée » de cette condition dont l'origine paraît remonter « à un stade très précoce du développement »⁵⁸⁷. En somme, s'il est vrai qu'un regain de santé ne signifie pas un retour complet à une norme physiologique passée, l'embryogenèse serait, de manière plus fondamentale, un processus épigénétique de normalisation d'un ordre structuro-fonctionnel qui parviendrait à un aboutissement plus ou moins fixe lors de sa manifestation congénitale.

Il en va autrement de la compréhension néo-darwinienne du développement, à laquelle Roux, alors chef de file de l'*Entwicklungsmechanik*, fut en un sens redevable. Qu'elle soit menée par un développement en mosaïque ou une auto-régulation différenciatrice, l'embryogenèse reste assimilée à la production d'une diversité *typiquement* constituée, dont l'issue normale est préalablement déterminée par le type héréditaire. Le développement n'est donc plus conçu comme la fondation d'une norme en devenir, mais comme l'actualisation physiologique d'une norme déjà implicite à la fécondation. En référence au type contenu dans les *Anlagen*, la monstruosité n'est donc pas perçue comme une innovation typologique

585 Canguilhem, G. (1966). *Le normal et le pathologique*. Paris: PUF, p. 135.

586 *Ibid.*, p. 148.

587 Wolff, É., *La science des monstres*, p. 23.

virtuelle ou un « autre normal », mais comme un développement essentiellement atypique, l'explicitation infidèle de la diversité héritée. Caractéristique du néo-darwinisme, le rejet de l'hérédité des caractères acquis empêche d'ailleurs toute intégration éventuelle des déviations morphogénétiques au type. C'est en ce sens que le tournant néo-darwinien, appuyé par la révolution karyokinétique, renoue pleinement avec l'heuristique aristotélicienne, là où le transformisme, qu'il soit lamarckien ou darwinien, avait d'abord amorcé son dépassement.

Cette opposition théorique entre la préformation et l'épigenèse de la norme morphogénétique se trouva à l'origine de la différenciation méthodologique de la tératologie à une période où ses principes néo-lamarckiens étaient menacés. Une querelle éclata entre Dareste d'une part, et Hermann Fol et Warinski d'autre part, lorsque ces derniers adoptèrent la « méthode directe » précédemment décrite. À l'affût des récents progrès de la cytologie, les zoologistes suisses tentèrent, parallèlement aux perforations de blastomères exercées par Roux depuis 1882, d'affecter directement les parties de l'embryon en formation dans le but d'appréhender « certains facteurs organogéniques »⁵⁸⁸. En utilisant un thermocautère, ils détruisirent ainsi une ébauche embryonnaire, espérant isoler ces facteurs. Leurs résultats ne furent pas aussi notoires que ceux du français Laurent Chabry, mais Dareste eut raison d'y percevoir un désaveu des fondements transformistes du programme de recherche tératologique. Contrairement à la simple perturbation expérimentale des conditions extérieures, la méthode directe ne pouvait, selon Fischer, « être reconnue comme moyen pour une recherche causale de la transformation des espèces et des races »⁵⁸⁹. De plus, l'avènement d'un tel tournant méthodologique de la part de Fol, ancien élève de Haeckel et acteur important des recherches morphologiques sur la fécondation, suggérait l'anticipation d'une certaine prédétermination mécanique au développement de ces « facteurs organogéniques ». Évoluant entre la France et l'Allemagne, Fol et Warinski érigèrent un pont entre les deux traditions biologiques en adaptant l'outil tératologique aux problèmes épistémiques qui alimentaient la grande synthèse darwinienne, soit la relation entre la fécondation, l'hérédité et le développement.

588 Fol et Warinski cités par Fischer, J.-L., *L'épigenèse et la préformation*, p. 349.

589 *Idem*.

Héritant de ce projet méthodologique⁵⁹⁰, le français Laurent Chabry (1855-1893) fit usage de la méthode directe dans le cadre d'une étude expérimentale sur le développement des Ascidies dont les résultats, plus précis et systématiques que ceux de Roux, constituaient en un sens un appui empirique de taille à la thèse mosaïciste. Fruits d'une innovation technique et de l'application pionnière de la méthode expérimentale au développement, ces résultats furent à ce point remarquables que, malgré une mort précoce à l'âge de trente-huit ans, Chabry partage avec Pflüger et Roux le statut de fondateur de l'embryologie expérimentale⁵⁹¹. Nous verrons enfin qu'il traite la question de la préformation et de l'épigenèse avec une prudence raisonnée et un sens de la répartie de manière à éviter, nous semble-t-il, un biais idéologique qui motiverait une prise de position rigide.

b) Laurent Chabry et l'inauguration d'une tératologie du développement

Bien que Chabry s'inscrive dans la tradition tératologique, son cadre épistémologique est tout autant redevable des cours du physiologiste Étienne-Jules Marey donnés au Collège de France que du programme de Geoffroy Saint-Hilaire. Dès sa thèse doctorale en médecine sur les mouvements des côtes et du sternum (1881), Chabry s'intéresse à la mécanique animale; entre 1881 et 1886, il publie entre autres une série d'articles sur le saut, l'équilibre et la nage des poissons⁵⁹². Sous la tutelle du naturaliste Georges Pouchet, « positiviste convaincu »⁵⁹³ à la tête du Laboratoire de zoologie marine de Concarneau, il compte ensuite étudier la segmentation des Ascidies afin de retracer leur « phylogénie cellulaire »⁵⁹⁴, c'est-à-dire l'arbre

590 « Il faut arriver aux travaux de Fol et Warinsky pour trouver le premier exemple d'expériences tératologiques faites dans des conditions d'un déterminisme rigoureux et donnant toujours les mêmes résultats. Ces habiles expérimentateurs [...] ont produit sur les œufs de poule des monstruosité qu'on peut prédire à l'avance [...] ». Souligné par Chabry L., Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux*, 23, p. 304.

591 C'est à cet égard que l'embryologiste Waldemar Schleip affirmait que « in the refinement of its methods, the accuracy of its observations, and the significance of its results it [les travaux de Chabry] belongs among the best investigations of developmental physiology ». Schleip traduit et cité par Oppenheimer, J. (1968). Some historical relationships between teratology and experimental embryology. *Bulletin of the History of Medicine*, 42(2), p. 158.

592 Tétry, A. (1975). Chabry, Laurent. Dans C. Gillispie (dir.), *Dictionary of Scientific Biography* (Vol. 3, pp. 184, 185). New York: Scribner, p. 184.

593 Fischer, J.-L., *Laurent Chabry*, p. 35.

594 Fischer, J.-L., *Embryogenèse*, p. 393.

généalogique des cellules embryonnaires, objet d'investigation cher à Pouchet. Par le fruit du hasard, sa première récolte contient surtout des œufs qui présentent naturellement une segmentation anormale. Bien que ces spécimens monstrueux soient généralement jugés indignes d'intérêt embryologique, Chabry sut en déceler le potentiel tératologique et anticiper la fécondité « d'un sujet absolument neuf »⁵⁹⁵ : la segmentation monstrueuse. Son enthousiasme était fondé. Depuis la fondation de la tératologie par Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, on classifiait les monstres selon leur état final sans que soient prises en compte des données embryogéniques. Chabry inaugurerait donc une véritable *tératologie du développement*, dédiée à la classification et à l'analyse des anomalies embryogénétiques.

Sans effectuer la moindre intervention expérimentale, Chabry se lance d'abord à la recherche des *hémitéries embryonnaires*, c'est-à-dire des anomalies du développement qui sont compatibles avec la vie. Invention d'Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, cette distinction entre les monstruosité viables et létales apparaît essentielle à l'identité entre la malformation et une altérité virtuellement normalisable. Mais à l'échelle embryonnaire, l'atteinte du stade congénital ou adulte n'est plus un critère de viabilité : le simple développement de l'œuf affecté informe l'observateur avéré des configurations possibles de la segmentation et de l'organogenèse – dont certaines correspondent certainement à l'état normal d'espèces existantes – car « tout œuf segmenté, normal ou anormal, est un *système en équilibre* »⁵⁹⁶. En toute cohérence avec le cadre tératologique, Chabry affirme que « les variations anormales sont les plus nombreuses et l'état tératologique comprend comme cas particulier l'état normal, tandis que l'inverse n'est nullement vrai »⁵⁹⁷. Autrement dit, la diversité morphogénétique actualisable est équivalente à l'ensemble des développements tératogéniques possibles, dont le normal ne serait que l'occurrence particulièrement adaptée aux circonstances habituelles.

On pourrait donc croire que Chabry, par appartenance à la tradition tératologique, souscrit *a priori* à une forte position épigénétiste. Or, bien qu'il ne réserve pas la question de la diversité au développement normal, aucun désaccord fondamental n'est nécessairement impliqué avec la thèse de Roux. Selon ce dernier, il est clair que la modification des facteurs

595 Chabry, L., *Contribution à l'embryologie*, p. 237.

596 Souligné par Chabry, *Ibid.*, p. 312.

597 *Ibid.*, p. 241.

réalisants peut mener à de nombreuses variations atypiques, sans que cela ne remette en cause les modes opératoires des facteurs déterminants. Chabry n'associe toujours pas, pour sa part, de tels facteurs internes à des qualités agencées dans le matériel nucléaire, mais plutôt à une certaine structure du protoplasme germinal qui serait héritée des cellules sexuelles des deux parents. Certaines anomalies seraient, indépendamment de conditions optimales de culture, le produit de parents « monstripares »⁵⁹⁸, soit incapables d'engendrer des œufs structurellement normaux. Chabry est néanmoins convaincu que « toute anomalie *remonte en définitive à des causes externes* »⁵⁹⁹, attribuant à l'action de ces causes sur les organismes parentaux l'origine des « monstriparités » (monstruosités héréditaires). Si le tératologue parvient à reproduire artificiellement un grand nombre d'hémitéries existantes, c'est justement en vertu de leur provenance naturellement externe. Mais cette justification méthodologique de la tératologie expérimentale est accompagnée d'une critique, voire d'une mise en garde : l'expérimentateur n'imité la nature que dans son comportement le plus simple. À défaut d'avoir des pouvoirs démiurgiques, il ne contrôle directement que quelques facteurs réalisants, qui à leur tour modifient ce « travail interne incessant, dont la matière vivante est le siège »⁶⁰⁰. Fondamentale au préformationnisme rouxien, cette discrimination entre les facteurs externes et internes demeure donc compatible avec la théorie de Chabry.

De la même manière que la classification des hémitéries congénitales exigeait d'Isidore Geoffroy Saint-Hilaire une connaissance préalable de l'anatomie normale, celle des hémitéries embryonnaires n'est possible que par une comparaison homologique avec la segmentation normale des blastomères. Ce faisant, Chabry répertoria jusqu'à sept types d'hémitéries susceptibles d'affecter les cellules de segmentation : la déviation du plan de segmentation, un retard de segmentation (hétérochronie), une segmentation « bornée au noyau »⁶⁰¹, l'absence totale de segmentation, la soudure des cellules, une migration anormale des cellules (hétérotopie) et la mort partielle ou complète d'une cellule, nommée *sphacèle* des blastomères. Cette typologie des anomalies embryonnaires est intéressante à plusieurs égards. D'abord, elle signifie le principe qui sera mis en évidence par Wolff : un phénomène n'est tératogénique

598 *Ibid.*, p. 252.

599 Souligné par Chabry, *Ibid.*, p. 251.

600 *Ibid.*, p. 204.

601 *Ibid.*, p. 243.

qu'en fonction d'une norme développementale qui est ici appréhendée par généralisation homologique. Tout comme les traits cœnogéniques de Haeckel, ces traits hémitériques impliquent les mêmes processus embryogénétiques qui, dans un autre contexte phylogénétique, sont typiquement sollicités par l'ontogenèse. Ensuite, elle offre une idée plus tangible de la diversité quantitative et qualitative du développement envisagée par Chabry : applicable à l'ensemble des blastomères, la combinaison différentielle et multiple de ces types constitue sans doute « l'admirable et infinie variété des monstres »⁶⁰², et par conséquent des types d'organisation possibles à partir d'une structure initiale. D'ailleurs, ce type de raisonnement rejoint celui qu'on retrouve aux fondements de la théorie préstructuraliste de W. His⁶⁰³ : à partir d'une structure primordiale, les combinaisons possibles d'un nombre restreint de processus élémentaires peuvent engendrer une infinité de formes. Enfin, seule l'analyse du dernier type, soit la mort cellulaire ou sphacèle, déborde de manière significative du domaine tératologique et contribue à l'ambition épistémique de Pouchet qui était de reconstruire la phylogénie cellulaire, où l'arbre généalogique des cellules différenciées serait retracé jusqu'à leurs blastomères ancestraux.

c) Phylogénie cellulaire et déterminisme : l'heuristique de la préformation

Afin de comprendre la nature de cette contribution, il faut aborder les difficultés méthodologiques auxquelles la reconstitution de la généalogie cellulaire par une « morphologie de la segmentation »⁶⁰⁴ était confrontée. Bien que des œufs d'une même espèce puissent se segmenter normalement de manières fort diverses, Chabry reconnaît le caractère homologique de ces différents motifs individuels qui permet d'associer une espèce à un type de segmentation. Cependant, « l'homologie des organes est, dans une certaine mesure, indépendante de celles des cellules dont ils proviennent »⁶⁰⁵, de sorte que la relation généalogique entre une cellule différenciée et un blastomère ne peut être déduite à partir d'une

602 *Ibid.*, p. 247.

603 Voir le point 3.2 de cette thèse.

604 *Ibid.*, p. 210.

605 La multiplicité des différents sites d'apparition du mésoderme en dépit de motifs de segmentation homologues parmi certaines espèces est l'exemple le plus manifeste de ce principe. *Ibid.*, p. 213.

observation générale de la multiplication cellulaire qui ne serait que fragmentaire. La recherche des lignées généalogiques d'organes particuliers jusqu'à leurs blastomères « ancestraux » par l'analyse morphologique apparaît donc comme un chemin semé d'embûches. Chabry précise ces difficultés et envisage une issue tératologique :

Quelque attention qu'on puisse mettre à suivre au microscope, par transparence ou par la méthode des coupes la descendance successive d'une cellule, il arrive un instant où la confusion devient inévitable et où, à cause du nombre même des cellules, il faut renoncer à tracer leur histoire individuelle et la remplacer par celle de groupes cellulaires tels que les feuilletts blastodermiques et plus tard les organes. L'embryologie reste cependant incomplète si elle ne nous fait pas connaître quelle est entre toutes les cellules du stade XXXII celle (ou celles) qui doit produire un organe donné, l'otolithe par exemple; la même question se pose pour tous les organes, et pour tous les stades de la segmentation car l'histoire du développement a pour tâche de faire la généalogie complète de toutes les cellules de l'adulte. Dans l'état actuel de la technique de la dissection et des coupes nous ne pouvons évidemment atteindre ce résultat, mais l'observation des monstres, fractions d'individu, permet de faire un nouveau pas dans cette direction.⁶⁰⁶

D'emblée, la redéfinition programmatique de l'« histoire du développement » – que l'on doit comprendre comme la traduction de l'*Entwicklungsgeschichte* – en tant que phylogénie cellulaire implique une certaine idée de la préformation comme présupposé théorique. L'assimilation analogique de l'embryogenèse à une micro-phylogenèse fait de la différenciation cellulaire l'expression de propriétés héréditaires réservées à une lignée cellulaire définie, celle-ci étant le produit de la descendance du type ancestral que représente chaque blastomère d'origine aux embranchements. Comme Fol et Warinski, Chabry voit en l'analyse tératologique une solution méthodologique aux difficultés techniques de la morphologie, car il anticipe la transmission héréditaire et sélective de facteurs organogénétiques ou « rudiments » par le biais de la génération cellulaire.

Cette hiérarchie généalogique entraîne un principe qui était d'ailleurs implicite à l'analogie industrielle de Roux (l'intervention expérimentale comme bombardement ciblé d'une chaîne de production) : plus une monstruosité est précoce, plus elle sera complexe et profonde. Comme les premiers blastomères possèdent les rudiments de l'organisation future, « toute la descendance de la cellule frappée se ressentira du trouble dont son ancêtre a été le siège »⁶⁰⁷. Cette concaténation anatomique concerne à l'évidence les lésions auxquelles

606 *Ibid.*, p. 301.

607 *Ibid.*, p. 261.

survivent les cellules directement touchées, mais également les effets périphériques de la mort précoce d'un blastomère. À l'instar de His, Chabry conçoit l'embryogenèse comme un système cohérent de cellules autonomes, mais qui partagent une interdépendance mécanique conditionnant leur conformation. Ainsi, l'observation montrerait que « chaque blastomère normal *subit toujours dans tous les œufs la même série de déformations* »⁶⁰⁸. Bien que Chabry n'emploie pas la terminologie causale et philosophique de Roux, le déterminisme reste le principe heuristique préalable à l'application rationnelle de la méthode expérimentale au développement.

d) La génération de fractions d'individus par sphacèles spontanées et artificielles

À partir de ce cadre épistémologique, Chabry en arrive à la même conclusion que Roux : la mort d'un blastomère – qu'elle se traduise ou non par la destruction du noyau – est une occasion d'observer les effets de la neutralisation de certains facteurs déterminants et d'établir ainsi une relation génétique entre le blastomère touché et les organes absents ou affectés. En analysant ses spécimens monstrueux, Chabry assista dans un premier temps à la segmentation de nombreux œufs ayant subi un « sphacèle spontané »⁶⁰⁹; que cette mort soit provoquée par le tératologue ou par le jeu des causes naturelles, sa valeur épistémique demeure la même et dépend ultimement de son intégration à un raisonnement expérimental. Peu à peu devenus mous, granuleux, opaques et blancs à la lumière réfléchie, ces blastomères frappés par une mort accidentelle sont aisément identifiables. Comme Roux l'avait constaté chez la grenouille, s'en suit l'arrêt de la segmentation uniquement pour la partie morte, de même que son étalement et sa coagulation à la surface des autres cellules saines, marquant sa désagrégation.

Chabry assista à de nombreuses segmentations malgré la mort de certains blastomères selon les combinaisons les plus diverses. Si la rupture de la cohésion mécanique entre les organes en développement menait à des déviations et repositionnements de toutes sortes, leur nombre paraissait « soumis à cette règle constante que les organes qui, dans l'embryologie

608 Souligné par Chabry, *Ibid.*, p. 263.

609 *Ibid.*, p. 288.

normale seraient provenus d'une cellule déterminée, manqueront au monstre dans lequel cette cellule s'est sphacélée »⁶¹⁰. Cette règle était induite à partir de nombreuses « fractions d'individus » obtenues, que Chabry définit d'ailleurs comme « des monstres auxquels manquent certains organes que l'on peut désigner d'avance »⁶¹¹. Parallèlement aux demi-embryons de Roux, la mort d'un blastomère après le stade II (première segmentation) donnait des *demi-individus* pouvant atteindre la gastrulation et dont la descendance était différente selon le côté sphacélé, car Chabry précise que « la larve d'Ascidie est asymétrique »⁶¹². Dans un souci d'exhaustivité taxonomique, il calcule que seize types de monstres différents sont *a priori* possibles à partir de la mort d'un ou de plusieurs blastomères au stade III (deuxième segmentation). Il put observer cinq de ces types produits naturellement par sphacèle spontanée, soit (1) trois quarts d'individu gauche et postérieur, ainsi que deux quarts d'individu respectivement (2) postérieur, (3) antérieur, (4) diagonaux soudés et (5) diagonaux disjoints. La formation de ce dernier cas s'est avérée particulièrement remarquable; malgré l'absence de contact entre les blastomères survivants, chaque partie s'est développée normalement et indépendamment en un quart de l'individu total, tel un segment de mosaïque.

À partir de la simple description de ces monstres naturels, Chabry avait été en mesure de déduire, par une simple logique d'élimination, les blastomères à l'origine de plusieurs organes. Mais la production systématique de sphacèles artificielles allait porter la contribution de Chabry à un niveau exceptionnel en complétant ces résultats et en leur procurant la rigueur expérimentale recherchée par Fol et Warinski. Une telle démarche allait ainsi démontrer la fécondité d'une subordination de la tératologie expérimentale à une histoire du développement redéfinie comme phylogénie cellulaire. Mais de manière plus fondamentale, une reproduction méthodique et prédictible de types monstrueux par sphacèle cellulaire devait consolider une certaine idée de la préformation comme présupposé heuristique aux fondements de cette nouvelle synthèse méthodologique.

Comme Roux l'avait d'abord essayé chez la grenouille, la « piqûre cellulaire » fut l'intervention privilégiée, mais la petitesse des œufs d'Ascidie rendait la tâche difficile.

610 *Ibid.*, p. 289.

611 *Ibid.*, p. 298.

612 *Ibid.*, p. 291.

L'ingéniosité technique de Chabry fut à la hauteur du défi : il inventa un *perforateur* de blastomères muni d'un mince fil de verre servant d'aiguillon, d'un capillaire rotatif dans lequel l'œuf est fixé, et même d'une gaine protectrice qui évite un possible bris de l'aiguillon lors de sa pénétration dans le capillaire. En vertu de la grande sensibilité des œufs d'Ascidie, une seule piqûre à froid provoquait la mort instantanée du blastomère que l'expérimentateur avait pris pour cible, suivie de l'apparition accélérée et exacerbée des symptômes morbides énumérés pour les cas de sphacèle spontanée. Cette méthode permettait à Chabry de reproduire à volonté, à partir de n'importe quel œuf sain – donc dépourvu de « monstriparités » – tous les types monstrueux par sphacèle possibles, dont les quarts d'individu, qui n'avaient jamais été observés naturellement. La conclusion apparaissait désormais probante : « chaque blastomère contient en puissance certaines parties dont sa mort entraîne la perte irrémédiable et [...] les différentes parties de l'animal sont préformées dans les différentes parties de l'œuf »⁶¹³.

e) Chabry, idéologue? À la défense de la rationalité scientifique

Toutefois, Chabry se gardera d'extrapoler à la hâte ce dénouement : « la méthode du traumatisme cellulaire ne doit pas, en effet, conduire toujours aux mêmes résultats et tandis que plusieurs personnes pourraient voir dans mes expériences la preuve décisive que l'animal est préformé dans l'œuf et chaque partie de l'animal préformée dans une partie de l'œuf, je tiens à éloigner cette conclusion trop absolue »⁶¹⁴. Fischer interprète cette prudente réserve à l'égard du préformationnisme comme l'expression de « l'idéologie politique » de Chabry, qui l'aurait prédisposé à se méfier d'un « système biologique contraignant » qui s'opposerait « à la liberté de l'individu »⁶¹⁵. Chabry, il est vrai, participa activement au mouvement socialiste français dès son retour de Saint-Petersbourg en 1876 et fut collaborateur pour le journal hebdomadaire *L'Égalité*. Ainsi, Fischer explique que la prédétermination biologique pouvait servir d'argument pour le maintien des inégalités sociales; une prédétermination sociale et

613 *Ibid.*, p. 289.

614 *Ibid.*, p. 298.

615 Fischer, J.-L., *Embryogenèse*, p. 394.

intellectuelle assurée par un ordre hiérarchique entre les classes trouverait ainsi sa légitimité en des fondements naturels⁶¹⁶. Au contraire, l'épigénèse impliquerait que rien n'est décidé d'avance; le progrès social serait assuré par l'auto-détermination des individus et des peuples indépendamment de leurs conditions d'origine, plutôt que par une élite qui conserverait ses privilèges sous prétexte de prémunir la société contre la médiocrité et la dégénérescence.

Sans un appui préalable sur des données empiriques pertinentes, ce type d'explication socio-psychologique nous apparaît miner la rationalité critique aux fondements d'une discipline positive comme l'histoire des sciences. À notre connaissance, Chabry n'associe jamais ni ses recherches embryologiques, ni l'adhésion à une philosophie naturelle particulière à ses convictions politiques. Bien qu'une telle relation ne soit pas *a priori* écartée, tout indique qu'il s'agit ici de la projection de présupposés méthodologiques appartenant à une approche sociologique de l'historiographie présentée comme un fait. D'abord, ce genre d'association présumée entre une idéologie socio-politique et une conception du développement organique ne s'érige pas en loi universelle. Grand démocrate de gauche, Virchow adhérerait pourtant à une certaine préformation typologique du développement⁶¹⁷. Mais surtout, Chabry nous a livré un ensemble cohérent de « raisons biologiques » pour justifier une telle réserve, et son analyse nous en révèle bien davantage sur sa propre théorisation du développement.

Bien que Chabry ne précise ni la nature ni le mode opératoire des « rudiments » d'organes en puissance, tout indique que sa compréhension du développement organique ne s'apparentait pas à la stricte préstructuration défendue par W. His pour deux raisons. Loin d'universaliser ses résultats immédiats, il situe d'abord le développement de l'Ascidie au pôle inférieur du spectre épigénétique, tandis que le polype de Trembley occuperait le pôle supérieur. Chez une espèce ayant un fort « pouvoir réparateur » dès les premiers stades embryonnaires, de tels résultats ne seraient pas envisageables, selon Chabry; si l'œuf d'Ascidie « se comporte comme s'il contenait en puissance un seul adulte déterminé et que chaque partie de l'œuf confit une partie de cet adulte »⁶¹⁸, c'est que ses facultés régénératives – dont l'existence effective est démontrée par l'inefficacité des interventions tératologiques tardives –

616 Fischer, J.-L., *Laurent Chabry*, p. 39.

617 Virchow, R. (1958). On the mechanistic interpretation of life (Traduit par L. J. Rather) *Disease, Life, and Man. Selected Essays by Rudolf Virchow* (p. 102-119). Stanford: Stanford University Press, pp. 118, 119.

618 Chabry, L., *Contribution à l'embryologie*, p.299.

ne s'activent qu'à un stade avancé de son développement. Outre cette faculté, Chabry met en évidence que certains rudiments d'organes sont dédoublés dans différents blastomères et qu'un seul rudiment de chaque paire prendra part normalement et de manière prédéterminée à la forme anatomique adulte. À partir de la production de demi-embryons droits et gauches, il démontre que les rudiments de la corde dorsale, de la tache pigmentaire (œil) et de l'otolithe sont en réalité présents dans chacune des moitiés de l'œuf au stade II, ayant provoqué leur manifestation dans des hémisphères où ces organes sont normalement absents. Leur simplicité anatomique chez un embryon normal cache leur duplicité initiale; s'avérant superflu, l'un des deux rudiments reste inactif, ou alors sa formation à peine entamée finit par avorter ou se résorber. Ainsi, Chabry note un « effet secondaire » épigénétique qui intervient en cas de sphacèle : « Il m'a paru que par la mort d'une cellule, la puissance des survivantes était changée et qu'elles donnaient alors naissance à des parties que sans cela elles n'auraient pas produites. C'est ainsi, du moins que j'ai dû interpréter le fait singulier que les demi-individus gauches peuvent posséder une tache pigmentaire »⁶¹⁹. L'existence d'une telle régulation adaptative chez l'Ascidie, où des ébauches de parties aussi fondamentales que la corde dorsale seraient sélectionnées en fonction des besoins circonstanciels de l'organisme, rend apparemment incompatible un tel développement avec l'idée d'une mosaïque; elle en appellerait à première vue à un modèle explicatif comme celui de Nägeli. Il est donc clair que ces réserves étaient rationnellement fondées, indépendamment de quelconques motivations subjectives.

f) Les succès de Roux et Chabry : la consolidation de la thèse mosaïciste

En définitive, la contribution de Chabry à l'embryologie expérimentale est indéniable, bien qu'elle se soit réalisée à l'extérieur du cadre de l'*Entwicklungsmechanik*. Selon F. Churchill, deux points auraient rendu l'entreprise de Chabry étrangère au programme de Roux : (1) bien que les deux aient développé des moyens expérimentaux similaires, Chabry ne visait pas particulièrement le noyau des blastomères ciblés; (2) il n'aurait pas été concerné par

619 *Ibid.*, p. 313.

la question de la dépendance ou de l'indépendance de la différenciation⁶²⁰. Le premier point est tout à fait pertinent. Les descriptions de Chabry témoignent d'une incompréhension générale de la fonction de la mitose et de l'importance du noyau comme substrat unique des phénomènes héréditaires. Ayant pu compter sur un organisme-modèle doté d'une sensibilité exceptionnelle à la moindre intervention expérimentale, il put se contenter d'une conception protoplasmique de l'hérédité – en l'occurrence apparentée à celle de Brücke – sans compromettre la valeur épistémique de ses résultats. Cependant, l'indépendance générale des parties différenciatrices se trouve au cœur de la démonstration de Chabry. Son principe même devait nécessairement être mis à l'épreuve selon le projet méthodologique de retracer la phylogénie cellulaire par une étude tératologique de l'embryogenèse, et ses fondements furent rapidement validés à l'issue de ses analyses comparatives et expérimentales. À cet égard, la production systématique et prédictible de quarts d'embryon à partir de blastomères disjoints représentait un appui en faveur de la thèse mosaïciste. Pour Chabry, cela signifiait l'individualité et l'autonomie de chaque blastomère comme cellule vivante⁶²¹. Il ne s'agissait certes pas de l'autonomie telle que la concevait Virchow, à savoir un certain champ d'action de la cellule en fonction de potentielles irritations provenant de son milieu, mais d'une sorte d'indépendance monadique à l'égard du sort des blastomères voisins; la dépendance reste totale envers l'harmonie préalablement héritée du tout organique. Par contre, le transfert d'organes de la partie morte vers la partie saine posait un problème épistémologique que la postgénération de la partie désagrégée de Roux ne posait pas. Comment la mort d'une partie voisine pouvait-elle entraîner une compensation chez la partie saine au point de modifier son propre plan organogénétique? Que soient en cause le dédoublement d'ébauches anatomiques invisibles (Chabry) ou la multiplication des idioplasmes de réserve (Roux), cette action adaptative paraît interférer avec l'auto-différenciation présumée des parties et constitue *a priori* une anomalie gênante. En ce sens, la prudence de Chabry face à une généralisation hâtive en fait un modèle de probité intellectuelle, plutôt qu'un chercheur cédant à ses dogmes idéologiques.

620 Churchill, F. B. (2015). *August Weismann. Development, Heredity, and Evolution*. Londre: Harvard University Press, pp. 413, 414.

621 Chabry, L., *Contribution à l'embryologie*, p. 262.

Or, en vertu de ses deux modes opératoires complémentaires, le modèle rouxien était toujours en mesure d'intégrer cette anomalie en faisant appel à une régénération hétérotopique, où, au lieu d'investir la partie désintégrée, les idioplasmes de réserve s'activeraient directement dans leur partie d'origine pour enclencher une organogenèse simultanée et parallèle à la mosaïque en cours de développement. La conception d'un mode corrélatif de développement qui serait strictement réservé aux adaptations embryonnaires sert ici d'explication aux comportements morphogénétiques déviants qui dépendraient d'une certaine interaction avec d'autres parties. Il s'agit d'un formidable outil théorique qui protège le mosaïcisme contre la falsification. Après les remarquables succès de Chabry et de Roux, le climat semblait donc propice pour l'établissement solide et définitif d'une théorie néo-préformationniste du développement.

6.5 Conclusion

L'aboutissement physiologique de la physique du développement fut enclenché lorsque Pflüger démontra l'isotropie relative de l'œuf de grenouille; en modifiant les premiers axes de segmentation, la force gravitationnelle peut en effet modifier de manière significative l'emplacement de parties fondamentales comme le blastopore (bouche primordiale). Alors qu'il réfutait le principe d'une pré-localisation des organes dans des régions particulières de l'ovocyte (His), Pflüger resta fidèle au cadre heuristique d'une physique du développement en postulant l'isotropie absolue de l'œuf. Une structuration absolument épigénétique serait à l'œuvre; l'organisation de l'embryogenèse serait essentiellement menée par la force gravitationnelle. La réfutation rapide de cette conjecture par Born, Roux et O. Hertwig mit au jour le rôle des angles des divisions nucléaires dans la détermination des axes primordiaux. Le transfert de l'anisotropie de l'œuf vers sa substance nucléo-idioplasmique marqua la fondation théorique de l'*Entwicklungsmechanik* et le renouvellement de la problématique développementale. Ce transfert signifiait-il l'abandon d'une préstructuration germinale au profit d'une prédétermination causale du développement? L'anisotropie idioplasmique n'accorde-t-elle pas un espace pour une détermination épigénétique, la production d'une

diversité nouvelle?

Partageant certaines affinités avec le programme de Claude Bernard, cette nouvelle physiologie du développement est à la fois analytique et synthétique. Analytique, elle adapte le bagage conceptuel et méthodologique de la physiologie expérimentale afin de réaliser la reconstitution topographique des processus développementaux. Synthétique, car la conception de ses problématiques et la formulation de ses hypothèses sont éclairées par un ensemble de données factuelles de provenances disciplinaires diverses, incluant l'étude de la fécondation, de l'hérédité, de la chimie organique et de la morphologie embryonnaire et cellulaire.

L'hypothèse d'un développement en mosaïque, où chaque partie se différencierait indépendamment des parties voisines et du milieu ambiant, devait donc résister à un examen expérimental rigoureux. Opérée simultanément par Roux et Chabry, la production de fractions d'embryon de grenouille et d'ascidie semblait prouver la suffisance des déterminants génétiques que possèdent les parties en formation afin d'accomplir leur destin morphogénétique normal. Fort de ces données empiriques, Roux érigea la possibilité en norme : les premiers stades de l'embryogenèse seraient typiquement réalisés en vertu de l'auto-différenciation des cellules embryonnaires, rendue possible par la division inégale des qualités idioplasmiques lors de la mitose. À ce stade, rien de majeur ne semblait faire obstacle à la synthèse néo-darwinienne dans sa conquête de l'invisible : tout indiquait que la manifestation de la diversité perceptible était en réalité la simple expression morphologique d'une diversité essentiellement héritée.

Chapitre 7

L'*Umdifferenzierung* : l'obstacle épigénétique des modèles mécaniques

Alors que la théorie mosaïciste semblait triomphante, l'année 1892 donna place à des résultats expérimentaux extraordinaires qui relancèrent la problématique rouxienne du développement. Brillant *Entwicklungsmechaniker*, Hans Driesch publia alors une série d'études sur la mécanique du développement de l'oursin des mers qui faisaient état de ses diverses interventions sur les œufs de ce nouvel organisme-modèle, dont la plus célèbre témoigne de la génération d'une larve complète de taille réduite à partir d'un seul blastomère obtenu après la première segmentation⁶²². La même année, Weismann publiait *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung* (*Le plasma germinal. Une théorie de l'hérédité*)⁶²³, faisant du néo-darwinisme une synthèse biologique générale regroupant les phénomènes phylogéniques, ontogéniques, cytologiques et héréditaires dans un tout théorique cohérent. Comme le prédéterminisme qui y était défendu n'était manifestement pas à la hauteur du défi que représentaient les résultats de Driesch, l'éminent zoologiste de Berlin, Oscar Hertwig, s'insurgea contre la spéculation weismannienne et présenta la question „*Präformation oder Epigenese?*“⁶²⁴ en tant que *Streitfrage* (« question litigieuse ») de premier ordre de la biologie contemporaine.

Notre étude épistémologique s'achèvera donc par l'analyse de cette période charnière de la progression théorique du couple préformation-épigénèse. Les développements

- 622 Driesch, H. (1892). *Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 53, 160-178. Pour une traduction en anglais de cette première édition: (1964). The potency of the first two cleavage cells in echinoderm development. Experimental production of partial and double formations (Traduit par L. Mezger). Dans B. H. Willier & J. Oppenheimer (dir.), *Foundations of Experimental Embryology* (pp. 38-50). Englewood Cliffs: Prentice-Hall. Certains extraits traduits en français sont également disponibles: (2004). Les oeufs à régulation des échinodermes (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène, une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII^e/XX^e siècle* (pp. 131-143). Paris: Rue d'ULM.
- 623 Weismann, A. (1892). *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung*. Iéna: Gustav Fischer. Pour une traduction en anglais : (1893). *The Germ-plasm. A Theory of Heredity* (Traduit par W. N. Parker & H. Rönnefeldt). New York: Charles Scribner's Sons.
- 624 Hertwig, O. (1894). *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1: Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen*. Iéna: Gustav Fischer. cf: (1896). *The Biological Problem of Today: Preformation or Epigenesis? The Basis of a Theory of Organic Development*. (Traduit par C. Mitchell). New York: The Macmillan co.

expérimentaux et théoriques de trois acteurs principaux de cette période seront abordés dans cet ordre : (7.1) la falsification de la théorie mosaïciste par Hans Driesch et la démonstration épigénétique; (7.2) la sauvegarde de la théorie mosaïciste par Wilhelm Roux; (7.3) la réception weismannienne des résultats de Driesch et l'aboutissement théorique du néo-préformationnisme; (7.4) l'épigenèse téléo-mécaniste de Driesch et son aboutissement néo-vitaliste; (7.5) la critique d'Oscar Hertwig de la causalité mécanique et l'élaboration de la théorie biogénétique par le renouvellement de la théorie cellulaire.

7.1 De la post-génération à la *Theilbildung* : Driesch et la démonstration épigénétique

Occupant la marche des pères fondateurs de l'*Entwicklungsmechanik* auprès de Roux, Hans Driesch (1867-1941) possède d'ailleurs un profil très semblable à ce dernier. Tout comme Roux, il commença ses études doctorales à Iéna en grand admirateur de Haeckel, mais les accomplit en se détournant du système et des études phylogéniques de celui-ci. Les deux embryologistes partagent aussi deux traits dont la cohabitation peut paraître à première vue paradoxale, soit une quête de rigueur scientifique et méthodologique combinée à une grande inclination pour la spéculation philosophique et l'innovation conceptuelle. Ils ont tous deux été fortement influencés par la philosophie kantienne, mais finirent par retenir des éléments différents du criticisme et les appliquer de manière divergente. À plusieurs égards, Driesch hérita d'abord du bagage théorique et méthodologique de Roux, mais l'aboutissement de ses recherches contredit à ce point la théorie du développement en mosaïque qu'il en vint peu à peu à remettre en doute l'assimilation de l'ordre téléologique du développement à des interactions causales entre les parties. De ce fait, il devint un défenseur rigoureux du vitalisme, s'adonnant exclusivement à la spéculation philosophique à partir de 1909, après avoir été habilité en philosophie naturelle à Heidelberg.

Le jeune Hans grandit à Hambourg au sein d'une famille très aisée. Son père, Paul Driesch, était un riche marchand qui lui légua à sa mort une fortune considérable alors que Hans était encore en bas âge. Doté d'une intelligence exceptionnelle, Driesch est initié dès l'enfance à la zoologie par sa mère, qui possédait une impressionnante collection d'oiseaux et

autres animaux exotiques⁶²⁵. Adolescent, il excelle en mathématiques au point de prendre des cours avancés dans un éminent *Gymnasium* humaniste de Hambourg, notamment en algèbre, en géométrie analytique et synthétique ainsi qu'en calcul intégral et différentiel⁶²⁶. Il confie ses études préparatoires en zoologie à Weismann, avec lequel il passera deux semestres à Fribourg en 1886. Lors de son séjour à Iéna, il se lie d'amitié avec le zoologiste allemand Curt Herbst, qui l'accompagnera dans plusieurs de ses voyages; l'influence épistémologique des idées de Herbst est d'ailleurs largement présente dans les travaux de Driesch. L'opulence familiale lui procure une indépendance hors du commun pour un jeune chercheur; n'étant pas contraint par les responsabilités académiques, ce cosmopolite voyage beaucoup pendant les dix années qui suivirent ses études doctorales, notamment en Asie mineure, en Égypte et en Inde. Profitant de séjours à la Station zoologique de Naples, il pourra s'adonner à sa guise à la pratique de l'embryologie expérimentale et prendra part à de fécondes collaborations, notamment avec l'embryologiste américain T. H. Morgan. De manière prodigieuse, Driesch avait déjà, dans la mi-vingtaine, publié plus de vingt articles scientifiques sur le développement animal et non moins de trois essais de biologie théorique.

Après avoir obtenu son doctorat en 1889 par la soumission d'une thèse de morphologie descriptive qui plut à Haeckel, Driesch fit rapidement volte-face en s'attachant à la promotion du programme de recherche rouxien par l'élaboration de sa propre justification épistémologique. Dans le premier de ces essais (*Das System der Biologie*, 1890)⁶²⁷, Driesch considère l'*Entwicklungsmechanik* comme la « discipline centrale de la biologie »⁶²⁸. Plaidant pour un rapprochement théorique et institutionnel entre les disciplines morphologiques et physiologiques⁶²⁹, il constate que le curriculum des facultés de médecine et de philosophie, de même que l'horizon heuristique qui en ressort, font de la biologie une science en manque

625 Oppenheimer, J. (1975). Driesch, Hans. Dans C. Gillispie (dir.), *Dictionary of Scientific Biography* (Vol. 4, pp. 186-189). New York: Scribner, p. 186.

626 Waisse-Priven, S., & Alfonso-Goldfarb, A. M. (2009). Mathematics Ab Ovo: Hans Driesch and "Entwicklungsmechanik". *History and Philosophy of the Life Sciences*, 31(1), p.50.

627 Driesch, H. (1890). *Das System der Biologie*, *Sddeutschen Monatsheften*, 2, 1-16. Il s'agit d'une référence provenant de Innes, S. (1987). *Hans Driesch and Vitalism: A Reinterpretation*. (Maîtrise), Simon Fraser University, Colombie Britannique, p. 83. Nous n'avons eu accès qu'à la deuxième édition de cet ouvrage: Driesch, H. (1911). *Das System der Biologie*, Dans *Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie* (2^e éd.) (pp. 26-59). Leipzig: Wilhelm Engelmann.

628 *Ibid.*, pp. 32.

629 Innes, S., *Hans Driesch and Vitalism*, p. 33.

d'unité, chacune de ses sphères de recherche négligeant un aspect fondamental du vivant. Écorchant au passage le programme de Haeckel, Driesch soutient que seule l'*Entwicklungsmechanik*, en tant que « théorie des lois du changement de formes » [*Gesetzeslehre vom Formwechsel*]⁶³⁰ est parvenue à la synthèse souhaitée entre la morphologie et la physiologie.

a) *La science selon Driesch : la justification néo-kantienne de l'Entwicklungsmechanik*

De retour d'un séjour à Zurich où il perfectionna ses connaissances en mathématiques et en physique, Driesch poursuit cette réflexion dans un deuxième essai qui évalue notamment l'*Entwicklungsmechanik* à partir de critères de scientificité particuliers, soit la problématisation mathématique et la résolution mécanique : « un problème est mécaniquement expliqué, lorsque, mathématiquement formulé, il est ramené aux théorèmes de la mécanique, représenté clairement comme la conséquence de ceux-ci »⁶³¹. Ce critère explicatif s'inscrit comme une réponse à un questionnement sur les différents usages conceptuels parfois contradictoires du terme « mécanique », enjeux qui a d'ailleurs été l'objet de notre analyse au premier chapitre de cet ouvrage. Dans le débat qui opposait Haeckel et His sur la question du mécanisme, Driesch donne clairement raison à ce dernier. En s'opposant au dogme de la « création métaphysique », le « mécanisme » darwinien consisterait selon lui en la simple négation du « non-mécanique », sans jamais soumettre une définition claire de la causalité mécanique. Par contre, His aurait tenté d'offrir une explication véritablement mécanique des phénomènes développementaux, c'est-à-dire de les révéler comme des « processus dynamiques » [*Bewegungsvorgänge*] représentés par certaines formules mathématiques⁶³². Driesch voyait en la théorie cinétique des gaz un modèle probant de ce type d'explication.

Ce qui se présente à première vue comme une simple défense du mécanisme nomologique trouve ses justifications philosophiques dans l'idéalisme néo-kantien d'Otto

630 Driesch, H., *Das System der Biologie*, p. 39.

631 Texte original en allemand : « [...] ein Problem ist mechanisch erklärt, wenn es, mathematisch formuliert, auf die Sätze der Mechanik zurückgeführt ist, siehe als Folge derselben darstellen lässt ». Driesch, H. (1891). *Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie*. Iéna: Gustav Fischer, p. 9.

632 *Ibid.*, p. 2.

Liebmann (1840-1912), connu pour être l'auteur de l'adage *Zurück zu Kant!* (« Retour à Kant! »). Reprenant les thèses de Liebmann, Driesch retient deux conditions pour la connaissance biologique : (1) elle doit se conformer aux formes pures de la perception, particulièrement l'espace; (2) elle doit rendre compte du monde extérieur tel qui est reçu dans l'expérience sensible. En tant qu'étude de l'espace, la géométrie fait donc de tout problème épistémique un problème *a priori* mathématique. C'est en vertu de ce premier critère que Driesch considère que les études « promorphologiques » de Haeckel, soit l'analyse comparative des formes géométriques des différents types zoologiques, sont les seules accomplies par son ancien superviseur d'Iéna qui ont une véritable valeur scientifique. Si l'analyse géométrique est une étape préalable à la résolution des problèmes morphologiques, seule la résolution mécanique, par l'application de principes universels comme ceux de l'hydrostatique, assure la compréhension rationnelle du phénomène vital. Ainsi, Driesch mentionne notamment *La forme de notre corps* (1875) de His comme modèle de biologie mécanique, mais également l'étude de Roux sur l'adaptation fonctionnelle des ailerons de dauphins⁶³³. Loin d'être discréditée par ce cadre épistémologique, l'*Entwicklungsmechanik* apparaît plutôt comme le raffinement méthodologique de ces premières études. Son intégration logique des dimensions cinématique (l'étude mathématique du mouvement) et cinétique (l'étude des causes du mouvement) de la connaissance biologique en fait le seul programme de recherche capable d'achever le projet embryologique : « ensemble, la cinématique et la cinétique montrent la mécanique du développement »⁶³⁴. En effet, l'*Entwicklungsmechanik* n'est outillée pour y parvenir que parce qu'elle respecte l'ordre architectonique de notre faculté de connaître, d'abord par la schématisation spatio-temporelle du phénomène morphogénétique, ensuite par l'analyse causale des processus formateurs.

Les éléments idéalistes, et donc métaphysiques, de cette justification philosophique du programme rouxien, nous seraient d'un bien faible intérêt s'ils ne relevaient que d'un univers de représentation épistémologiquement équivalent à son pendant matérialiste, c'est-à-dire selon lequel la fondation dogmatique de l'heuristique mécaniste était également assurée. Fortement marquée par la mathématisation et la détermination géométrique, la représentation

633 *Ibid.*, p. 6.

634 Texte original: *Kinematik und Kinetik zusammen ergeben die Mechanik der Entwicklung.*, *Ibid.*, p. 51.

théorique de la rationalité scientifique déborde pourtant chez Driesch de la simple appréhension plus ou moins schématique de facteurs causaux. À cet égard, il est plus près de His lorsque celui-ci affirme, par exemple, qu'il faut se représenter « la croissance de chaque partie du germe en tant que fonction de l'espace et du temps »⁶³⁵. Ici, « fonction » n'a pas le sens physiologique habituel qui consiste en l'attribution d'une tâche à une partie au sein d'un tout, mais renvoie plutôt à une corrélation mathématique entre différentes grandeurs. Il est donc vraisemblable que Driesch voyait en *Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie* (Étude mathématico-mécanique des problèmes morphologiques de la biologie 1891) l'occasion d'affecter à l'*Entwicklungsmechanik* de nouvelles assises conceptuelles et théoriques d'interprétation. Car, bien qu'il se fasse apôtre de la méthodologie rouxienne, Driesch ne plaide jamais en faveur de la théorie du développement en mosaïque. Au contraire, il insiste sur la nécessité de faire *tabula rasa* de l'ensemble des hypothèses et théories qui concernent le développement. Avant même l'entrée de Driesch sur la scène expérimentale, les différences d'approche entre Roux et ce dernier allaient conditionner des réceptions fort divergentes de ses premiers résultats. Enfin, elles ne seront pas non plus étrangères à son aboutissement vitaliste.

b) La Theilbildung et l'effet de pression : la réfutation de la thèse Roux-Weismann

Dans *La continuité du plasma germinatif* (1885), Weismann attribuait la différenciation cellulaire à l'idioplasme nucléo-somatique. Selon cet argumentaire, la différenciation prouvait que la constitution idioplasmique des cellules embryonnaires s'éloignait progressivement de celle de l'œuf fécondé. Par ce raisonnement, s'en suivait que « les noyaux des deux premières sphères de segmentation ne peuvent pas contenir le même idioplasma que celui du premier noyau de segmentation »⁶³⁶. Roux avait conclu que la production de moitiés d'embryon de grenouille à partir d'un seul blastomère du stade II constituait une preuve expérimentale en appui à cette thèse. Or, l'appel à la « table rase » de Driesch semble indiquer qu'il anticipait un

635 His cité par Driesch : [...] *das Wachstum jedes Teiles des Keims als Funktion von Ort und Zeit darzustellen. Ibid.*, pp. 3, 4.

636 Weismann, A. (1892). *La continuité du plasma germinatif* (Traduit par H. Varigny) *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (p. 157-244). Paris: C. Reinwald, p. 192.

dénouement différent avec l'oursin des mers. Car bien qu'il se soit montré fort critique envers le programme de Haeckel, Driesch connaissait probablement les données expérimentales remarquables de son idole de jeunesse, obtenues plus de vingt ans avant les siennes. Certains historiens comme Y. Delage⁶³⁷, E.S. Russell⁶³⁸ et F. Churchill⁶³⁹, ont considéré cette fréquente omission de l'histoire de l'embryologie digne de mention. Plus récemment, Robert Richards s'est affairé à la détermination de la nature et de la portée exactes de ces recherches ainsi qu'à leur mise en contexte épistémologique.

Afin d'assurer un soutien empirique aux thèses défendues dans sa *Morphologie générale*, Haeckel avait effectué une série d'altérations du développement de différentes espèces de siphonophores (1869)⁶⁴⁰ par la modification de la température de l'eau, de la lumière ambiante, des niveaux de salinité, ou encore en secouant vigoureusement le contenant dans lequel se trouvait l'embryon. Ces expériences s'apparentaient à celles que C. Dareste avait mises en œuvre dans le cadre d'un « transformisme expérimental »; mais en plus de révéler les possibles variations évolutives que contiendraient virtuellement les plans d'organisation des espèces actuelles, les formes tératologiques – cette fois-ci embryonnaires – seraient susceptibles d'afficher des régressions ancestrales ou des traits d'espèces parentes, restés cachés en cas de simples comparaisons morphologiques. Consolidant la loi biogénétique de la recapitulation, Haeckel identifia en effet plusieurs formes palingéniques parmi ces monstruosité qui firent l'objet d'inférences généalogiques, mais une intervention anticipant cette fois la méthode directe de Fol et Warynski lui procura un succès d'un tout autre ordre.

À l'aide d'une aiguille fine, il disséqua des embryons âgés de deux jours en différents groupes de cellules. Après le sixième jour, certaines moitiés, de même que certains tiers et quarts d'embryon, avaient reconstitué les parties manquantes et formaient des larves complètes de tailles réduites, bien que plusieurs aient présenté un retard atypique de développement.

637 Delage, Y. (1895). *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*. Paris: C. Reinwald, p. 100.

638 Russell, E. S. (1916). *Form and Function*. London: John Murray, p. 317.

639 Churchill, F. B. (1966). *Wilhelm Roux and a Program for Embryology*. (Université Harvard, Cambridge), p. 108.

640 Haeckel, E. (1869). *Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonoren*. Utrecht: Van der Post Jr. Ayant soumis cette monographie au concours de la *Société d'Utrecht pour les arts et les sciences*, Haeckel y remporta la médaille d'or. Pour une analyse complète de ces recherches, Richards, R. J. (2008). *The Tragic Sense of Life: Ernst Haeckel and the Struggle over Evolutionary Thought*. University of Chicago Press, pp. 180-188.

Comme le signala Richards⁶⁴¹, il aurait été pertinent de s'interroger sur la totipotence des cellules embryonnaires, c'est-à-dire la capacité de chacune d'entre elles de produire un organisme complet. Mais une telle découverte dépend d'une problématisation particulière de l'ontogenèse, à savoir la question de sa préformation ou de son épigenèse. Du point de vue de Haeckel, il était clair que von Baer avait résolu ce vieux problème. Comme en témoigne sa correspondance avec Darwin, il vit plutôt en l'« extrême polymorphisme » des siphonophores « la plus excellente démonstration de la théorie de la descendance »⁶⁴². En effet, les phénomènes ne répondent la plupart du temps qu'aux questions qu'on leur pose.

Pour sa part, Driesch célébra d'entrée de jeu la perspicacité de Roux dans sa distinction « entre l'évolution [préformation], ou métamorphose de la diversité, et l'épigenèse, ou néoformation de la diversité », avant d'ajouter que ce dernier « avait tranché la question, pour l'œuf de grenouille, en faveur de l'évolution »⁶⁴³ à la suite de la production notoire de ses demi-embryons. La tâche imminente des *Entwicklungsmechaniken* était donc de soumettre d'autres espèces à ce type d'intervention et d'évaluer la portée des résultats obtenus par Roux. À cet égard, l'oursin des mers s'est surtout démarqué à la fois pour sa grande résistance aux altérations de ses conditions d'élevage et pour des raisons techniques. Dans l'optique de répartir les rôles génétiques respectifs du protoplasme et du noyau⁶⁴⁴, les frères Hertwig étaient parvenus, en secouant violemment les œufs au moment opportun, à séparer certaines parties d'œufs non fécondés et à les élever de manière indépendante. Il était donc possible d'appliquer cette méthode afin d'isoler les deux premiers blastomères de l'œuf en segmentation, et ainsi d'évaluer la théorie mosaïciste d'une façon particulièrement élégante.

En 1891, Driesch procéda donc à l'opération sur près de cent œufs d'*Echinus* en segmentation et environ cinquante survécurent aux lésions provoquées par l'agitation. Au stade normal de seize cellules, la plupart des demi-blastulas résultantes étaient tout à fait conformes aux résultats de Roux; mais dans un stade plus avancé, Driesch obtint des blastulas typiques dont la taille était réduite de moitié; trois devinrent finalement des larves parfaitement

641 *Ibid.*, p. 186.

642 *Ibid.*, p. 188.

643 Driesch, H., *Les oeufs à régulation des échinodermes*, pp. 132, 133.

644 Hertwig, O., & Hertwig, R. (1887). Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter den Einfluss äusserer Agentien. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 20, p. 478.

normales, hormis la réduction de taille. Réfutant la thèse de Weismann, Driesch affirma la totipotence des deux premiers blastomères, car chacun « est capable de produire une larve normalement développée, de forme entière et donc une formation partielle [*Theilbildung*], pas une demi-formation »⁶⁴⁵. Ce dénouement spectaculaire allait dissocier l'*Entwicklungsmechanik* du dogme préformationniste, lançant le débat qui marquera la biologie développementale des années 1890. L'anomalie cruciale concerne la notion de post-génération. Si celle-ci représentait, dans le cadre de l'expérience de Roux sur la grenouille, une explication viable – quoique toujours problématique – de la revitalisation de la moitié opérée, sa version initiale apparaît impuissante face à la restitution complète d'une moitié de blastula inexistante, face à la réorganisation morphogénétique d'un matériel embryonnaire en plein cours de développement.

N'ayant pas observé cette « formation partielle » [*Theilbildung*] à l'œuvre, Driesch comprend qu'elle doit procéder au repli de l'ouverture de la demi-blastula (figure 15). Que cette fermeture s'accomplisse par le rapprochement et la fusion des côtés adjacents (M_o et M_u), ou par

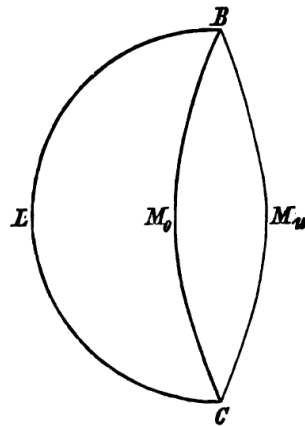


Figure 15: Représentation schématique de l'hémisphère du demi-blastula. *L* matériel du côté gauche; *B* et *C* pôles du plan médian; M_o et M_u rebords adjacents de la région médiane. (Driesch 1892 I)

ceux des pôles animal et végétal (*B* et *C*), l'opération engendrerait dans les deux cas une redistribution majeure des destins organogénétiques des parties de l'ensemble de l'hémisphère. Dans le premier cas, le matériel situé en M_o et M_u , normalement destiné à la région médiane, formerait désormais le côté droit. Le scénario d'un rapprochement des pôles possède des difficultés encore plus considérables, impliquant une repolarisation de l'embryon, où le côté gauche se muterait en région inférieure ou supérieure. L'arrangement topographique global étant dans tous les cas reconfiguré, Driesch réfute l'idée que le rôle des blastomères serait assigné à l'avance chez l'oursin⁶⁴⁶. Doutant de la mort de la partie lésée par Roux lors de sa

645 Driesch, H., *Les oeufs à régulation des échinodermes*, p. 140.

646 Driesch, H., *Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermentwicklung*, p. 172.

célèbre intervention, il prédit même qu'un isolement complet des blastomères de la grenouille mènerait au même résultat.

Ami et collaborateur de Driesch, le zoologiste américain E. B. Wilson apporta l'année suivante une contribution complémentaire en employant cette méthode de la « secousse » sur les œufs de l'*Amphioxus* afin d'y séparer des blastomères en cours de segmentation⁶⁴⁷. Il put ainsi produire des « formations doubles » à partir des deux premiers blastomères, c'est-à-dire deux embryons jumeaux de taille réduite. Il parvint à des résultats analogues à partir de blastomères isolés du stade 2 (4 cellules), mais le développement n'allait jamais au-delà de la fermeture du blastopore, apparemment par manque de matériel nutritif. Par contre, le développement d'un blastomère isolé de stade 3 (8 cellules) n'atteignait jamais la gastrulation, vraisemblablement pour d'autres raisons; comme ces blastomères sont, au moment de leur séparation, déjà différenciés en macromères et micromères, Wilson estime que les derniers ne contiennent que les *Anlagen* de l'ectoblaste. Prudent, il émet l'hypothèse que la totipotence des blastomères chez l'*Amphioxus* s'arrête donc au stade 2. Or, l'aspect le plus significatif de la contribution de Wilson réside dans l'atteinte du développement normal à partir d'un seul blastomère tout en évitant le stade initial « en mosaïque », caractéristique des productions de Roux et de Driesch. Par une analyse des premières segmentations suivant l'intervention expérimentale, Wilson démontre que la différenciation des micromères et des macromères, de même que les angles de segmentation des blastomères isolés, correspond au développement normal d'un embryon complet :

*[...] the development of an isolated blastomere of the 2-celled stage of Amphioxus is not, as in the frog, at first a half-development afterwards completed by a process of regeneration ("post-generation", Roux). The isolated blastomere develops as a unit, not as a half-unit; and the cells to which it gives rise cannot be individually identified with those of a normal embryo-half. The development is transformed from the beginning.*⁶⁴⁸

Ces observations semblent miner la possibilité de prouver expérimentalement l'existence même d'une auto-différenciation typique des premiers blastomères chez l'*Amphioxus*, compromettant une possible universalisation de la théorie mosaïciste sur des bases empiriques.

La même année, Driesch consolida notamment ses conclusions par une méthode

647 Wilson, E. B. (1892). On multiple and partial development in *Amphioxus*. *Anatomischer Anzeiger*, 7, 732-740.

648 Souligné par Wilson, *Ibid.*, p. 740.

évaluant les « effets de pression » [*Druckwirkungen*]⁶⁴⁹ sur le développement. En comprimant entre deux plaques de verre des œufs en cours de segmentation dans différentes directions et en relâchant la pression à différents stades, il était possible d'exploiter « une diversité infinie de positions »⁶⁵⁰ et d'appliquer les questionnements de Pflüger sur l'isotropisme au niveau de la blastula. Si l'on suit la généalogie cellulaire dans les premiers stades, les œufs d'oursin affichent ainsi une topographie à ce point déviée de leur répartition spatiale typique qu'ils auraient dû engendrer, conformément à la théorie du développement en mosaïque, des produits tératologiques tout à fait surprenants. Avec seize cellules, Driesch créa par exemple une blastula avec deux mésomères à chaque extrémité polaire, tandis que ceux-ci forment seulement le pôle animal en situation normale. Persuadé que l'archentéron [*Urdarm*] était d'origine mésomérique, il s'attendait donc à obtenir une étrange gastrula en forme de cigare, pourvue d'un archentéron à chaque pôle : cette fois encore, il obtint plutôt une larve parfaitement normale⁶⁵¹.

Arrivant à des résultats similaires avec la grenouille, O. Hertwig y vit la falsification définitive de ce qu'il nommera la thèse « Roux-Weismann », ensemble théorique regroupant le développement en mosaïque et la division inégale des qualités idio-somatiques comme facteur déterminant de la différenciation cellulaire :

*If the doctrine of Roux and Weismann be true, and the successive divisions by which nuclei – qualities according to which the masses of protoplasm surrounding them become different and definite parts of the embryo – what a pretty set of malformations must result from eggs in which the nuclear matter has been shuffled about so wantonly! As such malformations do not occur, it is plain that the doctrine is untenable.*⁶⁵²

Le verdict était clair : dans sa configuration actuelle, la théorie mosaïciste ne résistait pas à l'épreuve des faits. La mise en lumière du renouvellement adaptatif et téléo-dirigé de la destinée ontogénétique des blastomères avait rapidement propulsé l'*Entwicklungsmechanik* vers la démonstration spectaculaire de leur plasticité inespérée dans les stades initiaux du développement. Nous croyons néanmoins que Roux, ayant relevé un défi à la taille de ses

649 Driesch, H. (1893). *Entwicklungsmechanische Studien*. III-VI. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 55, p. 17.

650 *Ibid.*, p. 19.

651 Sander, K. (1997). Shaking a concept: Hans Driesch and the varied fates of sea urchin blastomeres. Dans K. Sander (dir.), *Landmarks in Developmental Biology 1883-1924* (pp. 29-31). Berlin: Springer, p. 31.

652 Hertwig, O. *The Biological Problem of To-Day*, p. 60.

talents de théoricien, parvint à assimiler les anomalies les plus sérieuses en retravaillant son modèle post-génératif derrière les portes du phénomène.

7.2 Roux et la sauvegarde de la théorie mosaïciste

a) Préformation et épigénèse : de problème à modes opératoires du développement

C'est dans *Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen (Du travail en mosaïque et des nouvelles hypothèses sur le développement 1893)*⁶⁵³ qu'il défendra son socle théorique contre ses pairs les plus critiques (Driesch et O. Hertwig) qui, élaborant des modèles d'explication rivaux, l'associeront sans hésitation au camp préformationniste. Ironie du sort, celui qui avait relancé la problématique classique du développement dénonce désormais cet amalgame simpliste et rappelle qu'il a été l'un des premiers à lever le voile sur les différents types d'adaptation fonctionnelle, incluant les phénomènes de différenciation corrélative. Soit. Mais la théorie mosaïciste assimile la différenciation à l'explicitation d'une diversité *typique* et préalablement implicite, cantonnant l'épigénèse à un rôle adaptatif. Si Roux réitère le caractère épigénétique des stades tardifs du développement, il insiste surtout sur « le travail en mosaïque » [*Mosaikarbeit*] qui caractérise les premiers stades, la mosaïque étant clairement définie comme un tout composé de plusieurs parties auto-différenciatrices⁶⁵⁴. Une fois de plus dans l'histoire de la biologie développementale, la question « Préformation ou épigénèse? » apparaît pour lui résolue par l'intellection des deux modes opératoires qui sont symbolisés par ces alternatives : auto-différenciation et différenciation corrélative, préformation et épigénèse, se trouvent en réalité diversement combinées dans un ensemble d'effets, dont le caractère composite est analogue aux phénomènes inorganiques⁶⁵⁵. Rattrapé par sa propre création heuristique, Roux conçoit désormais sa formulation dichotomique comme une entrave à l'analyse de la mécanique du développement, dont le but ultime est la détermination

653 Cette défense s'articulera essentiellement dans Roux, W. (1895). *Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen* [1893]. Dans *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (Vol. 2, pp. 818-871). Leipzig: Wilhelm Engelmann;

654 *Ibid.*, p. 821.

655 *Ibid.*, p.825.

cartographique des sources énergétiques à l'origine des différents phénomènes morphogénétiques.

Mais en dénonçant le préformationnisme, Driesch et O. Hertwig récusent précisément deux éléments de la théorie rouxienne : (1) l'association d'un mode opératoire, soit le travail en mosaïque, à un développement idéalisé comme « typique », où la coordination de parties auto-différenciées assurerait à la préformation une part majeure de l'équation; (2) la déduction de la division inégale des qualités héréditaires comme explication mécanique de ce travail en mosaïque. La sauvegarde de ces éléments se jouera en effet sur la notion de post-génération, car le sort du néo-préformationnisme repose sans doute sur sa capacité à absorber les nouvelles anomalies révélées d'abord par Driesch. Roux en est tout à fait conscient; loin de mettre en doute leur crédibilité – comme le fera Weismann – il percevra d'emblée ces expériences en toute continuité avec les siennes. Dans sa contribution à *l'Entwicklungsmechanik*, Driesch n'aurait fait que dévoiler la promptitude de l'oursin à post-générer les parties manquantes de l'embryon. La précocité de l'exécution et la portée de cette faculté étant relatives à chaque groupe phylétique, les mammifères occuperaient par exemple le pôle inférieur sur l'échelle de la post-génération. De plus, la persistance de la partie détruite lors de l'intervention de Roux (1888) n'aurait pas, contrairement à ce qu'avait suggéré Driesch, retardé la régénération de sa partie complémentaire et ainsi conditionné la formation inédite d'une demi-gastrula de grenouille; la reproduction par Chabry de diverses mosaïques à partir de blastomères isolés sert ici de preuve. Ainsi, l'utilisation de la substance désagrégée reste toujours secondaire et superflue au processus post-génératif. Si la différenciation adaptative est corrélative, elle dépend unilatéralement de la partie saine, l'utilisation de la partie inanimée ne représentant qu'une manifestation tardive d'une post-génération en cours.

b) L'Umdifferenzierung en tant que post-génération complexe

Malgré tout, la *Theilbildung* décrite par Driesch demeure tout à fait distincte du modèle post-génératif que nous présente Roux dans *De la production artificielle de demi-embryons* (1888), où la différenciation de la partie saine est épargnée par le processus adaptatif et

poursuit son évolution typique. Dans *Du travail en mosaïque* (1893), Roux précise et élargit ce modèle pour y inclure les cas de « réarrangement globale » du développement [*Umordnung*], qui se traduisent par une *re-différenciation globale* [*Umdifferenzierung*]⁶⁵⁶ de l'ensemble des parties. Ce type supérieur d'auto-régulation ne serait pas nécessaire à la régénérescence d'une partie individualisée comme un métamère ou un organe simple qui s'alimente de nutriments provenant d'une source externe. Par contre, la réutilisation d'un matériel en plein développement ne peut s'opérer qu'en vertu d'un tel processus. Ainsi, l'*Umdifferenzierung* concernerait non seulement les productions expérimentales de Driesch, O. Hertwig et E. B. Wilson, mais également nombre d'études plus anciennes sur la régénération, dont les travaux fondateurs d'Abraham Trembley sur le polype d'eau douce (1744).

À l'époque, Haller avait d'ailleurs été frappé par la polyvalence fonctionnelle des segments du polype, dont chacun peut reconstituer de diverses manières l'organisme dans son intégralité. Il ne s'agit pas seulement de la totipotence manifeste de ces tissus, car comme l'explique F. Duchesneau, « dans le nouvel ensemble, le segment peut changer lui-même de fonction et, par conséquent, selon le mécanisme boerhaavien, cela ne pourrait signifier autre chose, sinon que la structure elle-même a subi un changement radical »⁶⁵⁷. À la lumière de la théorie cellulaire et des récentes avancées morphologiques, ce changement de fonction serait encore traduit par une transformation structurale, mais celle-ci doit désormais s'accomplir par une re-différenciation complète du matériel protoplasmique des cellules concernées. Dans cette optique, Roux conclut que « le processus de cette régénération des segments de l'hydre adulte est donc très semblable à la post-génération d'une demi-blastula de l'échinoderme »⁶⁵⁸. En assimilant la découverte de Driesch à ce prototype historique de la régénération, le fondateur de l'*Entwicklungsmechanik* réduit habilement son caractère inédit et surtout, son potentiel de falsification. Il parviendra même à inverser sa signification épistémologique pour en faire un cas illustratif du travail en mosaïque.

En effet, Roux concède désormais la totipotence des blastomères indifférenciés. Mais

656 *Ibid.*, pp. 836, 841.

657 Duchesneau, F. (2012). *La Physiologie des Lumières: empirisme, modèles et théories*. Paris: Classiques Garnier, p. 404.

658 Texte original : *Der Vorgang dieser Regeneration von Stücken der erwachsenen Hydra ist also sehr ähnlich dem der Postgeneration einer Semiblastula des Echinodermen*. Roux, W., *Ueber Mosaikarbeit*, p. 836.

cette faculté n'entre pas en contradiction avec le travail en mosaïque caractéristique du développement typique, car elle repose sur un matériel chromatique *de réserve*, dont le relais peut être, à partir d'un certain stade, enclenché par un trouble [*Defekt*] qui provoque une réaction adaptative. Selon l'expérience de pensée suivante, deux lignées de cellules embryonnaires peuvent atteindre le même état de différenciation, mais en employant des modes opératoires distincts. Enclenché par l'acte de fécondation, le développement de la première sera typiquement en mosaïque et mené par la division qualitativement inégale de son matériel héréditaire principal. Stimulé par un trouble particulier, le développement de la seconde sera atypique, corrélatif et impliquera l'intervention plus ou moins rapide d'un matériel de réserve. Logeant également dans le noyau, ce matériel est reproduit et réparti également entre les cellules pendant leur division, du moins jusqu'au stade 3 de la segmentation (par la suite, le potentiel épigénétique apparaît de plus en plus restreint par la spécialisation des feuillettes). Ce dédoublement du matériel héréditaire répond à un principe explicitement formulé, selon lequel toute « capacité » [*Leistung*] particulière est attribuable à un matériel [*Material*] particulier⁶⁵⁹. Ce principe contredit le modèle idioplasmique de Nägeli – la même structure idioplasmique pouvait être à l'origine d'une variété infinie d'effets morphogénétiques – mais ni Roux, ni Weismann n'avait adopté ce modèle. En identifiant les qualités héréditaires à des unités élémentaires du vivant, qu'il nomme désormais « idioplasons », Roux semble adopter – sans véritablement la préciser – une conception analogue à la théorie pangénétique de Hugo de Vries (1889), ou encore à celle des déterminants de Weismann (1892), que nous verrons plus amplement au point suivant (7.3).

L'exploitation théorique de l'invisible permet donc à Roux d'expliquer la totipotence largement démontrée des blastomères par l'activité circonstancielle de groupes d'*Anlagen* distincts, tout en préservant l'essentiel de la thèse mosaïciste. Selon F. Churchill, cette solution ne doit pas être perçue comme *ad hoc*, car l'idée d'une substance embryonnaire de réserve s'inscrivait déjà dans la théorie rouxienne depuis *La Lutte des parties*⁶⁶⁰. Cette observation historique est juste, mais n'explique pas pourquoi la manœuvre de Roux demeure rationnelle,

659 « Soweit diese beiderlei besonderen „Leistungen“ an besonderes „Material“ gebunden sind, werden wir, [...] ». *Ibid.*, p. 832.

660 Churchill, F., *Wilhelm Roux and a Program of Embryology*, p. 183.

empiriquement fondée et scientifiquement légitime. Nous avancerons deux raisons qui vont en ce sens. En premier lieu, la demi-blastula générée par Driesch à partir d'un blastomère isolé d'oursin dissipa les doutes qui planaient sur la célèbre expérience de Roux (1888) quant à l'indépendance véritable du demi-embryon de grenouille par rapport à sa partie voisine en décomposition. Bien que la post-génération se soit amorcée plus tôt chez l'oursin que chez la grenouille, l'auto-différenciation des premiers blastomères avait été empiriquement démontrée et sans équivoque, corroborant ainsi les résultats de Chabry. Dans cette perspective, la prouesse expérimentale qui se présentait d'abord comme la falsification cruciale du mosaïcisme apparaît désormais comme son plus grand allié. Encore une fois, l'argument économique prévaut : si l'auto-différenciation est suffisante au développement normal d'une partie, pourquoi l'ontogenèse, où règne la sélection interne des parties, opérerait-elle pour une différenciation corrélative complexe et obscure? À cet égard, l'expression « développement direct » parle d'elle-même : pourquoi l'ontogenèse prendrait-elle des détours, sinon à des fins adaptatives? À la fin de son article sur le développement partiel de l'*Amphioxus*, Wilson admettait alors qu'il était toujours possible d'expliquer l'absence de demi-blastula dans ce dernier cas en rétrocedant l'activation du processus régénératif aux instants suivant l'intervention⁶⁶¹. Il était donc permis de conjecturer l'auto-différenciation typique des premiers blastomères de l'*Amphioxus* sans qu'elle ne soit jamais observée. En définitive, l'enjeu théorique de l'*Entwicklungsmechanik* est de répartir rationnellement ce qui est respectivement de l'ordre du typique et de l'atypique à partir de la production théoriquement orientée de l'anormal.

En second lieu, la compréhension de l'auto-différenciation comme unique mode opératoire du développement typique était favorisée par l'association conceptuelle entre la différenciation corrélative et la régénération. En effet, les cas prototypiques de régénération, tels que la régénérescence d'une partie d'un polype ou celle d'un membre coupé d'une salamandre, étaient tous compris comme des formes d'adaptation fonctionnelle impliquant l'actualisation de dispositions morphogénétiques. La nature même de l'*Entwicklungsmechanik* prêtait à cette association, car la différenciation corrélative était forcément dévoilée par

661 Wilson, E. B., *On Multiple and Partial Development*, pp., 739, 740.

l'entremise d'une altération tératologique du développement : elle était donc interprétée comme une réaction adaptative de l'organisme. Cette association permit à Roux de transformer la dualité haeckelienne entre l'hérédité et l'adaptation en modes distincts de différenciation et ainsi fonder un système robuste d'explication, capable de rendre compte de l'ensemble des données expérimentales obtenues par ses pairs et lui-même. Certes, l'explication mécanique de la mosaïque, centrée sur la distribution inégale des *Anlagen* somatiques, relevait toujours de l'hypothèse. Compatible avec une synthèse néo-darwinienne de la biologie, ce système assurait néanmoins, sans faire fi des phénomènes épigénétiques et de leur immense complexité, une certaine intelligibilité d'un développement typique prédéterminé par l'hérédité.

Pour satisfaire aux exigences de la *Theilbildung*, Wilson remarquait cependant que le concept de « régénération » devait être repensé. Reconnaître la spécificité processuelle de la formation partielle en y apposant des termes comme *Umordnung* ou *Umdifferenzierung* représente certainement un premier pas vers sa problématisation, mais Roux lui-même avouait que la nature et la portée des corrélations qu'elle suppose restaient totalement inconnues. L'interaction cellulaire nécessaire à l'activation téléo-dirigée de l'idioplasson de réserve avait-elle lieu seulement au moment de la détection du trouble, pendant ou jusqu'à la fin du processus de re-différenciation?⁶⁶² Était-elle exclusivement liée aux cellules avoisinant la zone affectée, à une zone périphérique élargie ou était-elle dépendante de l'ensemble du tout organique?

c) L'axiome drieschéen et la généralisation de la différenciation corrélative

Rejetant la discrimination rouxienne entre les modes opératoires typique et atypique, Driesch adhéra à une différenciation corrélative globale et la généralisa aux premiers stades de tout développement organique. Selon lui, « la position relative d'un blastomère au sein du tout déterminera probablement et de manière générale ce qui en ressortira; si elle s'avère différente,

⁶⁶² Roux, W., *Ueber Mosaikarbeit*, p. 839.

elle engendrera autre chose. Autrement dit, sa relation prospective est une fonction de son emplacement ».⁶⁶³ Par fonction, il faut ici entendre une corrélation entre deux variables ($x=f[y]$), soit la localisation d'un blastomère et le destin morphogénétique de sa future lignée. Ainsi, l'idéal physico-mathématique de la méthode scientifique, trait spécifique de l'approche drieschéenne, annonce une rupture hésitante, progressive mais inachevée avec le projet analytique d'une cinétique du développement. À ce stade (1893), Driesch oppose déjà la recherche de corrélations dites « prospectives » qui constituent les paramètres fonctionnels à l'intérieur desquels la formation organique chemine vers sa réalisation normale, à celle, adoptée par Roux, des mécanismes causaux qui seraient impliqués, dénommés « relations rétrospectives »⁶⁶⁴.

Par ailleurs, l'idée de His, selon laquelle la croissance de chaque partie du germe serait la fonction de l'espace et du temps, apparaît comme l'équivalent préstructuraliste de l'axiome drieschéen. Dans un contexte où la *Theilbildung* invalide tant le principe d'une prélocalisation d'ébauches du disque germinale qu'une différenciation en mosaïque fondée sur la phylogénie cellulaire, Driesch fera appel à l'unité téléologique du système ontogénétique afin d'expliquer la régulation de la différenciation en conformité avec l'organisme typique. De l'aveu même de Driesch, il s'agit d'un recul de la rationalité mécanique devant la complexité inattendue de la corrélation différenciatrice. Face à des effets téléo-dirigés non-assimilables à des modèles mécaniques connus, l'élaboration théorique allait céder aux tensions inhérentes à la cohabitation de cette double rationalité, téléologique et mécanique, et embrasser une issue néo-vitaliste sans complexes, sans nostalgie de la réconciliation.

Avant d'aborder plus amplement la solution de Driesch, nous aurons quelques mots pour la refonte du préformationnisme weismannien de 1892. Mettant en évidence l'insuffisance de la rationalité mécanique dans les cas de régénération complexe, ce nouveau modèle de Weismann provoqua l'assaut de ses adversaires contre la position néo-préformationniste, d'où son importance capitale.

663 Texte original: *Die relative Lage einer Blastomere im Ganzen wird wohl ganz allgemein bestimmen, was aus ihr hervorgeht; liegt sie anders, so giebt sie auch Anderem den Ursprung; oder anders gesagt : ihre prospektive Beziehung ist eine Funktion des Ortes.* Driesch, H. (1893). *Entwicklungsmechanische Studien. III-VI*, p. 39.

664 *Ibid.*, p. 35.

7.3 L'hérédité en mosaïque (1892) : Weismann et la nature intime du plasma germinal

Avec *Le plasma germinal* (1892), la synthèse weismannienne passe d'une théorie générale de l'hérédité à un vaste système biologique d'une cohérence et d'une étendue dignes de la *Morphologie générale* de Haeckel. Afin de faire de cet ensemble théorique « le faisceau le plus solide qui », selon Y. Delage, « ait encore été présenté comme théorie de l'Hérédité »⁶⁶⁵, Weismann intégra les principes de la *Intracellulare Pangenesis* (*Pangénèse intracellulaire* 1889)⁶⁶⁶ du botaniste hollandais Hugo de Vries (1848-1935) à sa théorie idioplasmique de l'hérédité désormais « micromériste »⁶⁶⁷; sorte d'atomisme du monde organique, le micromérisme consiste en l'idée que les phénomènes vitaux reposent ultimement sur des unités organiques qui possèdent les propriétés élémentaires du vivant comme la nutrition, la croissance et la reproduction, et dont la composition élémentaire marque la frontière entre l'organique et l'inorganique. La représentation pangénétique permettra notamment à Weismann de préciser, en conformité avec les dernières précisions histologiques sur la mitose et la méiose, la structure intime du plasma germinal et son fonctionnement. Surtout, elle mettra en évidence ce qui était resté schématique, voire métaphorique (l'analogie militaire) dans la mouture de 1885 : la relation entre la répartition inégale des *Anlagen* lors des divisions cellulaires et la différenciation. Armé d'un système théorique complet, Weismann soumettra, contrairement à Roux, une explication à la fois néo-darwinienne et mécanique des processus régénératifs, et ce en toute continuité avec la différenciation en mosaïque. Ayant ainsi matérialisé et généralisé le développement en mosaïque, cette nouvelle théorie idioplasmique applique la logique préformationniste jusqu'aux moindres détails de l'activité cellulaire. Si elle offre ainsi une intelligibilité sans précédent des phénomènes biologiques conformément à la rationalité mécanique, elle expose également les limites épistémologiques de son emploi

665 Delage, Y., *La structure du protoplasma*, p. 706.

666 De Vries, H. (1889). *Intracellulare Pangenesis*. Iéna: Gustav Fischer.

667 Le micromérisme possède une longue histoire, passant entre autres par Démocrite, Maupertius, Erasmus Darwin, Herbert Spencer et de manière significative, Charles Darwin. Holmes considère la théorie plastidulaire de Haeckel comme micromériste, bien que les plastidules ne se reproduisent pas par division. Dans le cas de Nägeli, on peut difficilement parler d'une reproduction des micelles. Holmes, S. J. (1948). Micromerism in biological theory. *Isis*, 39(3), 145-158.

exclusif face à un objet qui lui résiste immanquablement. Ce faisant, elle deviendra la cible prioritaire d'O. Hertwig dans sa défense d'une réinterprétation épigénétique de l'ensemble des phénomènes héréditaires et développementaux (1894). Nous entamerons ce point par une brève esquisse de la théorie pangénétique de de Vries, pour ensuite concentrer notre analyse sur l'architecture renouvelée de l'idioplasme chez Weismann et sa fonction dans les phénomènes régénératifs. Cela complètera le portrait du néo-préformationnisme précédant la redécouverte de l'hérédité mendélienne.

a) *La théorie pangénétique de De Vries*

Après avoir étudié la botanique à Leyde et ensuite à Heidelberg, Hugo De Vries⁶⁶⁸ profita de la recommandation de l'illustre botaniste Julius Sachs afin d'obtenir un poste de *Privatdozent* à l'Université de Halle. Déçu par le manque d'intérêt que suscitent ses recherches dans ce milieu, il deviendra finalement le premier professeur en physiologie des plantes de l'histoire des Pays-Bas, enseignant à la nouvelle Université d'Amsterdam à partir de 1877. Dans les années 1890, il délaisse les recherches physiologiques pour étudier la question de l'hérédité et de la variation chez les plantes. Si l'histoire retient d'abord sa redécouverte des lois de Mendel et sa théorie de la mutation (*Die Mutationstheorie*, 1901-1903), sa *Pangénèse intracellulaire*⁶⁶⁹ initia cette réorientation par une revue critique des travaux de Spencer, Darwin, Nägeli et Weismann dédiés à la question héréditaire. Bien qu'elle n'ait pas généré l'enthousiasme espéré par son auteur, son influence dans les années 1890 sur la représentation théorique de l'hérédité chez ses contemporains est comparable à celle qu'avait exercée la théorie idioplasmique de Nägeli vers 1885. Certains de ses principes se retrouvent donc d'une

668 Pour plus de détails biographiques : Pas, P. W. v. d. (1975). Vries, Hugo De. Dans C. Gillispie (dir.), *Dictionary of Scientific Biography* (Vol. 14, pp. 95-105). New York: Scribner. cf : Zevenhuizen, E. (1998). Hugo de Vries: life and work. *Acta Bot. Neerl.*, 47(4), 409-417.

669 Il existe une littérature plus ou moins substantielle sur la théorie pangénétique de De Vries. Parmi les sources les plus pertinentes, Delage, Y., *La structure du protoplasma*, pp. 645-663; Darden, L. (1976). Reasoning in scientific change: Charles Darwin, Hugo de Vries, and the discovery of segregation. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, 2, 127-169; Stamhuis, I. H., Meijer, O. G., & Zevenhuizen, E. (1999). Hugo de Vries on heredity, 1889-1903: statistics, Mendelian laws, pangenesis, mutations. *Isis*, 90(2), 238-267; Stamhuis, I. H. (2003). The reactions on Hugo de Vrie's *Intracellular Pangenesis*; the discussion with August Weismann. *Journal of the History of Biology*, 36, 119-152.

façon ou d'une autre dans l'élaboration théorique de Roux, Weismann, Driesch et O. Hertwig : ils participèrent ainsi au façonnement de la trajectoire conceptuelle de la préformation et de l'épigenèse.

Le centre de la théorie pangénétique de De Vries fut constitué à partir d'une réappropriation de la conjecture sur l'hérédité que Darwin avait élaborée dans *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (*De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication* 1868) dans le but d'expliquer et d'unifier un ensemble de phénomènes comme les modes de reproduction sexuée et asexuée, la régénération, la variation et les atavismes. Darwin y postule l'existence d'une semence cellulaire appelée *gemma* dont chacune serait porteuse de l'ensemble des caractères spécifiques de chaque cellule. Représentant collectivement l'ensemble de l'organisme, ces gemmes seraient transmises par division cellulaire et circuleraient librement dans les substances extra-cellulaires lors de la formation des agrégats polygéniques dont le spermatozoïde et l'ovule représenteraient les structures définitives dans le cas de la reproduction sexuée. N'établissant pas de ségrégation entre les caractères acquis et les caractères héréditaires, cette théorie « pangénétique » (génération à partir du tout) offrait ainsi une explication physiologique provisoire de l'hérédité des caractères acquis.

Adhérent à une ségrégation relative entre la ligne germinale et le *soma* (qui n'est pourtant pas fondée sur une différenciation entre deux types de plasma nucléaire), De Vries est pour sa part persuadé de l'impossibilité mécanique d'une transmission de caractères somatiques vers le noyau des cellules germinales. Par contre, Darwin avait compris que, conformément aux études sur l'hybridité des plantes, les caractères varient souvent séparément⁶⁷⁰. Selon De Vries, chaque caractère devrait par conséquent être représenté par une particule héréditaire individuelle qui serait transmise, lors des divisions cellulaires, parmi un ensemble hétérogène de particules regroupées au sein de la substance chromatique du noyau. La structure idioplasmique intégrale, qui représentait l'organisme dans sa totalité, cède donc sa place à une collection d'unités héréditaires, nommées *pangènes*. Si la simplicité de la théorie héréditaire de Darwin (*Un résultat, un matériel!*) représente sa partie heuristique la plus

670 De Vries, H., *Intracellulare Pangenesis*, p. 64.

féconde, le transport intercellulaire des pangènes s'avère, à la lumière de la physiologie cellulaire récente, aussi invraisemblable que les modalités mécaniques compliquées et inélégantes du système idioplasmique de Nägeli. L'hérédité des caractères acquis devant être abandonnée, la sauvegarde de la partie pertinente de la notion de gemmule se réalisera donc en limitant l'activité pangénétique au milieu intracellulaire.

Ce nouveau modèle pangénétique comporte plusieurs avantages en comparaison du modèle idioplasmique. D'abord, le maintien de certains *Anlagen* dans un état latent, leur passage vers l'expression somatique ainsi que la nature générale de leur activité apparaissent grandement simplifiés; le problème des conditions physico-chimiques qui sous-tendent l'émergence des propriétés vitales étant ramené au niveau de micro-unités invisibles, ce refoulement facilite l'intelligibilité des niveaux supérieurs d'organisation. Lorsqu'ils siègent dans le noyau, l'ensemble des pangènes hérités s'alimentent, s'accroissent et s'y reproduisent sans qu'il n'y ait aucun effet sur le corps cellulaire, récupérant ainsi la moitié de la population de pangènes léguée à l'autre cellule-fille. Tous les types de pangènes nécessaires au développement sont généralement présents dans le noyau – quoiqu'en quantité restreinte – pour assurer la différenciation de toutes les cellules de l'organisme. Provoquée par un ensemble de conditions internes et externes, seule la libération fonctionnelle de certains de ces micro-organisations élémentaires dans le milieu protoplasmique entraîne leur effet différenciateur sur le corps cellulaire⁶⁷¹; ce milieu se présente ainsi comme une solution biochimique peuplée d'innombrables pangènes, dont l'activité fonctionnelle est traduite par l'expression différentielle de caractères et propriétés propres à chaque type dans la cellule hôte. L'intensité d'expression d'un caractère – par exemple, la production de chlorophylle – sera ainsi proportionnelle aux nombres d'unités individuelles s'étant reproduites dans le protoplasme qui correspondent au type de pangène concerné, chaque type possédant le même caractère en puissance. De la même manière que les caractères physiologiques et morphologiques d'un organisme sont le résultat de la composition et de l'effet collectif de ses éléments cellulaires, les caractères structurels et fonctionnels de chaque cellule dépendent à leur tour de la combinaison moléculaire et des propriétés singulières de ses pangènes

671 *Ibid.*, p. 194.

constituants. Ainsi, le modèle de De Vries permet d'éviter les états de « relâchement » et de « tension » des filaments idioplasmiques comme mécanisme imagé de différenciation, de même que l'absence de précision – caractéristique des théories rouxienne et weismannienne (1885) – sur les modalités d'expression des qualités héréditaires. De plus, il rend la conjugaison des substances nucléaires mâles et femelles lors de la fécondation clairement intelligible; les pangènes des produits sexuels se mélangent et se reproduisent tout simplement au sein d'un nouveau noyau germinale, ce qui explique la mixité du produit somatique.

Bien qu'il accepte l'existence d'une ligne germinale plus ou moins délimitée et distincte du corps somatique, De Vries interprète, de manière générale, la mitose comme une répartition quantitativement et qualitativement égale du bagage pangénétique hérité, rejetant ainsi l'explication weismannienne de la différenciation. Au sein des chromosomes, les pangènes sont regroupés de manière à ce que la scission longitudinale caractéristique de la mitose les sépare en deux groupes identiques. Possédant essentiellement le même noyau que les cellules germinales, les cellules somatiques sont par ailleurs inaptes à la reproduction en raison d'une différenciation irréversible de leur constitution protoplasmique. Préparant leur expulsion dans le milieu cellulaire, les unités pangénétiques concernées se reproduisent préalablement afin d'assurer l'intégralité de la constitution du noyau après leur départ; car une fois investis dans le protoplasme, les pangènes y restent, s'y perpétuent et y instaurent un ordre à la fois physiologique et morphogénétique⁶⁷². De Vries établit ici une règle fondamentale qui fait figure de principe ancestral au dogme central de la biologie moléculaire⁶⁷³ : les pangènes ayant quitté le noyau ne peuvent le réintégrer sous aucune circonstance, évitant ainsi des variations nucléaires excessives qui perturberaient l'architectonique développementale et la transmission intégrale du bagage héréditaire entre les générations. Jumelée à l'auto-excitation interne du noyau, la composition du corps protoplasmique et l'état fonctionnel de ses organites participent à la stimulation globale de la migration protoplasmique de nouveaux pangènes, créant ainsi une boucle de différenciation partiellement prédéterminée. Enfin, ce modèle

672 *Ibid.*, p. 190.

673 Formulé par Francis Crick, ce principe stipule que l'instruction génétique procède toujours de l'ADN vers la production des protéines, tandis qu'à l'inverse, l'intégralité du code génétique n'est jamais atteinte par des instructions ou actions qui proviendraient des protéines ou autres molécules de l'organisation somatique. Crick, F. H. (1958). On protein synthesis. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 12, 138-167.

accorde un certain champ de variabilité somatique et germinale⁶⁷⁴. Ces variations dépendent : (1) de la reproduction différentielle des pangènes dans les noyaux, et aussi dans le protoplasme dans le cas du *soma*; (2) de la modification contingente d'un type de pangène, assimilable à la mutation. Mais la grande majorité de ces variations sont essentiellement quantitatives, et bien que les conditions de développement y jouent un certain rôle, elles restent la plupart du temps fidèles aux qualités spécifiques qui proviennent directement des types pangénétiques, eux-mêmes fixés par l'hérédité. Comme l'a formulé Y. Delage, « c'est à la multiplication plus ou moins active des divers Pangènes dans les divers individus qu'est due cette oscillation de l'intensité des caractères autour d'une moyenne qui caractérise l'espèce »⁶⁷⁵. Chez De Vries également, l'expression épigénétique des *Anlagen* en puissance est balisée par une norme (pangénétique) de réaction générée par l'effet collectif d'unités hétérogènes, préalablement orchestré par leur combinatoire de départ.

Selon le collègue hollandais de De Vries, Jan Willem Moll, la *Pangenèse intracellulaire* serait d'abord adressée à Weismann⁶⁷⁶. Établissant clairement les points de convergence (séparation de la ligne germinale du *soma*, rejet de l'hérédité des caractères somatiques, etc.) et de divergence (toute mitose implique une division égale des *Anlagen*, etc.), elle prend la forme d'un projet de réforme pangénétique de la théorie weismannienne (1885), mettant en évidence la résolution de certains problèmes légués par le système de Nägeli. Weismann se montrera d'emblée réceptif. Dans une lettre adressée à De Vries, il concède la probable correspondance de cette « néo-pangenèse » avec les données de la botanique, mais doute qu'elle puisse rendre compte adéquatement du développement animal⁶⁷⁷. En bon théoricien, il saisira les avantages de ce nouveau modèle, prêt à transformer une théorie nucléo-idioplasmique dont le centre jouissait, selon lui, de l'appui des données zoologiques. Aspirant à l'universalité d'un système biologique, il opérera donc une étrange synthèse entre la pangenèse de De Vries et la théorie nucléo-idioplasmique.

674 De Vries, *Intracellulare Pangenesis*, p. 210.

675 Delage, Y., *La structure du protoplasma*, p. 654.

676 Stamhuis, I., *The Reactions on Hugo De Vries's Intracellulare Pangenesis*, p. 138.

677 *Ibid.*, p. 148.

b) *La pangenèse idioplasmique : la nouvelle synthèse de Weismann*

Weismann reste d'abord convaincu que l'arrangement fixe et systématique des chromosomes pendant la division karyokinétique évoque la préservation d'une architecture nécessaire au déploiement ontogénétique des *Anlagen* héritées. Si quelque chose d'analogue aux pangènes de De Vries existe, ce serait conditionnel à l'intégration à une organisation idioplasmique supérieure. Qu'elle prenne la forme de « tensions et relâchements » de filaments idioplasmiques ou d'un conglomérat d'excitations pangénétiques, l'explication de la différenciation demeure le talon d'Achille de ceux qui défendent la répartition égale des *Anlagen* entre les cellules somatiques. Afin d'illustrer ce point, Weismann reprend notamment l'exemple des rayures du zèbre amené par De Vries⁶⁷⁸. D'après la théorie pangénétique, il ne peut exister « le pangène des rayures du zèbre », car il ne s'agit pas d'un caractère proprement cellulaire. On peut imaginer qu'un type de pangène produise, à l'intérieur d'une cellule, un poil de teinte noire et qu'un autre produise un poil de teinte blanche, mais les rayures consistent en l'alternance régulière et ordonnée de milliers de cellules. *A priori*, on voit mal comment des milliers de cellules épidermiques possédant le même bagage pangénétique puissent se différencier conformément à un arrangement figuratif si précis suivant le seul ressort de stimuli provenant en partie du protoplasme. Il apparaît ainsi invraisemblable de fonder la raison suffisante de l'architectonique du développement sur une série de stimulations elles-mêmes vaguement différenciées et sur différents milieux protoplasmiques dont la composition et le fonctionnement sont très mal compris. La division qualitativement inégale de ces unités élémentaires, que Weismann nomme désormais *hétérokinèse* et oppose à l'*homéokinèse*⁶⁷⁹, formera donc une partie intégrante de la représentation pangénétique, facilitant l'intellection de leur expression harmonisée. Enfin, ces deux types de division restent toujours indiscernables avec les moyens techniques de la morphologie actuelle; les chromosomes sont toujours divisés en deux moitiés égales, mais l'hétérokinèse procéderait, à l'abri des regards indiscrets du morphologiste, au réarrangement hétérogène de ses constituants.

Au niveau élémentaire, ceux-ci correspondent aux pangènes; appelés désormais

678 Weismann, A., *Das Keimplasma*, pp. 22, 23.

679 *Ibid.*, p. 46.

biophores (« porteurs de la vie »), ils consistent en des complexes moléculaires probablement composés entre autres d'albuminoïdes, de phosphore, de lécithine et de nucléine, dont les réarrangements isomériques peuvent engendrer des variations structuro-fonctionnelles en nombre indéfini. Leurs facultés postulées d'assimilation, de métabolisme, de croissance et de multiplication par fission découlent logiquement de leur statut d'organisation vitale élémentaire. Percée de minuscules pores, la membrane nucléaire permet donc le passage de ces biophores vers le milieu cellulaire, simple support nutritif que Weismann appelle maintenant le « morphoplasme », et qui reçoit passivement la marque caractéristique des unités libérées. Comme chez De Vries, chaque type actif de biophore entraîne donc l'expression d'un trait cellulaire particulier. Il est donc tout à fait courant qu'un même type de biophore – comme celui en charge de l'expression de la chlorophylle – se retrouve actif au sein de types cellulaires très différents. Afin d'expliquer la différenciation de types cellulaires fortement homologues, Weismann remplace l'hypothèse de regroupements de pangènes plus ou moins équivalents dans le noyau par celle de l'intégration des biophores en des unités supérieures d'organisation : les *déterminants*. Chaque déterminant représente non pas une cellule particulière dans l'organisme, mais un type cellulaire unique, tel le blastomère du stade 2 ou encore le globule rouge. Ainsi, chaque « déterminant » contient l'ensemble des biophores nécessaires à l'incarnation d'un type cellulaire particulier, à sa différenciation spécifique et à l'accomplissement de ses fonctions typiques. Fait qui souligne la cohésion organique de cette nouvelle structure idioplasmique, Weismann attribue à ces complexes de biophores les propriétés vitales de leurs éléments : assimilation, croissance et reproduction.

Pour que ces « déterminants » puissent se trouver à l'origine d'une mosaïque développementale, leur disposition architectonique dans le plasma germinal doit être précisément définie. Weismann introduira donc un troisième niveau d'organisation idioplasmique, dont chaque unité contiendrait, selon l'ordre typique de différenciation, l'ensemble des déterminants nécessaires à l'élaboration d'un organisme : l'*ide* (en référence à l'idioplasme). Il s'agit du dernier niveau dont les unités seraient en mesure de s'alimenter et de se multiplier par division. Conformément à la théorie néo-préformationniste, son architecture héréditaire représente un tri préétabli des déterminants qui seront émis dans le morphoplasme

au moment et à l'endroit opportuns. C'est donc en vertu de la structure des « ides », et non pas par de vagues stimuli pangénétiques, que l'expression alternée des déterminants selon les différents types cellulaires peut recréer une mosaïque de rayures chez le zèbre. Bien qu'elle soit suffisante au développement d'un organisme, la présence d'un seul « ide » ne saurait suffire à la composition totale du plasma germinal; des phénomènes comme l'atavisme, l'alternance des caractères et la reproduction sexuelle témoignent d'une constitution historique plus complexe, par laquelle certains caractères resteront latents tout au long de l'ontogenèse, pour n'apparaître que chez les descendants. C'est pourquoi chaque « ide » correspondrait à un *plasma ancestral* – ce qui souligne son origine phylogénétique – et aurait comme substrat vraisemblable une des différentes granules dont sont composés les chromosomes, eux-mêmes nommés *idants*. Selon les dernières données histologiques, ces idants prenaient effectivement l'allure de petits chapelets, et chacun d'eux contiendrait alors plusieurs plasmas ancestraux selon l'espèce.

L'explication satisfaisante du modèle des ides exige quelques précisions supplémentaires sur leur origine phylogénétique. Selon Weismann, la présence de plusieurs plasmas ancestraux (ides) au sein d'un même plasma germinal est le fruit d'une adaptation évolutionnaire qui alimenta la variabilité des structures idioplasmiques et par le fait même l'action de la sélection naturelle. Ce fruit est la reproduction sexuelle : « if animals existed, in the whole series of ancestors of which sexual reproduction had never occurred, these ids would be exactly similar to one another »⁶⁸⁰. C'est d'ailleurs à partir de ce raisonnement que le fondateur du néo-darwinisme réalisa l'une de ses contributions les plus significatives, soit la déduction du sens de la division réductrice lors de la maturation des gamètes (deuxième division méiotique). En effet, Van Beneden avait déjà démontré (1883-1884) que les deux divisions de maturation de l'ovule chez le ver *Ascaris* menaient à la réduction de la moitié du nombre de ses chromosomes, entraînant l'émission des globules polaires. En 1890, O. Hertwig révélait l'équivalent spermatogénétique; si l'ovogenèse procède au rejet de trois globules polaires, son homologue masculin engendre plutôt la formation de quatre spermatozoïdes fonctionnels⁶⁸¹. Ayant d'abord interprété l'émission des globules polaires comme l'expulsion

680 Weismann, A., *The Germ-plasm*, p. 63.

681 Churchill, F., *August Weismann*, p. 364.

d'un plasma ovogénétique dédié au développement pro-morphologique, Weismann dut rapidement reconnaître, devant cette démonstration probante, l'invalidité de son ancienne conjecture. Il s'agissait bien du rejet d'une partie du plasma germinal, et ce nouvel indice allait éclairer la fonction étiologique de la reproduction sexuelle, mais également celle de la conjugaison des protozoaires; cette dernière représenterait une forme primitive de l'*amphimixie*, c'est-à-dire le mélange de deux plasmas germinaux. Se prêtant à une expérience de pensée, Weismann conçoit qu'une série d'amphimixies qui seraient opérées par des organismes dépourvus de division réductrice, provoquerait l'accumulation d'une quantité insoutenable d'ides et finirait par entraver leur fonctionnement. En se départant de la moitié de leur bagage idioplasmique, les protozoaires en voie de conjugaison, ainsi que les cellules germinales des espèces sexuées, assurent tant l'intégrité de l'architecture idioplasmique que la diversification partielle des déterminants légués à la descendance. Enfin, Weismann inférera d'autres mécanismes producteurs de variations idioplasmiques, dont l'intercalation définitive des idants lors des périodes de repos du noyau⁶⁸², la modification contingente des unités idioplasmiques par des influences extérieures et la sélection germinale des biophores et des déterminants (1894-1895)⁶⁸³.

c) Le néo-préformationnisme

Avec ce modèle idioplasmique renouvelé, la logique néo-préformationniste est poussée jusqu'à la limite – et même au-delà – du phénomène ontogénique. Weismann exprime avec conviction que la désagrégation progressive des déterminants en une série de divisions hétérokinétiques agit comme moteur de la mosaïque développementale :

We might represent the architecture of the id by a very complicated geometrical figure, which gradually becomes changed during the growth of the id [...] As the greater number of these divisions is connected with a diminution in the number of kinds of determinants, the geometrical figure representing the id gradually becomes simpler and simpler, until finally it assumes the simplest conceivable form, and then each cell will contain the single

682 Il s'agit d'un modèle complexe, mais qui permet d'expliquer une foule de phénomènes héréditaires, dont l'alternance de caractères familiaux. Y. Delage offre un compte rendu complet et éclairant : *La structure du protoplasma*, pp. 678-683.

683 Winther, R. G. (2001). August Weismann on germ-plasm variation. *Journal of the History of Biology*, 34, 517-555, pp. 543-546.

*kind of determinant which control it. The disintegration of the germ-plasm is a wonderfully complicated process; it is a true “development” [eine wahre „Entwicklung“], in which the idic stages necessarily follow one another in a regular order, and thus the thousands and hundreds of thousands of hereditary parts are gradually formed, each in its right place, and each provided with the proper determinants.*⁶⁸⁴

Ici, le sens de « eine wahre Entwicklung » se rapproche de son synonyme « Entfaltung », c'est-à-dire l'ouverture ce qui est replié ou enveloppé. L'essence du préstructuralisme de la théorie hisienne serait ainsi préservée de sa mort maintes fois déclarée par des *Entwicklungsmechanikers* tels que Pflüger, Roux, Driesch et O. Hertwig : l'anisotropie passant du germe au noyau, la préstructuration du développement est également engagée dans ce transfert théorique.

Néanmoins, ce « déploiement » de l'architecture idioplasmique doit nécessairement être véhiculé par le corps somatique. Or, la constitution de ce véhicule est sélective; les caractères exprimés ne représentent qu'une partie restreinte des déterminants contenus dans le plasma germinal. Convaincu de la faible influence des conditions « matérielles » du développement, Weismann suggérera une prédétermination des caractères somatiques interne à l'édifice idioplasmique. Transmis de cellules en cellules, les déterminants restent latents dans leurs ides jusqu'à ce qu'ils arrivent à « maturité » [*Reife*]⁶⁸⁵, prêts à la libre dissociation de leurs biophores dans le milieu intracellulaire désigné. Cependant, il existe une grande variété d'ides (ou plasmas ancestraux) dont chacun possède un déterminant plus ou moins distinct pour chaque type cellulaire. Ainsi, tous les biophores des déterminants homologues – responsables du même type cellulaire – entreront en compétition dans le protoplasme pour le contrôle des cellules concernées. L'issue de cette lutte, qu'elle se présente comme une moyenne entre les déterminants maternels et paternels ou comme la domination totale ou partielle d'un ou de certains déterminants, dépend exclusivement de « forces » pour le moment inconnues de leurs biophores élémentaires. Weismann admet donc que cette « image »⁶⁸⁶ est bien insuffisante à l'explication analytique du phénomène; mais il faut tout de même souligner la parenté terminologique avec les concepts de dominance et de récessivité des caractères hétérozygotes qui feront le succès de l'hérédité néo-mendélienne.

684 Souligné par l'auteur, Weismann, A., *The Germ-plasm*, p. 68; *Das Keimplasma*, pp. 92. 93.

685 *Ibid.*, p. 96.

686 *Ibid.*, pp. 351, 352.

Ainsi, la prédétermination interne du développement atteint un degré sans précédent avec ce nouveau système weismannien. Les biophores étant à l'origine des centrosomes – organites fortement impliqués dans la mitose – la détermination idioplasmique s'étend même aux angles et au rythme des divisions cellulaires. La construction intégrale du corps, sa segmentation, la différenciation de ses parties, le nombre exact de cellules, la formation et même la taille de ses organes dépendraient ainsi de la désintégration des déterminants dans les ides du plasma germinal⁶⁸⁷. Pourtant, un ensemble de phénomènes comme le polymorphisme d'animaux coloniaux, le dimorphisme saisonnier et bien sûr, la régénération, suggèrent la présence de facteurs réalisants qui ont des effets qualitatifs importants sur la morphogenèse. Pour l'ensemble de ces cas, sera systématiquement appliquée la stratégie rouxienne de la multiplication des plasmas héréditaires *de réserve*, stratégie que Weismann avait d'ailleurs déjà employée afin de différencier les plasmas somatique et germinal.

Mais cette fois, cette démarche est solidement appuyée par des arguments évolutionnaires : conformément à la constitution phylogénétique de l'ontogenèse, la mosaïque idioplasmique typique est toujours première, tandis que les développements polymorphiques et les facultés régénératives apparaissent comme des produits circonstanciels de la sélection naturelle⁶⁸⁸. Autrement dit, si la différenciation corrélative était appréhendée comme le mode opératoire typique et universel du vivant, alors la théorie mosaïciste serait définitivement réfutée. Or, il n'en est rien. Bien sûr, Weismann reconnaît les avantages évidents de la régénération; la possibilité de remplacer une partie perdue – à la suite d'une attaque ennemie, par exemple – accorde une protection qui peut s'avérer indispensable à la survie de certains animaux inférieurs, comme les vers et les polypes. À cet égard, la régénération s'inscrit comme une stratégie évolutionnaire du même ordre que le développement d'une coquille, d'un dard ou d'un camouflage. Mais la nature et la portée des facultés régénératives sont extrêmement variables; les cas complexes de régénération (reconstitution d'un membre ou d'un organe) sont plus fréquents chez les invertébrés, mais généralement absents chez les animaux supérieurs. L'explication est ici encore économique : comme il s'agit d'un processus fort coûteux, plus la régénérescence de parties manquantes implique une architectonique

687 *Ibid.*, p. 93.

688 *Ibid.*, p. 125.

complexe, moins elle se présente comme un trait adaptatif viable. En revanche, la karyokinèse brille, en tant que support mécanique du développement typique, par son universalité. En somme, on ne peut pas déduire, à partir de l'aptitude remarquable des polypes à la reconstitution, la totipotence de leur plasma idio-somatique [*Haupt-Idioplasmata*], car il s'agit d'un trait adaptatif qui s'est *ajouté* à l'ontogenèse fondamentale au cours de l'évolution. Il s'agirait plutôt de l'émergence phylogénétique d'un ou plusieurs plasmas accessoires en provenance, mais soustraits du plasma idio-somatique et dédiés exclusivement à cette tâche.

Abordons maintenant les cas plus intéressants de régénération complexe, tels que (1) la régénération d'un membre de triton, (2) la régénération « cœnogénétique » et finalement (3) la reconstitution d'une hydre à partir d'un de ses segments. Par la précision du fonctionnement de ces trois niveaux de complexité, la position weismannienne se distingue de celle de Roux, qui avait laissé en suspens l'analyse de l'*Umdifferenzierung* et surtout, avait clairement discriminé l'auto-différenciation en mosaïque du mode opératoire corrélatif. Weismann osera pour sa part, et peut-être au péril de sa théorie, la schématisation mécanique de l'*Umdifferenzierung*.

d) La schématisation mécanique des phénomènes régénératifs

La régénération de la patte avant d'un membre de triton n'apparaît pas clairement comme un cas problématique pour la théorie weismannienne, et son traitement met précisément en œuvre les modalités de rationalisation du phénomène régénératif. Son succès repose ici sur le fait qu'elle s'opère d'une manière fortement analogue à la génération embryonnaire initiale de la partie; jouissant d'une localisation typique, les segments sont développés plus ou moins dans le même ordre et essentiellement formés par le même matériel cellulaire. S'appropriant le concept de Haeckel, Weismann parle donc de régénération

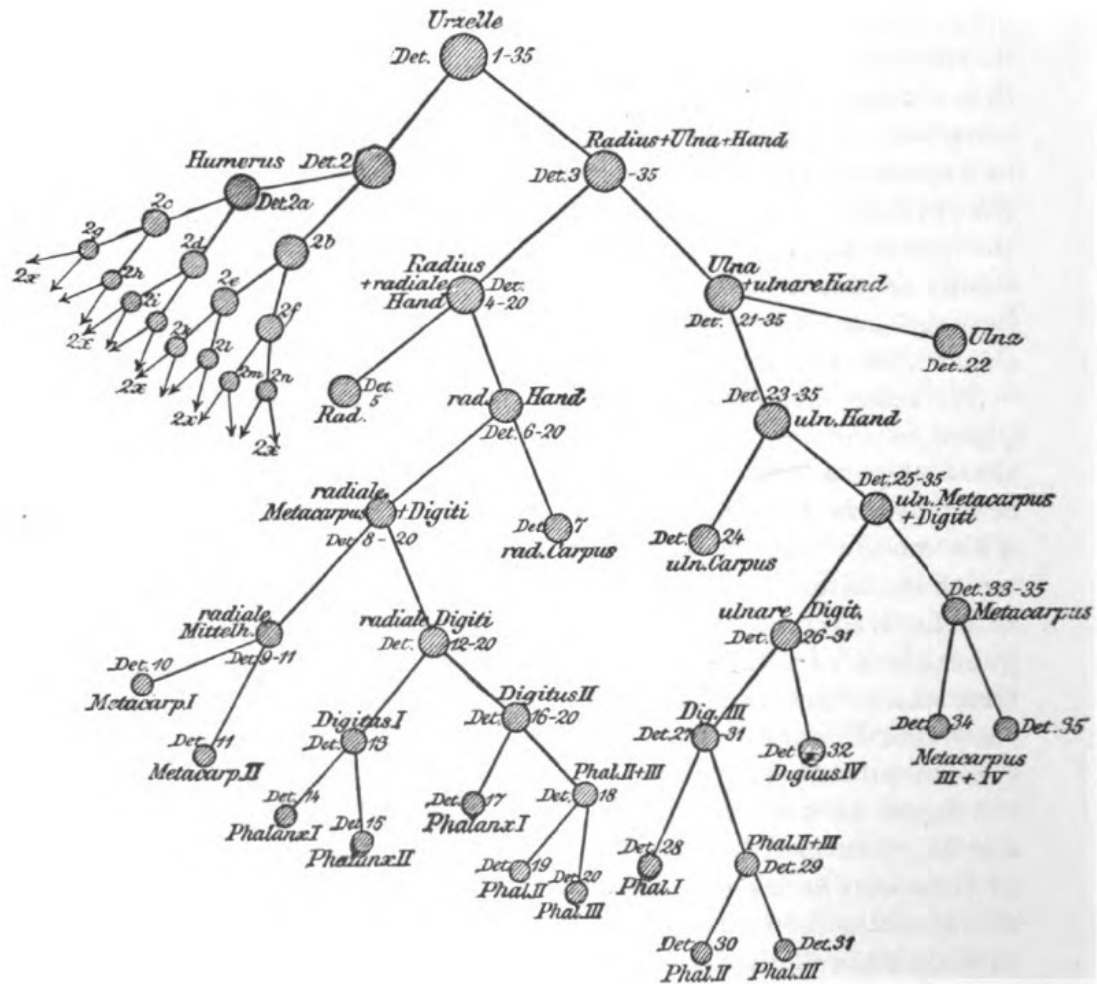


Figure 16: Représentation schématique de la phylogénie des cellules osseuses de la patte avant du triton. (Weismann 1892)

*palingénétique*⁶⁸⁹, la fidélité morphogénétique étant ici relative à la séquence ontogénétique héritée, plutôt qu'à une récapitulation phylogénétique. Il considère d'abord que, chez les vertébrés, chaque tissu ne peut reproduire que les cellules de son propre type histologique. Par exemple, la régénération de l'os serait conditionnelle à la présence d'un « idioplasme osseux » [„*Knochen-Idioplasma*“⁶⁹⁰]. Weismann ne sous-estime pas l'ampleur de l'opération; l'amputation de la patte entre l'épaule et le coude entraîne bel et bien la régénérescence sérielle d'un nombre défini d'os de certaines formes et de certaines tailles tels que l'humérus, le radius,

689 *Ibid.*, p. 132.

690 *Ibid.*, p. 133.

l'ulna ainsi que les os du poignet et de la main. Or voilà, un tel arrangement sériel se prête bien à la schématisation weismannienne (figure 16); on conçoit aisément que la désagrégation séquentielle des ides au cours des divisions hétérokinétiques, de même que l'expression des déterminants en mosaïque, puissent suffire à sa formation. Dans le cas d'une amputation partielle d'un os composé d'un seul type cellulaire (Dét. 2) comme l'humérus, il n'est même pas nécessaire que soit impliqué un idioplasme accessoire [*Neben-Idioplasma*]; les cellules de proximité stimulées par la lésion démarrent simplement la multiplication homéokinétique jusqu'à ce que le tissu reprenne sa forme et sa taille normale. Selon le schéma de la figure 16, la destruction des descendantes d'une cellule 2c ne ferait qu'activer chez elle le même processus de division auquel d'autres cellules pleinement différenciées de son type auraient pris part dans l'embryogenèse. Par contre, l'intervention d'un idioplasme accessoire serait nécessaire lorsqu'il s'agit du rétablissement de tissus composés de plusieurs types cellulaires. Selon le même schéma, toutes les cellules de l'humérus posséderont, en plus de leur déterminant typique (Dét. 2), un plasma accessoire contenant les déterminants 3 à 35, pouvant ainsi reproduire à elles seules l'ensemble des parties osseuses de la patte avant⁶⁹¹. En somme, bien que cette schématisation laisse plusieurs questions en suspens, elle résiste néanmoins à l'architecture régénérative en cause. Hormis la question des modalités stimulatrices reliées au déclenchement de l'idioplasme accessoire, l'extension de la logique mosaïciste ne cause pas ici problème.

Contrairement à ce qu'a soutenu Y. Delage⁶⁹², la théorie weismannienne ne fut pas non plus, à notre sens, mise en échec par les cas de régénération *caenogénétique*⁶⁹³, caractérisés par une reconfiguration structurelle et histologique qui diffère nettement de la formation initiale de la partie. Par exemple, Weismann considère que beaucoup de vertébrés adultes auraient perdu la capacité de régénérer leur chorde dorsale au cours de l'évolution. Lorsqu'une queue de lézard perdue est remplacée, il y a donc une compensation de la part des tissus périphériques encore dotés d'une certaine capacité régénérative; un tube épithélial dépourvu de nerfs prendrait donc la place de la moelle épinière, un tube cartilagineux non segmenté, celle

691 *Ibid.*, p. 137.

692 Delage, Y., *La structure du protoplasma*, p. 719.

693 Ce type de régénération correspond à l'« hétéromorphose » de Jacques Loeb (1891). *Untersuchungen zur physiologische Morphologie der Tiere. I. Ueber Heteromorphose*. Wurzburg: Georg Hertz, p. 1.

de la colonne vertébrale⁶⁹⁴. Or, la théorie weismannienne peut tout à fait se passer d'une adaptation fonctionnelle telle que conçue par Roux dans *La Lutte des parties* pour expliquer ce type de phénomène. L'adaptation néo-darwinienne se ferait plutôt par le biais de variations au niveau de l'idioplasme accessoire des cellules impliquées, où les déterminants sélectionnés procéderaient à la formation d'ersatz anatomiques moins coûteux que la formation originale et rempliraient néanmoins adéquatement sa fonction.

Si la théorie weismannienne offrait donc une ébauche d'explication des types palingéniques et cænogéniques, elle apparaît pourtant dépassée par la régénération *polygénétique* de certains invertébrés, où une cellule peut être à l'origine de plusieurs trajectoires régénératives différentes – impliquant des types histologiques différents – selon les particularités de la lésion subie. Dans certains cas simples, comme la génération de la partie antérieure ou postérieure d'un ver à partir d'un même segment, Weismann choisit de dédoubler simplement l'idioplasme accessoire, concédant ainsi quatre structures idioplasmiques (ou groupes de déterminants) distinctes, soit une idio-somatique, une germinale et deux accessoires, au sein du noyau de chaque cellule. Weismann affiche explicitement que cette stratégie est employée dans le but de sauvegarder sa « vision fondamentale », c'est-à-dire la préformation idioplasmique du développement :

In order therefore to explain the twofold action of these cells in accordance with our fundamental view, – which presupposes that the cells taking part in regeneration are arranged and controlled by the forces situated within them, and not by an external agency, – it seems necessary to assume that each cell possesses two different supplementary determinants [Ersatz-Determinanten], one for the construction of the head-end, and one for that of the tail-end; and that the one or the other becomes active according to whether the stimulus, due to the exposure of the cell, is applied to its anterior or to its posterior surface.⁶⁹⁵

La même multiplication des idioplasmes accessoires pour chaque possible morphogénétique sera appliquée dans la régénération « trigénétique » des cellules interstitielles de l'hydre qui, en plus de pouvoir procéder à la reconstitution des parties antérieure et postérieure, peuvent reformer, contrairement aux cellules des annélides, les parois du corps après une coupe longitudinale. Trois trajectoires régénératives, trois idioplasmes accessoires! On pressent déjà

694 Weismann, A., *Das Keimplasma*, p. 146.

695 Weismann, A., *The Germ-plasm*, p. 126. *Das Keimplasma*, p. 169.

la nature *ad hoc* de ces nombreux ajustements de surface au modèle mosaïciste devant des anomalies toujours plus gênantes. Weismann admettra lui-même le caractère provisoire de cette explication, mais plaidera qu'il s'agit néanmoins de la meilleure qui ait pu être formulée⁶⁹⁶. Outre l'appel à un « idioplasson » de réserve, Roux s'était abstenu d'expliquer analytiquement la différenciation corrélative. Il avait peut-être compris le caractère aporétique d'une application à outrance de la solution weismannienne : l'*Umdifferenzierung* en appellerait logiquement à une multiplication *ad absurdum* des plasmas idioplasmiques, sonnait le glas du modèle néo-préformationniste. C'est peut-être pourquoi Weismann réserva, nous le verrons, une réception empreinte de scepticisme à la *Theilbildung* dévoilée par Driesch.

e) La multiplication des généraux mécaniques : les lacunes du modèle weismannien

En définitive, la nouvelle théorie idioplasmique de Weismann, maintenant enrichie de la représentation pangénétique, précise l'analogie militaire de 1885⁶⁹⁷. Toutes ces brigades, ces régiments, ces bataillons, ces soldats, se trouvent incarnés dans des unités vitales postulées – idantes, ides, déterminants et biophores – et leur substrat présumé, les chromosomes, est au centre des dernières avancées cytologiques. Afin de remplacer le général de l'armée par un mécanisme, la karyokinèse se fait donc hétérokinèse; la désagrégation progressive des déterminants au sein des ides assure la répartition automatique de l'organisation militaire, et projette ainsi une intelligibilité mécanique de la différenciation biologique. Dépourvu de toute disposition téléologique, ce général mécanique n'émet que des ordres déterminés à l'avance sans pouvoir les modifier en cours de route. Seulement, ils peuvent être interrompus à l'occasion et un autre général mécanique, déployant sa propre armée selon un plan élaboré à l'avance pour répondre à cette situation particulière, prend ainsi la relève. Ce modèle occupera le centre d'une synthèse néo-darwinienne parvenant à expliquer, de manière cohérente et féconde, un ensemble de phénomènes touchant la variation, la fécondation, la reproduction sexuelle et les rapports entre l'hérédité et le développement.

Mais cet approfondissement expose également les lacunes les plus manifestes du

⁶⁹⁶ *Ibid.*, p. 171.

⁶⁹⁷ Voir le cinquième chapitre de cette thèse, page 260.

préformationnisme weismannien. Nous nous attarderons aux deux plus significatives, qui ont d'ailleurs fait l'objet des analyses remarquables d'Yves Delage. La première concerne directement la division inégale des déterminants ou hétérokinèse et son statut de mécanisme responsable de la constitution somatique des cellules. Bien qu'elle dénoue une partie de l'énigme développementale dans les stades plus avancés de la différenciation morphogénétique, l'hétérokinèse – qui selon Weismann semble maintenant démarrer à la deuxième segmentation de l'œuf – n'élucide en aucun cas les premiers stades du développement, pendant lesquels l'architecture idioplasmique transmise de blastomères en blastomères serait d'une telle complexité qu'elle ne pourrait réellement contribuer à l'expression ponctuelle des déterminants. Cette expression ne repose donc ultimement que sur la « maturité » de ces derniers, soit sur une métaphore elle-même issue du développement organique, où des éléments embryonnaires emboîtés les uns dans les autres remplissent le vide explicatif.

La deuxième réside dans le principe *Un résultat, un matériel!*, qui représente un obstacle épistémologique important pour la théorie weismannienne. C'est donc par ce moyen que Weismann voulut sauver les phénomènes qui bifurquent du plan typique d'organisation en lançant à chacun une bouée idioplasmique, additionnant ainsi les groupes de déterminants. À cet égard, Yves Delage établit une comparaison historique fort pertinente :

*Cet entassement d'hypothèses toujours nouvelles pour chaque fait nouveau à expliquer rappelle ce qui s'est passé pendant l'évolution de nos connaissances astronomiques. Ptolémée imagina d'abord que les astres décrivaient des cercles dans leur translation autour de la terre et cela suffit pour expliquer en gros l'apparence de leurs mouvements [...] on continua ainsi à englober des cercles les uns dans les autres et l'on eût continué sans fin, sans arriver à exprimer tous les caractères du mouvement vrai. Un jour survint un homme de génie, Képler, qui rejeta d'un coup tous les cercles et les épicycles et leur substitua une simple ellipse qui, à elle seule, expliqua tous les phénomènes.*⁶⁹⁸

Ce parallèle entre deux moments charnières de l'histoire des sciences, l'un appartenant aux sciences physiques, l'autre aux sciences du vivant, met en évidence l'universalité d'une certaine structure des transformations de la rationalité scientifique au cours de sa progression vers la découverte. Dans les deux cas⁶⁹⁹, on constate l'accumulation d'ajustements mineurs des

698 Delage, Y., *La structure du protoplasma*, pp. 717, 718.

699 Imre Lakatos s'est d'ailleurs penché sur le programme de recherche de Ptolémée et a précisé les anomalies accumulées auxquelles Delage fait référence. Il a notamment insisté sur le fait que, bien qu'infesté

modèles – l’idioplasme accessoire est aux phénomènes polygénétiques ce que l’épicycle est aux astres rebelles – qui collectivement signalent leurs limites épistémologiques. Dans le cas de Weismann, on peut cependant traiter sa théorie idioplasmique comme un bloc éventuellement non indispensable du néo-darwinisme; la fécondité de ce dernier ne sera donc pas éprouvée par son abandon futur, du moins dans sa configuration actuelle. D’ailleurs, la progression biologique ne se fait généralement pas à coups de renversements paradigmatiques, mais par la révision alinéaire de modèles appartenant à des synthèses théoriques rivales qui unifient la compréhension des données empiriques et se confrontent ainsi à leur contact. On pourrait toujours plaider que le « Kepler de la biologie » trouva chaussure à son pied en Mendel, mais l’éclairage de l’hérédité néo-mendélienne laissera dans l’ombre le développement, soit l’étape intermédiaire entre le génotype et son expression phénotypique. À l’opposé, le « Kepler de la biologie » espéré par Delage devait reconnaître les effets épigénétiques des événements contingents par lesquels s’opère l’ontogenèse.

f) La réception weismannienne des résultats de Driesch : la menace de la Theilbildung

Terminons cette dernière section dédiée à Weismann par sa réception des résultats de Driesch, qui nous apparaît symptomatique de l’état précaire dans lequel se trouvait sa tentative d’étendre le mosaïcisme au développement atypique. L’article de Driesch parut à peine six mois avant la signature de la préface du *Plasma germinal*, mais Weismann insista pour y inclure une réponse tout juste avant l’envoi du manuscrit à son éditeur, Gustav Fischer⁷⁰⁰. Il reconnut d’emblée l’impossibilité d’expliquer la *Theilbildung* par les théories actuelles et l’intérêt que suscite sa production, mais jugea que la méthode expérimentale n’aboutit pas toujours au « résultat le plus fiable » [*die sicherste Entscheidung*] en vue de déterminer nos

d’anomalies et maintes fois falsifié, le programme de recherche de Ptolémée aurait persisté jusqu’à l’émergence d’un programme supérieur (celui de Copernic, Kepler et Galilée), c’est-à-dire qui « surpasse son rival en contenu de vérité, en prédisant de façon progressive tout ce que le rival prédit d’exact, et en prédisant quelque chose de plus ». Lakatos, I. (1994). Pourquoi le programme de recherche de Copernic a-t-il supplanté celui de Ptolémée? [1973] (Traduit par C. Malamoud & J.-F. Spitz). In L. Giard (dir.), *Histoire et méthodologie des sciences* (pp. 147-184). Paris: PUF, p. 165.

700 Churchill, *August Weismann*, p. 417.

« visions fondamentales » [*principiellen Anschauungen*]⁷⁰¹; les « faits généraux de l'hérédité » [*allgemeinen Vererbungsthatsachen*] constitueraient des assises plus solides pour l'édification d'une théorie du développement. Weismann propose donc une hiérarchie de faits empiriques qui autoriseraient la déduction de la prédestination des blastomères et des cellules en général, et ce malgré l'existence de données réfractaires qui, elles, proviennent directement de l'étude du développement. Une lettre personnelle de Weismann adressée à Driesch en réponse à son article confirme cette hiérarchie :

*They are very remarkable results, which you relate to me and I gladly admit that I do not yet see how they can be ordered into our, that is, into my currently developed point of view. Just as little, however, am I able to find, how by giving up of accumulated achievements on the basis of these new experiences one can gain any degree of insight whatsoever into the processes of development [...] Even though it should turn out, however, that it should be as you believe, that the character of the single cell should be determined by external conditions, evolution theory [i. e. "an unfolding multiplicity" in ontogeny] would still remain the single possibility, because every true epigenetic theory is not compatible with the fundamental phenomena of variation, as far at least as I am able to see.*⁷⁰²

Dans *Le plasma germinal*, Weismann avait pourtant reconnu l'existence de la *dichogénie* et son importance particulière chez les plantes. Un développement serait dichogénique lorsque, après avoir été entamé dans une direction morphogénétique donnée, il se poursuit soudainement, à la suite d'un événement externe, dans une direction différente. Or, comme Weismann envisageait généralement deux directions possibles, le dédoublement de l'idioplasme accessoire suffisait. Mais la *Theilbildung* et plus tard, l'expérience de la compression menée par Driesch et O. Hertwig, plaident plutôt pour l'*équipotence* des blastomères, soit la capacité de toute cellule indifférenciée de poursuivre le destin organogénétique typiquement attribuable à n'importe quelle autre cellule. Dans le cas de la *Theilbildung*, il est même probable que ce destin soit modifié par une sorte d'adaptation « *cænogénétique* », impliquant la suppression ou l'ajout de stades généalogiques par rapport à la phylogénie cellulaire typique. Aux yeux de Weismann, une telle conclusion aurait de sérieuses conséquences pour notre compréhension déjà fragile de la relation entre l'hérédité et le développement. Comme ce *pont héréditaire* demeure nécessaire à la synthèse évo-

701 Weismann, A., *Das Keimplasma*, p. 184.

702 Weismann traduit et cité par Churchill, F., *August Weismann*, p. 418. Souligné par l'auteur.

développementale – et particulièrement à l'intellection néo-darwinienne de la variation – c'est l'ensemble de l'édifice néo-darwinien qui est ici en jeu.

À cet égard, Weismann subordonne la question de la préformation et de l'épigenèse à la rivalité théorique entre le néo-darwinisme et les variantes du darwinisme classique ou néo-lamarckisme, enjeu qui était absent, du moins explicitement, de la formulation programmatique de Roux en 1885. Rappelons-le, Roux établissait les paramètres d'un spectre problématique par la redéfinition de ses pôles, la préformation (ou « évolution ») et l'épigenèse, mais n'avait jamais anticipé un verdict dichotomique et absolu du type : « le développement est préformé dans le germe ». Ce spectre devait plutôt servir d'heuristique à l'étude de la mécanique du développement dans les différents stades de l'embryogenèse, mais l'ontogenèse dans sa totalité était d'emblée représentée comme un ingénieux assemblage de deux modes opératoires, l'un explicitant une diversité déjà implicite, l'autre entr'ouvrant un espace atypique pour une diversité nouvelle. L'interprétation drieschéenne de la *Theilbildung* et sa réception weismannienne marquent donc un retour à l'antinomie classique entre la préformation et l'épigenèse, et ouvre ainsi la voie à une dialectique qui, à l'issue de falsifications et de corroborations empiriques, devrait en principe engendrer de nouveaux modèles théoriques qui permettraient de désamorcer l'aporie binaire de sa formulation actuelle.

Outre la question évolutionnaire, les derniers résultats de l'*Entwicklungsmechanik* remettent en cause la capacité même de l'heuristique mécaniste de soutenir de nouveaux modèles pouvant rendre compte de la coordination régulatrice dont font preuve les parties du tout ontogénétique. Chez Weismann, l'idioplasme avait la prétention de remplacer la cause téléologique que l'on retrouve chez Blumenbach, Wolff ou encore von Baer. L'échec de la théorie weismannienne face à la *Theilbildung* pose donc un défi pour le mécanisme et remet au jour la question téléologique. En 1894, Driesch relèvera ce défi en élaborant un modèle mécanique d'une grande envergure, à l'origine de notions aujourd'hui sanctionnées telles que l'induction embryonnaire et l'information positionnelle. Mais sa perplexité grandissante devant des cas toujours plus étonnants d'*Umdifferenzierung*, de même que son adhésion à un idéalisme néo-kantien, le menèrent au renouvellement d'une pensée vitaliste qui était justifié

d'un point de vue philosophique. C'est ce parcours que nous aborderons dans la section qui suit.

7.4 Driesch, disciple de Kant : finalité naturelle et néo-vitalisme

Driesch propose d'abord une alternative à la théorie weismannienne qui reste en un sens fidèle à l'heuristique mécaniste, offrant une explication causale probable de l'axiome précédemment établi (le destin organogénétique d'un blastomère est fonction de sa position). La mise en œuvre d'une nouvelle représentation schématique des modalités mécaniques du développement s'était imposée devant une théorie mosaïciste qui, selon Driesch, était condamnée à l'écroulement : « la théorie de Roux est une pyramide qui se tient sur la pointe : en-dessous, la notion hypothétique fondamentale, au-dessus s'empilent les hypothèses de support et enfin se trouve en haut la base la plus lourde – mon simple résultat expérimental »⁷⁰³. Cette tâche occupera donc les deux premières parties d'*Analytische Theorie der Organischen Entwicklung (Théorie analytique du développement organique 1894)*⁷⁰⁴, ouvrage visionnaire d'une grande ingéniosité dont l'impact réel sur les successeurs de Driesch reste incertain, mais dont la valeur épistémologique est indéniable. L'intérêt se trouve d'abord dans la structure de l'ouvrage; la première partie est dédiée au modèle mécanique, la seconde traite du caractère téléologique de l'ontogenèse et la troisième établit une sorte de synthèse entre ces deux modes de rationalité.

D'emblée, cette structure représente l'appartenance de Driesch⁷⁰⁵ à une épistémologie que T. Lenoir a judicieusement qualifiée de *téléo-mécaniste*; celle-ci aurait dominé, en marge de la conception romantique de la *Naturphilosophie*, plusieurs programmes de recherche de la

703 Texte original: *Roux' Theorie ist eine auf die Spitze gestellte Pyramide : unten die hypothetische Grundansicht, darauf Hilfsannahme auf Hilfsannahme und zuletzt als schwere Basis darauf – meine einfachen Versuchsergebnisse.* Driesch, H. (1894). *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*. Leipzig: Wilhelm Engelmann, p. 11.

704 Au moins deux historiens ont contribué à la diffusion et à l'analyse des idées contenues dans cet ouvrage : Churchill, F. B. (1969). From machine-theory to entelechy: two studies in developmental teleology. *Journal of the History of Biology*, 2(1), 165-185; Sander, K. (1997). Hans Driesch the critical mechanist: "Analytische Theorie der organischen Entwicklung". Dans K. Sander (dir.), *Landmarks in Developmental Biology 1883-1924* (pp. 32-34). Berlin: Springer.

705 Cette thèse est partagée par Innes, S., *Hans Driesch and Vitalism*, p. 13.

biologie allemande au cours de la première moitié du XIX^e siècle, dont Blumenbach, Meckel, von Baer, Johannes Müller et Rudolph Leuckart seraient les représentants principaux. En bref, cette téléologie ne répondrait plus à un ordre divin préétabli, mais se fonderait plutôt sur la critique kantienne de la conception mécaniste qui relevait la nécessité pour l'entendement humain d'appréhender le vivant à partir d'une cause finale directrice. Chez Müller, l'activité organique dépend ultimement de stimuli d'ordre physico-chimique, mais l'agencement des organes intrinsèque au tout vital permet l'émergence d'une unité téléologique qui détermine entièrement cette activité⁷⁰⁶. En effet, cet héritage müllérien apparaît dans la *mécanique téléologique* d'E. Pflüger et dans l'auto-régulation telle que l'a conçue Roux. Il s'agit sans doute d'une nouvelle variante du téléo-mécanisme en pleine harmonie avec le mécanisme causal analysé dans les chapitres antérieurs. Éclairée par un aperçu approfondi de la téléologie kantienne, cette variante sera analysée et comparée à la position de Driesch à l'endroit convenable.

a) De Herbst à Driesch : la modélisation de l'induction embryonnaire

Attardons-nous pour l'instant à la partie mécanique. Initialement, la théorie analytique de Driesch remodela et précisa la pangenèse de De Vries à partir de la notion de *ferment*. Le même mélange hétérogène et désordonné de composés fermentatifs se trouverait dispersé dans le noyau de chaque cellule, et chacun de ces composés aurait un effet enzymatique typique sur l'organisation biochimique de son hôte. Contrairement aux pangènes de De Vries et aux biophores de Weismann, ces ferments n'opéreraient pas une différenciation directe lors de leur expulsion dans le protoplasme, mais y donneraient une direction [*Leitung*]⁷⁰⁷ dont la nature est précisée par un schéma tripartite (figure 17). Dans ce modèle, le protoplasme n'attend pas passivement l'inscription des déterminants nucléaires. Siège de la différenciation, son aboutissement est plutôt le produit d'un réseau de stimulations et de réactions métaboliques à la fois internes et externes. L'innovation théorique se situe dans son rôle intermédiaire

706 Lenoir, T. (1982). *The Strategy of Life: Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology*. Dordrecht: D. Reidel, pp. 105-111.

707 Driesch, H., *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*, p. 88.

d'organe stimulateur, établissant un pont causal interactif entre le bagage de ferments nucléaires et le milieu extracellulaire. C'est en vertu d'une adaptation cellulaire de la notion d'*induction*, développée notamment par son *alter ego* et compagnon de voyage, le zoologiste allemand Curt Herbst (1866-1946), qu'il parvint à mettre sur pied ce schème cellulaire qui surprend par sa modernité.

Selon Jane Oppenheimer, le terme « induction » en biologie serait le produit d'une analogie avec l'induction électromagnétique telle que décrite par Faraday dans son article de 1812⁷⁰⁸. Il faudra d'ailleurs attendre jusqu'en 1871 pour que le verbe « induire » [*induzieren*] soit utilisé dans un tel contexte par le botaniste W. Pfeffer. Ce dernier inventera finalement le concept d'*Auslösung* dans le cadre de sa *Pflanzenphysiologie* de 1881, signifiant l'induction d'une configuration spécifique de la

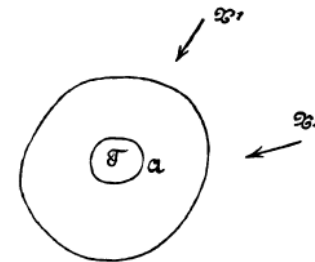


Figure 17: Schéma du système cellulaire de différenciation. *T* Totalité des ferments du noyau; *a* protoplasme; *x1* et *x2* sources de stimuli inductifs. (Driesch 1894)

croissance végétale sous l'effet de la lumière et de la gravité. À l'instar de Pfeffer, C. Herbst étudia particulièrement les *stimuli formateurs* de sources externes à l'organisme, tels que l'oxygène et autres éléments trophiques. En 1892, il obtint des résultats significatifs après avoir soumis des œufs fécondés d'échinodermes à des ions de lithium; pendant la gastrulation, l'invagination de l'ectoderme devant mener à la formation du tube digestif était remplacée par une excroissance endodermique vers l'extérieur⁷⁰⁹. Non seulement cette « exogastrula » ébranlait le dogme de la prédestination des feuillettes – l'endoderme poursuivait sa croissance aux dépens de l'ectoderme –, mais elle dévoilait un effet chimique qui outrepassait la simple variation quantitative d'un trait. Herbst afficha la conviction que ces stimuli directeurs [*Richtungsreize*] jouaient un rôle significatif dans la réalisation des processus ontogénétiques. En 1893, il inféra même une induction *interne*, soit celle de la migration des cellules du mésenchyme par l'ectoderme. Associant le concept d'*Auslösung* à la différenciation corrélative

708 Oppenheimer, J. (1991). Curt Herbst's contributions to the concept of embryonic induction. Dans S. Gilbert (dir.), *A Conceptual History of Modern Embryology* (pp. 63-89). Baltimore: The Johns Hopkins University Press, p. 84.

709 *Ibid.*, p. 73.

de Roux, il représente ses conditions mécaniques de possibilité à l'aide du modèle de la valve à piston tiré tout droit de la locomotive : « let us think of a steam engine connected to two different mechanisms in such a way that by the turning of one or another valve either one or the other mechanism is set into action, thus we have in principle the best representation of the essence of [a particular] group of morphogenic stimuli »⁷¹⁰. Cette fabuleuse analogie allait traduire mécaniquement l'idée d'une stimulation [*Reizbarkeit*] formatrice, amenée d'abord par Virchow dans le cadre de la pathologie cellulaire (1858)⁷¹¹. En définitive, Herbst considérait la *Reizbarkeit* comme l'activité fondamentale de tout corps organisé, mais n'aurait pas spécifiquement appliqué la mécanique inductive à l'individualité cellulaire. Entraînées par les dialogues des deux voyageurs, ses idées ont cependant contribué à l'élaboration du modèle drieschéen de différenciation cellulaire.

Le modèle de la valve à piston projette des effets causaux à la fois quantitatifs et qualitatifs de l'induction [*Auslösung*] cellulaire. Au niveau quantitatif, l'induction est caractérisée par une « monstrueuse »⁷¹² supériorité de l'énergie relâchée par la partie induite sur celle dépensée par la cause inductrice. L'inégalité entre l'énergie fournie et l'énergie produite constitue donc le critère économique de l'induction⁷¹³. Conformément à la spécificité conceptuelle de la *Reizbarkeit*, l'effet qualitatif dépendra de l'élément inductif et du corps réactif, de leur nature et de leurs états; différentes « valves » seraient ainsi activées et désactivées selon la valeur des variables impliquées. Or, le modèle de Driesch multiplie les variables de l'équation afin d'y représenter une chaîne inductive, dont la détermination qualitative apparaît comme un phénomène qui est à la fois systémique et décomposable en ses chaînons élémentaires. Selon le schéma de la figure 17, x^l peut convertir l'état de a en a' , si et

710 Herbst traduit et cité par Oppenheimer, *Ibid.*, p. 76.

711 Virchow, R. (1858). Reizung und Reizbarkeit. *Archiv für pathologische Anatomie, Physiologie und klinische Medizin*, 14(1), 1-64.

712 Driesch, H., *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*, p. 49.

713 Dans le cadre de la biologie moléculaire, Jacques Monod fera d'ailleurs de ce critère le propre de la régulation allostérique, accentuant, cette fois-ci à l'aide de l'analogie électronique, la disproportion énergétique jusqu'à son paroxysme : « La consommation d'énergie correspondant à l'interaction régulatrice est pratiquement nulle : elle ne représente qu'une fraction infime du potentiel chimique intracellulaire des effecteurs. En revanche la réaction catalytique gouvernée par ces interactions très faibles peut, elle, impliquer des transferts d'énergie relativement considérables. Ces systèmes sont donc comparables à ceux qu'on emploie dans des circuits électroniques d'automation où l'énergie très faible consommée par un relais pourra déclencher une opération considérable, telle que, par exemple, la mise à feu d'une fusée balistique ». Monod, J. (1970). *Le hasard et la nécessité*. Paris: Éditions du Seuil, pp. 92, 93.

seulement si a est réceptif à la stimulation de x^1 ; l'activation partielle de T en T^a par l'état protoplasmique a' est ensuite conditionnelle à la disposition de T envers a' . En vertu des ferments libérés par T^a , a' sera converti en a^1 , toujours sous la condition d'une disposition favorable de a' envers T^a . Si l'action de x^2 était elle-même conditionnelle à l'état protoplasmique a^1 , ce n'est qu'à ce moment que son effet inductif entre dans la chaîne, convertissant a^1 en a'' , qui activera lui-même T^{a^1} , etc. D'ailleurs, Driesch oppose ce schéma tripartite à une analyse « naïve » et binaire de l'induction cellulaire, où les états protoplasmique et nucléaire seraient indistincts; x^1 convertirait un « état cellulaire » Z à l'état Z^1 en cas de réceptivité, permettant à x^2 de convertir Z^1 en Z^2 , etc.⁷¹⁴. En effet, cette dernière logique rend la physiologie cellulaire particulièrement vulnérable aux fluctuations irritantes du milieu extérieur, et un épigénétisme extrême découlerait d'une telle modélisation de la différenciation cellulaire. Son antipode, le mosaïcisme weismannien, réduirait plutôt la différenciation à une détermination interne, essentiellement hermétique à toute stimulation formatrice extracellulaire qui se voudrait qualitative. Le modèle drieschéen démontre qu'il s'agit d'un faux dilemme. Spécifiquement disposé à des modalités précises de stimulation, le corps nucléaire impose par son action enzymatique des voies possibles de différenciation qui conditionnent la réceptivité protoplasmique en fonction de déterminations internes. Mais la réalisation sélective de ces voies dépendra de la stimulation extra-cellulaire en amont, de la configuration protoplasmique et de la réponse nucléaire en aval, formant une concaténation disjonctive et harmonieusement coordonnée avec le tout ontogénétique. Ce modèle cellulaire constituera le pilier analytique de Driesch et de sa *théorie épigénétique de l'évolution* [préformation].

Driesch corrige donc la « résultante à éclipse » de Nägeli en intégrant son principe fondamental à un système inductif cohérent et robuste. En suggérant une telle différenciation systémique, il rompt avec le principe « Un résultat, un matériel! » tout en faisant l'économie de la structure idioplasmique. Il remplace l'architecture hiérarchique par une organisation cellulaire qui, rapidement, sera intégrée à un réseau de stimuli ontogénétiques précis. Contrairement à ce que son agencement chromosomique suggère, la karyokinèse n'aurait pas

714 Driesch, H., *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*, p. 90.

d'autres fonctions que de diviser simplement le mélange des ferments dédoublés en deux moitiés égales. Contenant l'ensemble des ferments hérités lors de la fécondation, le noyau de toute cellule est toujours *totipotent*, mais la réalisation et la restriction de ce potentiel morphogénétique seraient conditionnelles à des états particuliers du protoplasme. En fait, ce modèle d'induction cellulaire serait en mesure de soutenir l'explication de la différenciation corrélative, là où Roux et Weismann avaient échoué. Ce faisant, Driesch normalisera et universalisera ce qui avait été confiné chez Roux à un mode opératoire atypique et adaptatif de développement.

Le passage d'un modèle cellulaire analytique à une théorie ontogénique doit offrir une explication mécanique de l'axiome drieschéen afin d'éviter les nombreuses anomalies auxquelles la théorie weismannienne était confrontée : c'est l'emplacement et les possibles migrations de

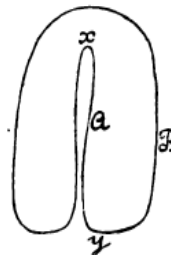


Figure 18: Schéma d'une gastrula *A* en formation.

x point de tension à l'extrémité de l'archentéron;
y cellule épidermique, près du blastopore; *B* point d'émission de l'induction chimique donnée en exemple. (Driesch 1894)

chaque cellule par rapport à l'embryon, et non la lignée cellulaire ancestrale à laquelle elle appartient, qui détermine son destin morphogénétique. Via le milieu extracellulaire, l'induction permettrait justement une différenciation interactive entre des cellules voisines, entre différents feuilletts et même entre différents organes. Fidèle à l'heuristique mécaniste, Driesch évite tout appel anthropomorphique à une sorte de « communication » intercellulaire de leurs positions respectives. Prophétique, il déduit plutôt l'envoi de stimuli formateurs à partir de différentes cellules émettrices, dont la configuration inductive serait relative à la combinaison différentielle des stimuli reçus en un point donné. La gastrula *A* illustrée à la figure 18 sert ici d'exemple. L'on suppose l'émission différentielle de stimuli provenant de deux sources distinctes, soit une tension physique [*Zuginduktion*] au point *x* (extrémité de l'archentéron) et une induction chimique provenant de l'épiderme au point *B*. La cellule *a*, laquelle n'est pas indiquée dans le schéma mais est située au point *x*, et la cellule *y* auront ainsi des destins histogénétiques différents – la première mésodermique, la seconde ectodermique – en vertu d'une exposition différentielle aux deux sources émettrices. Comme le précise Driesch, « la

cellule *a* pouvait répondre aux deux inductions, mais elle suivit la plus forte selon sa position, et très souvent il s'agit du seul stimulus reçu faisant effet »⁷¹⁵. Bien que l'exposition à un stimulus soit différentielle, son effet inductif n'est généralement pas graduel; la nature même de l'histogenèse nous le confirme, car la frontière entre les feuillettes n'est pas dégradée, mais typiquement circonscrite. Anticipant la théorie des gradients, Driesch infère donc la présence de seuils quantitatifs d'intensité dont le dépassement assure l'activation protoplasmique en cas d'une disposition favorable à ce type de stimulus. Les feuillettes et les tissus qu'ils engendrent seraient donc issus, dans les situations typiques et atypiques, de véritables champs d'induction morphogénétiques.

Enfin, l'inférence de tels processus porte un éclairage sur l'expérience de la compression; les blastomères déplacés par les effets de pression verraient simplement leur destin morphogénétique se conformer au nouveau champ auquel ils appartiennent. Dans le cas de la *Theilbildung*, cet éclairage reste toutefois fort incomplet. Ainsi, la privation des stimuli de la partie manquante provoquerait une reconfiguration de la constellation inductive qui prendrait en charge le rétablissement proportionnel de la différenciation des parties en fonction du nouveau tout. Mais même une représentation schématique des mécanismes potentiellement impliqués reste suspendue : le modèle inductif n'est toujours pas à la hauteur de l'énorme défi que représente l'*Umdifferenzierung*.

b) La dimension prospective de la problématique du développement

Ce modèle servait néanmoins d'explication aux larges possibilités épigénétiques des blastomères, et le protoplasme, par sa fonction médiatrice, rendait compte de leur restriction ascendante au cours des différents stades de différenciation cellulaire. Afin d'appréhender l'ensemble de ces possibilités en fonction des espèces, Driesch donna à la problématique rouxienne une dimension *prospective*. En effet, Roux partait d'une diversité explicite donnée, interrogeait rétrospectivement ses modes opératoires de manifestation et surtout, ses origines « énergétiques ». Un trait, une structure ou une fonction s'avérait soit la manifestation d'une

715 Texte original : *Die Zelle a konnte also beiden Induktionen antworten, sie folgte dem vermöge ihrer Lage stärkeren, oft wohl auch dem vermöge ihrer Lage allein zur Wirkung gekommenen Reiz.* Ibid., pp. 83, 84.

diversité déjà plus ou moins implicite dans le germe, ou une néo-formation, émergence d'une diversité nouvelle. Or, le regard prospectif inverse les pôles du spectre développemental⁷¹⁶. Implicite dans le germe, la diversité héritée n'est plus synonyme de préformation; la totipotence du germe et des premiers blastomères accorde plutôt un large champ de possibilités morphogénétiques – que Driesch nomme *potence prospective* [*prospektive Potenz*] – qui se resserre d'abord lors de la formation des feuillettes, et poursuit sa contraction jusqu'à la différenciation définitive des tissus, fixant son destin morphogénétique effectif ou *valeur prospective* [*prospektive Bedeutung*]⁷¹⁷. Bref, l'hérédité n'est plus comprise comme la conservation de la forme, mais comme les conditions matérielles de possibilité de l'exploitation contingente d'un champ épigénétique donné. Pour Roux, le devenir ontogénétique – particulièrement ses stades avancées – représentait une source potentielle d'altérations accidentelles du développement normal et d'adaptations épigénétiques résultantes : il entr'ouvrait la diversité à un renouvellement contingent. Pour Driesch, le devenir ontogénétique, par l'emprunt effectif de tracés implicites, provoque la mort de possibles restés latents dans cette irrémédiable (pour la plupart des espèces animales) et progressive fixation des destins.

Aux *Gifford Lectures* de 1907, Driesch reformulera donc la question de la préformation et de l'épigénèse de la manière suivante : « Is the prospective potency of each embryonic part fully given by its prospective value in a certain definite case; is it, so to say, identical with it, or does the prospective potency contain more than [sic] the prospective value of an element in a certain case reveals? »⁷¹⁸ Désormais, elle concerne les cellules, les feuillettes, les tissus et les organes de l'organisme au même titre que l'œuf fécondé, et la réponse variera également en fonction du stade ontogénique concerné. Chez l'oursin, la régénération d'une gastrula après dissection démontre ainsi que les cellules de l'ectoderme et de l'endoderme ont

716 C'est sur la base de cette redéfinition de la problématique développementale que Mocek affirme que Roux et Driesch évoluent au sein de deux « programmes théoriques » distincts, où le premier aurait élaboré une théorie de la détermination de l'ontogénèse, le second, une théorie analytique de la formation ontogénétique. Mocek, R. (1974). *Wilhelm Roux - Hans Driesch. Zur Geschichte der Entwicklungsphysiologie der Tiere*. Iéna: Gustav Fischer, p. 156.

717 Driesch, H., *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*, pp. 75-78.

718 Driesch, H. (1908). *The Science and the Philosophy of the Organism*. London: Adam & Charles Black, p.77.

des potences prospectives différentes, cette différence étant attribuable à la spécificité de leurs feuillets respectifs; ces potences sont donc réduites en comparaison à la totipotence des blastomères indifférenciés. Toutefois, les cellules au sein d'un même feuillet sont quant à elles *équipotentielles*. L'axiome drieschéen s'applique donc pleinement entre elles, c'est-à-dire que dans l'ectoderme et l'endoderme, la valeur prospective de chaque cellule est fonction de sa position. Informée par ces innovations théoriques, l'*Entwicklungsmechanik* serait désormais outillée afin de retracer, pour chaque espèce, le plan de différenciation de ces champs épigénétiques qui se divisent en sous-champs aux potentialités plus restreintes, parfois jusqu'à l'atteinte de la fixation anatomique, où la potence prospective devient nulle. Il s'agit de rendre compte d'une véritable *harmonie de constellation*, où le tout se développe de manière cohérente en dépit de l'indépendance croissante de ses parties, dans les situations typiques comme atypiques. En définitive, la traduction mécanique de cet axiome rend ainsi caduque toute dualité opératoire entre un développement typique, préformé, et un développement atypique, épigénétique. La théorie de l'« évolution [préformation] épigénétique » de 1894 reconnaît que l'ensemble des *Anlagen* est contenu dans le noyau fécondé, mais ces *Anlagen* ne représentent que des possibilités combinatoires et ne sont actualisées en vertu d'aucune prédétermination structurelle⁷¹⁹. Le réseau inductif remplace ainsi la structure idioplasmique, et sa plasticité confère au développement une dimension épigénétique qu'il semblait avoir perdu depuis la révolution karyokinétique.

Il ne s'agit bien entendu que d'une ébauche schématique d'explication mécanique, mais ce faisant, Driesch participa notamment à l'élaboration des bases heuristiques qui menèrent à la première démonstration expérimentale de l'induction entre deux tissus, pour laquelle Hans Spemann a été nobélisé (1924). La rigueur scientifique à laquelle il aspirait, jumelée aux difficultés persistantes que contenait le problème de la *Theilbildung*, alimenta néanmoins une insatisfaction⁷²⁰ à l'égard de son propre modèle qui est palpable au sein même de *La théorie analytique du développement organique*. Si, dans son essai « mathématico-mécanique » de 1891, Driesch voyait en l'*Entwicklungsmechanik* le prolongement méthodologique naturel de notre faculté de connaître, il témoigne maintenant des limites manifestes de la méthode

719 Driesch, H., *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*, p. 86.

720 Churchill, F., *From Machine-Theory to Entelechy*, p. 173.

analytique, qui concernent d'ailleurs la finitude épistémologique de cette même faculté. La seconde partie de *La théorie analytique du développement*, intitulée « L'ontogénie en tant que développement à la lumière de considérations téléologiques », s'ouvre donc sur ces remarques :

L'ontogénèse n'est pas un processus unitaire, mais est composée de processus dont plusieurs sont non seulement en partie indépendants les uns des autres, mais ces processus sont justement « donnés » dans cette indépendance. Autrement dit, nous ne comprenons [...] qu'en partie ces processus à partir de leurs causes. Nous devons donc expliquer l'ontogénèse comme une régularité causale traversée d'un profond mystère; l'analyse causale ne nous laisse que des fragments⁷²¹.

La détermination triadique de la cellule, l'induction inter-cellulaire et ses modalités schématiques de fonctionnement, seraient donc des rouages fragmentaires et isolés, dont l'assemblage organisé requiert toujours l'appel à un principe téléologique, nécessaire à la réalisation phénoménale de l'axiome drieschéen. Sur ce point, Driesch adhère explicitement à la thèse élaborée par Kant dans la *Critique de la faculté de juger*. La clarification de certaines notions développées par Kant permettra de situer le téléo-mécanisme de Driesch par rapport à celui de Roux.

c) Kant et la distinction entre la finalité naturelle et la finalité en général

Kant établit premièrement une distinction importante entre la *finalité naturelle* et la *finalité en général*. La dernière concerne tant la relation mécanique entre une machine et ses parties que la relation anatomique entre un corps et ses organes, car dans les deux cas « toute partie [...] est aussi conçue comme existant *pour* les autres parties et *pour* le tout, c'est-à-dire en tant qu'instrument (organe) »⁷²². Cette propriété correspond d'ailleurs à l'analogie de la montre amenée plus tard par William Paley en guise de preuve de la création divine des êtres

721 Souligné par Driesch. Texte original : [...] *ist die Ontogenese kein einheitlicher Vorgang, sondern ist aus vielen teilweise von einander gänzlich unabhängigen und in eben dieser Unabhängigkeit „gegebenen“ Vorgängen zusammengesetzt, zum andern verstehen wir, wie erörtert, keinen dieser Vorgänge aus seiner Ursache auch nur einigermaßen. Für ein in lauter Rätseln einerschreitendes Kausalgesetz müssen wir daher [...] die Ontogenese erklären; die kausale Analyse derselben liefert uns nur Stückwerk.* Driesch, H., *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*, p. 128.

722 Kant, E. (2000). *Critique de la faculté de juger [1790]* (Traduit par A. Philonenko). Paris: Vrin, p. 296.

organisés : « [...] à l'examen de cette machine [la montre] je découvre, ce que je n'avais pas pu découvrir dans la pierre, savoir : que ses diverses parties sont faites les unes pour les autres, et dans un certain but; que ce but est le mouvement, et que ce mouvement tend à nous indiquer les heures [...] »⁷²³. Ainsi, la finalité en général situe la cause finale à l'extérieur de l'organisation fonctionnelle et aucun principe téléologique interne n'est donc nécessaire à la compréhension de son activité causale. Par contre, Kant associe directement la finalité naturelle à la génération, qui implique que les parties du corps « se produisent l'une l'autre dans leur ensemble, aussi bien dans leur forme que dans leur liaison, d'une manière réciproque et que par cette causalité propre elles produisent un tout »⁷²⁴. La saisie des interactions causales *efficientes* entre les parties suffisait à l'intelligibilité d'un ordre fonctionnel déjà donné; mais lorsque l'organisation se trouve en pleine genèse, l'analyse causale laisse dans l'obscurité le principe en vertu duquel le tout et ses parties *s'auto-organisent* et tendent vers un état final. Selon Kant, ce principe ne saurait être une cause efficiente, car il serait alors assimilé à une partie instrumentale de plus au sein du tout : il s'agit plutôt d'un « principe de connaissance, pour celui qui juge, de l'unité systématique de la forme et de la liaison de tout le divers »⁷²⁵. Autrement dit, l'épigenèse n'est intelligible que si l'on suppose que les parties sont ordonnées en fonction de l'idée du tout, de manière analogue à la construction d'artefacts humains. Dans ce dernier cas, l'idée projetée n'agit jamais causalement sur la transformation matérielle des parties, mais n'en détermine pas moins la réalisation finale.

En tant que *principe régulateur*, cette idée du tout concerne d'abord les conditions épistémologiques de possibilité de l'organisation biologique, ou comme l'exprime Philippe Huneman, « the *internal productivity* of the organisms, their *epigenetic* character, is *essentially bound to the specific epistemological character* of the biological knowledge »⁷²⁶. La connaissance biologique ferait donc appel au jugement dit « réflexif » qui se distinguerait

723 Paley, W. (1818). *Théologie naturelle* (Traduit par C. Pictet). Genève: J. J. Paschoud, p. 2. L'analogie de la montre a été reprise par Darwin, où la sélection naturelle substitue l'ouvrier dans la mise en ordre finalitaire des parties du tout mécanique.

724 Kant, E., *Critique de la faculté de juger*, p. 296.

725 *Idem*.

726 Souligné par Huneman, P. (2007) Reflexive judgment and Wolffian embryology. Kant's shift between the first and the third critiques. Dans P. Huneman (dir.), *Understanding Purpose. Kant and the Philosophy of Biology* (pp. 75-100). Rochester: University of Rochester Press, p. 87.

du jugement « déterminant », car dans ce dernier cas, le particulier est toujours déterminé par des règles universelles connues. Émergeant des jugements réflexifs, le concept d'« être organisé » – sous lequel les phénomènes épigénétiques seraient nécessairement subsumés – inclurait finalement l'idée d'une cause téléologique, qui en vertu d'un mode distinct de rationalité, n'entrerait pas en conflit avec les jugements déterminants de la physique newtonienne. Par l'application pertinente des modes de jugement, Kant conclut donc :

[qu'] un être organisé n'est pas simplement machine, car la machine possède uniquement une force motrice; mais l'être organisé possède en soi une force formatrice [bildende Kraft], qu'il communique aux matériaux, qui ne la possèdent pas (il les organise) : il s'agit d'une force formatrice qui se propage et qui ne peut pas être expliquée par la seule faculté de mouvoir (le mécanisme).⁷²⁷

C'est donc cette conception kantienne de l'organisme qui constituera le socle des programmes de recherche téléo-mécanistes. Les variantes divergeront autour de la nature de la « force formatrice ». Dans le cadre de l'idéalisme transcendantal, il s'agit, de manière analogue à la force newtonienne, d'une inconnue explicative dont l'identification est néanmoins nécessaire afin de rendre compte de cette régularité de mouvement que l'on constate dans le phénomène. En tant que principe régulateur, elle est indispensable à notre connaissance biologique; en tant qu'inconnue explicative, elle marque les limites de notre faculté de connaître et la frontière avec le noumène (la chose en soi). Pour d'autres, comme R. Leuckart, elle n'aura enfin qu'une valeur heuristique : au service de l'analyse fonctionnelle, l'inconnue d'aujourd'hui représente les conquêtes futures du savoir positif.

Rappelons-le, la théorie darwinienne de la descendance entraîna une méfiance envers l'heuristique téléologique dans les programmes de recherche émergents, tels que l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne. À cet égard, Roux hérite de ce rejet partagé non seulement par Haeckel et His, mais aussi par des néo-kantiens tels que F. Lange et E. du Bois-Reymond. Sa distinction fondamentale entre la *Teleologie* et la *Zweckmässigkeit* (finalité) (*KdT*, p.2) correspond à celle suggérée par Kant entre la finalité naturelle et la finalité « en général ». Si la première est nettement suspecte aux yeux de Roux, la seconde demeure en effet totalement compatible avec l'heuristique mécaniste qui occupe le noyau de l'*Entwicklungsgeschichte* évolutionnaire. À l'aide de l'adaptation fonctionnelle et de la

⁷²⁷ Kant, E., *Critique de la faculté de juger*, pp. 297, 298.

sélection intérieure, le jeune Roux parvient à jeter les bases explicatives d'une épigénèse auto-formatrice qui jouirait d'une téléo-directionnalité ultimement réductible à l'organisation finalitaire de ses parties. Ce faisant, il contredit Kant sur la nécessité d'un appel à une finalité naturelle afin de comprendre le phénomène épigénétique : les organismes sont tout à fait analogues à des montres dont un rouage serait « la cause efficiente de la production d'un autre rouage »⁷²⁸. Entamée par J. Müller, Virchow et Pflüger, cette réhabilitation d'une téléologie mécanique et systémique représente un acquis théorique d'une importance capitale qui traça la voie à l'invention de la théorie biogénétique d'O. Hertwig, véritable théorie organiciste de l'induction développementale.

d) L'adoption drieschéenne de la téléologie naturelle et l'appel au Bildungstrieb

Mais ce « profond mystère » de l'ontogenèse auquel Driesch faisait référence, consiste précisément en la finalité naturelle telle que conçue par Kant dans sa troisième *Critique* :

*Dans la mesure où le tout viable, en tant que fin clairement reconnaissable de l'ensemble, est donné dans tous les processus de l'ontogenèse, nous jugeons donc, sur la base d'une nécessité objective, ces processus comme s'ils étaient déterminés par une intelligence en qualité et en ordre. Par ces mots, nous donnons à un point de vue critico-téléologique son expression véritablement adéquate*⁷²⁹.

Driesch s'en remet ainsi pleinement à l'autorité de Kant⁷³⁰. Cet appel à la téléologie kantienne commença d'ailleurs dès 1893, dans un essai prônant l'autonomie fondamentale de la biologie en tant que science; Driesch y considérait le principe téléologique comme la différence spécifique de la rationalité biologique⁷³¹. L'heuristique téléologique nous apparaît donc, tout comme à S. Innes⁷³², comme une condition de possibilité de la théorisation drieschéenne de l'induction développementale. Car comme l'a judicieusement suggéré F. Churchill⁷³³,

⁷²⁸ *Ibid.*, p. 297.

⁷²⁹ Souligné par Driesch. Texte original: *Wir beurteilen auf Grund einer objectiven Nötigung, nämlich deswegen, weil das lebensfähige Ganze als deutlich erkennbares Ende der Gesamtheit aller Prozesse der Ontogenese gegeben ist, diese Vorgänge so, als seien sie von einer Intelligenz nach Qualität und Ordnung bestimmt, mit diesen Worten geben wir dem kritisch-teleologischen Standpunkt den eigentlich adäquaten Ausdruck* Driesch, H., *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*, pp. 130, 131.

⁷³⁰ Voir sur ce point Mocek, R., *Wilhelm Roux – Hans Driesch*, p. 117.

⁷³¹ Driesch, H. (1893). *Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.

⁷³² Innes, S., *Hans Driesch and Vitalism*, p. 43.

⁷³³ Churchill, F., *From Machine-Theory to Entelechy*, p. 185.

l'assimilation du noyau cellulaire à un sac rempli de ferments désorganisés, fit reposer sur le réseau inductif tout le poids explicatif de l'architectonique du développement; l'abandon de la structure idioplasmique – accompagné d'un net scepticisme envers la sélection naturelle darwinienne – ouvrit la voie à la nouvelle théorie épigénétique, mais laissa un vide explicatif qui sera naturellement rempli par le *Bildungstrieb* (« impulsion formatrice »), concept qui a d'ailleurs été inventé par Blumenbach et dont la théorie a justement été avalisée par Kant.

« Nous voulons penser en tant que sujet actif et nommer *Bildungstrieb* chaque intelligence qui apparaît produire les formations organiques; en cela nous introduisons une vieille expression qui trop longtemps a été discréditée, et nous ne faisons absolument rien d'autre que ce que les physiiciens ont fait, lorsqu'ils parlaient d'une force »⁷³⁴. L'« impulsion » ou « force » formatrice serait à la biologie ce que la force gravitationnelle est à la physique. Driesch ira même jusqu'à affirmer que le *Bildungstrieb* serait à l'origine du noyau et de la « structure du germe » [*Eibau*]. Tout comme l'ingénieur, la cause téléologique est bien sûr contrainte par les « lois de la matière » [*Gesetze der Materie*]; c'est d'ailleurs en vertu de ces contraintes que le système ontogénétique – qui manifeste une harmonie à la fois causale et fonctionnelle – peut être un objet analytique. Enfin, Driesch postule même l'existence d'un « *Bildungstrieb* phylogénétique », à l'origine d'un développement évolutionnaire global, en guise de remplacement de la sélection naturelle.

Pour cause, Roux et du Bois-Reymond l'accusèrent de vitalisme; cette réintroduction métaphysique du *Bildungstrieb* n'avait, prévint Roux⁷³⁵, aucun sens pour la communauté scientifique. Étrangement, la réaction première de Driesch fut de se rétracter et de réinterpréter, voire travestir la deuxième partie de la *Théorie analytique du développement organique*. La finalité naturelle céda rapidement sa place à la finalité en général (*Zweckmässigkeit*). De la même manière que la disposition finalitaire du corps adulte assure l'harmonie des processus physiologiques, la structure de l'œuf [*Eistruktur*]⁷³⁶ représenterait

734 Texte original: *Wir wollen uns jene Intelligenz, welche die organischen Bildungen zu fertigen scheint, als thätiges Subjekt denken und Bildungstrieb nennen; indem wir diesen alter, lange in Misskredit geratenen Ausdruck einführen, thun wir durchaus nichts anderes, als der Physiker thut, wenn er von einer Kraft redet.* Driesch, H., *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*, p. 139.

735 Roux, W. (1895). Nachwort *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (Vol. 2, pp. 996-1023). Leipzig: Wilhelm Engelmann, pp. 1020, 1021.

736 Driesch, H. (1896). Die Maschinentheorie des Lebens. Ein Wort zur Aufklärung. *Biologisches Zentralblatt*,

l'organisation minimale à partir de laquelle l'harmonie ontogénétique émergerait. Cet ordre structurel donné au départ constitue désormais les conditions « statiques » de l'organisation finalitaire. La description biologique du *Bildungstrieb* exprimerait seulement ce caractère finalitaire, c'est-à-dire « la manière intelligente avec laquelle a été faite la structure »⁷³⁷. Il s'agit certainement d'un revirement significatif. Considérant la causalité et la téléologie comme deux concepts *a priori*, Driesch proclamait deux ans plus tôt qu'« une explication causale de la finalité était enfermée dans un non-sens »⁷³⁸. En somme, si Driesch voyait dans les causes et les qualités de l'embryon le simple instrument du *Bildungstrieb*⁷³⁹, il conçoit désormais ce principe téléologique comme la simple expression systémique d'une structure primordiale [*Urstruktur*] en formation.

Comment expliquer ce ralliement à la version rouxienne du téléo-mécanisme? D'abord, il y a vraisemblablement la volonté de ne pas être perçu par ses pairs comme un hérétique :

Ce que j'ai soutenu n'était donc absolument pas le « vitalisme » mais, du moins en ce qui concerne les phénomènes vitaux, était carrément la vision commune du dogmatisme physico-chimique! Je n'ai seulement pas eu crainte de dire, ce qu'aujourd'hui on [...] a peur de voir : la présence d'une base finalitaire, à partir de laquelle le phénomène vital prend place [...] Je voudrais qualifier ma vision du vivant, contrairement à la vision vitaliste, en tant que formelle-téléologique ou physico-chimico-tectonique⁷⁴⁰-téléologique: c'est peut-être mieux en tant que : théorie machinale de la vie⁷⁴¹.

16, p. 359. Il faut mentionner qu'à ce stade, Driesch insistait sur l'importance de la structure protoplasmique au détriment du noyau. En 1895, Driesch et T. H. Morgan retirèrent une portion du matériel protoplasmique d'œufs de cténophores sans porter atteinte à l'intégrité de leur noyau; cette intervention causa pourtant des défauts tératologiques majeurs. Driesch finit par attribuer au protoplasme la réalisation du plan d'organisation embryonnaire, réservant au noyau la détermination de traits spécifiques secondaires issus des croisements. Ce faisant, il fut un précurseur important de l'idée d'une « hérédité cytoplasmique ». Driesch, H. (1908). *The Science and the Philosophy of the Organism*, pp. 65, 67, 76, 77. Pour une analyse historique de la notion d'hérédité cytoplasmique, voir Sapp, J. (1987). *Beyond the Gene. Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*. Oxford: Oxford University Press.

737 Driesch, H., *Die Maschinentheorie des Lebens*, p. 364.

738 Driesch, H., *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*, p. 163.

739 *Ibid.*, p. 161.

740 On reconnaît ici le lexique de Haeckel (1866) : la tectonique renvoyait à une « science des structures », qui était par la même occasion une science de l'individualité biologique.

741 Souligné par Driesch. Texte original: *Was ich vertrat, war also durchaus kein „Vitalismus“ sondern war, soweit wenigstens als Lebensgeschehnisse in Frage kommen, gerade die landläufige Ansicht des physikochemischen Dogmatismus! Nur scheute ich mich nicht die sprechen, die man sich heutzutage [...] zu sehen scheut: das Gegebensein der zweckmässigen Basis, auf der sich das Lebensgeschehen abspielt. [...] Als formal-teleologisch oder physiko-chemisch-tektonisch-teleologisch möchte ich meine Ansicht vom Leben im Gegensatz zum Vitalistischen bezeichnen: besser vielleicht als: Maschinentheorie des Lebens.* Driesch, H., *Die Maschinentheorie des Lebens*, p. 365.

Driesch situe ici le réductionnisme et le vitalisme comme le Charybde et la Scylla de la question téléologique. Issue d'abord du criticisme, sa position devait ainsi occuper le centre du spectre; mais cette « théorie machinale de la vie » semblait sacrifier la téléologie kantienne au profit d'une conception mécaniste de la finalité qui, à vrai dire, était beaucoup plus consensuelle. De manière plus significative, on peut situer ce repli comme une étape provisoire d'irrésolution au sein d'un cheminement philosophique global. Ce dernier débuta par une quête d'exactitude et de scientificité qui, devant la déception que représentait le programme haeckelien, trouva d'abord refuge dans l'*Entwicklungsmechanik*. Or, la découverte de la *Theilbildung* ébranla sa foi en l'analyse causale : « it is always possible in fact to account for the typical localisation of every morphogenetic effect by the discovery of a single specific formative stimulus? [...] It is the *method* of the physicists – not their results – that morphogenesis has to apply in order to make progress »⁷⁴². Le résultat majeur de la physique était bien sûr la mécanique, mais en tant qu'heuristique qui est désormais qualifiée de « machinale », elle apportait des résultats fort schématiques, voire fragmentaires. Afin de refonder la biologie sur des bases certaines, la description ontogénique devait être mathématiquement formalisée. En ce sens, l'axiome drieschéen est exemplaire du type d'assise épistémique qu'il souhaite ériger.

e) *Criticisme et néo-vitalisme : de la finalité naturelle à l'entéléchie*

Driesch pouvait bien affirmer sa piété envers le « dogme physico-chimique », son modèle analytique peinait toujours à expliquer les cas complexes d'*Umdifferenzierung*. Certes, la migration hétérotopique de blastomères provoquée par l'expérience de la compression, qui est un cas de re-différenciation simple, pouvait être en partie résolue par la théorie inductive. En effet, Driesch supposait que les points importants d'émission de stimuli formateurs se trouvaient aux pôles des premiers axes de segmentation. Pflüger avait démontré que la détermination de ces axes pouvait être modifiée par des facteurs externes, mais la fixation de la polarité déterminait les axes d'émission nécessaires à la configuration embryo-spatiale des

742 Driesch, H., *The Science of the Organism*, pp. 119, 51.

champs de différenciation. L'explication de la *Theilbildung* par le modèle inductif impliquait par contre une redéfinition de la polarité de la partie saine qui prenait en charge l'ontogenèse dans sa totalité. Le modèle inductif s'alourdissait: il fallait notamment imaginer un mécanisme d'embryo-localisation, une redéfinition correspondante des points d'émission et la transformation qualitative des séquences inductives et des réponses protoplasmiques de différenciation en fonction de la nouvelle proportion du matériel globalement disponible! Ces difficultés devinrent encore plus manifestes par la révélation de nouveaux résultats expérimentaux qui donnèrent une nouvelle magnitude à ce type complexe d'*Umdifferenzierung*.

Lors d'un séjour à la Station zoologique de Naples (1894-1895), Driesch coupa en deux moitiés des gastrulas d'oursin en prenant bien soin d'effectuer l'incision horizontale près de l'équateur, de sorte que chaque moitié contienne des parties de l'ectoderme et de l'endoderme; dans plusieurs cas, chaque moitié referma la plaie de l'incision et se développa en des larves complètes et saines de taille réduite⁷⁴³. Cette restauration instantanée des proportions normales du tout original eut un effet déroutant sur Driesch. La formation de l'archentéron ou intestin primitif [*Urdarm*] est représentative du phénomène. Trois segments sont morphologiquement identifiables, soit l'avant, le milieu et l'arrière; ces segments sont délimités par deux points de constriction qui lui procurent sa forme typique. La restitution de la gastrula avait ainsi maintenu les strictes proportions de l'archentéron conformément à sa taille, elle-même proportionnelle à la taille du nouvel embryon. Dans le cas d'un développement typique, l'explication causale la plus probable consistait en l'émission de stimuli différentiels à partir des pôles, stimuli qui n'auraient un effet différenciateur qu'aux zones de constriction visées. La conséquence immédiate de la dissection devait en principe se traduire par une diminution des stimuli polaires, provoquant le dysfonctionnement général du système inductif; Driesch n'assista pas à un tel scénario tératogénique, mais à une re-

743 Churchill, F., *From Machine-Theory to Entelechy*, pp. 178, 179. Les résultats de Driesch ont été premièrement publiés dans Driesch, H. (1895-1896). Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen *Arch. Entwicklungsmech.*, 2, 169-203. Ils servirent d'appui à la thèse néo-vitaliste dans Driesch, H. (1899). Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens *Arch. Entwicklungsmech.*, 8, 35-111. Nous n'avons pas eu accès à ces articles. Voir également Sander, K. (1997). Hans Driesch's "philosophy really ab ovo", or why to be a vitalist. Dans K. Sander (dir.), *Landmarks in Developmental Biology 1883-1924* (pp. 35-37). Berlin: Springer.

différenciation complète dont la modélisation mécanique lui apparaissait impossible. En 1899, il conclut donc que ce phénomène, comme tous les cas d'*Umdifferenzierung* complexe, est essentiellement « vitaliste ».

À partir de ce stade, Driesch distinguera le néo-vitalisme d'un vitalisme « naïf » sur la base d'une approche critique. La preuve indirecte du néo-vitalisme prend la forme du *modus ponens* suivant :

(1) S'il est impossible que les *systèmes harmoniques-équipotentiels* (SHE) soient des machines, alors ceux-ci sont déterminés par un principe vital.

(2) Il est impossible que les SHEs soient des machines.

(C) Les SHEs sont déterminés par un principe vital.⁷⁴⁴

Précisons d'emblée que Driesch ne se réfère pas aux machines humaines existantes, mais à toute machine possible; la possibilité machinale se confond ainsi avec la possibilité mécanique, c'est-à-dire que la réfutation du néo-vitalisme doit passer par l'exigence minimale d'une explication causale qui serait suffisante. À cet égard, les systèmes *strictement* équipotentiels, où chaque élément est en mesure d'assumer le rôle de tous les autres éléments, seraient en principe explicables à l'aide du modèle de l'induction morphogénétique. Ce dernier sert de cadre schématique à partir duquel l'analyse causale serait éventuellement en mesure de retracer les chaînons de l'induction différenciatrice, et ainsi élucider l'ordre mécanique produisant la régularité exprimée par l'axiome drieschéen. Par contre, l'organisation particulière de plusieurs formes organiques, allant de certains protozoaires jusqu'aux polypes en passant par plusieurs embryons d'invertébrés, s'avérerait rebelle à toute modélisation causale possible. Le défi ne résiderait pas dans l'équipotence des éléments cellulaires en tant que telle, mais dans la coordination harmonieuse de leurs valeurs prospectives en fonction de n'importe quel ensemble ontogénétique possible; dans les cas complexes d'*Umdifferenzierung*, ces ensembles en pleine transformation peuvent être arbitrairement privés de la majorité de leur organisation sans que cela n'affecte la qualité de leur issue typique. Le potentiel d'un

744 Cette reformulation de l'argument de Driesch s'est notamment faite à partir de Driesch, H., *The Science of the Organism*, pp. 119, 187.

élément cellulaire n'étant défini ni par sa généalogie, ni par sa localisation initiale, ni même par l'orientation initiale de l'ensemble auquel il est intégré⁷⁴⁵, sa précision prospective apparaît entièrement déterminée par l'activité unificatrice et régulatrice de cet ensemble, qui est donc un véritable *système harmonique-équipotentiel* (SHE).

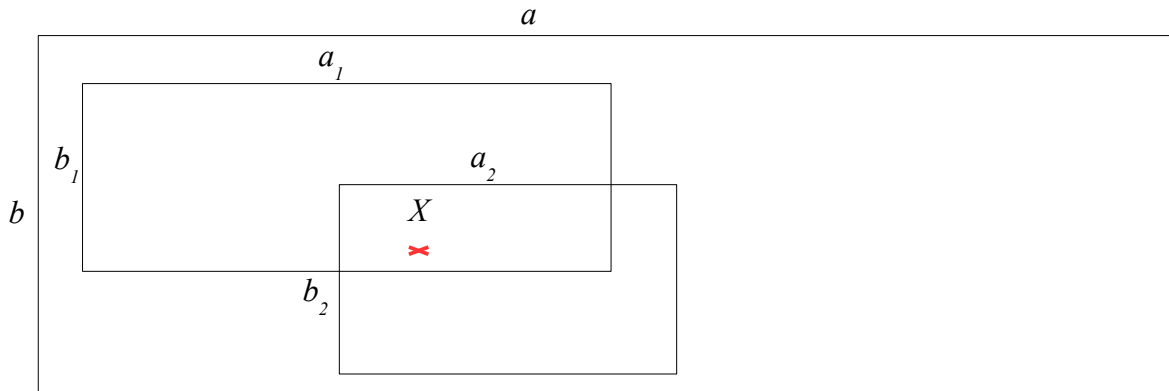


Figure 19 : Diagramme démontrant les caractéristiques d'un SHE. Un élément X peut être une partie intégrante des systèmes $a b$ ou $a_1 b_1$ ou $a_2 b_2$; sa valeur prospective sera différente dans chacun des cas. (Driesch 1908).

Si la méthode analytique devait être abandonnée, la formalisation mathématique devra quant à elle prendre le relais méthodologique afin de décrire objectivement les lois universelles qui régissent ces systèmes. Selon Driesch, la formalisation des SHEs exige l'ajout de variables à l'axiome de base qui semblait suffire jusqu'alors. Une particularité fondamentale des SHEs est la génération (et la régénération) d'un corps dont la dimension des parties est toujours proportionnelle au matériel (désormais) disponible. En effet, la *Theilbildung* d'une gastrula et la restitution d'un polype ont démontré que la relation prospective d'un élément cellulaire X est non seulement une fonction de sa position relative p , mais également de la taille absolue t du SHE auquel cet élément appartient. Représentée à la figure 19, la nouvelle formule applicable aux SHEs est donc $(X) = f[p, t, \dots]$.

Or, cette formule ne contient que des variables, et l'ajout d'un facteur invariable, représenté par la lettre E , la compléterait par la prise en compte du facteur nécessaire, dans tous les cas possibles, à la réalisation de X selon p et t . L'intégration du facteur E donne ainsi la formule finale $(X) = f[p, t, E]$. Soit, la nature exacte du facteur E reste à déterminer. De fait,

⁷⁴⁵ *Ibid.*, p. 121.

X dépend en partie de la potence prospective, mais celle-ci ne saurait suffire à déterminer sa propre actualisation différenciatrice. *X* ne saurait finalement être une machine qui fonctionnerait par auto-induction de ses parties ou par tout autre dispositif imaginaire. Les raisons abordées plus tôt sont ici clairement exprimées par Driesch :

*Every volume [a b, a₁ b₁, a₂ b₂, etc.] which may perform morphogenesis completely must possess the machine in its totality. As now every element of one volume may play any possible elemental role in every other; it follows that each part of the whole harmonious system possesses any possible elemental part of the machine equally well, all parts of the system at the same time being constituents of different machines [...] you may ask yourselves if you could imagine any sort of a machine, which consists of many parts, but not even of an absolutely fixed number, all of which are equal in their faculties, but all of which in each single case, in spite of their potential equality, not only produce together a certain typical totality, but also arrange themselves typically in order to produce this totality.*⁷⁴⁶

Dans la dernière partie de ce passage, Driesch se réfère précisément à la migration des cellules du mésenchyme qui, avant de former le squelette larvaire de l'oursin, migrent vers lieu dédié à cet organe. En cas de *Theilbildung*, ces groupes désormais restreints adaptent leur parcours et le destin morphogénétique de chacune d'entre elles. En cas d'arrangement typique, on pourrait, à l'instar de Weismann, inférer une simple stimulation chimio-tactique à l'origine d'une relocalisation fonctionnelle préétablie. Mais la *Theilbildung* nous révèle plutôt un comportement analogue à des ouvriers travaillant à la construction d'un pont. Chacun d'entre eux peut accomplir chacune des tâches et occuper chacune des positions; le résultat final est toujours un pont parfaitement construit, même en cas d'accident impliquant la mort d'un ouvrier⁷⁴⁷. Bref, les SHEs, tels que les regroupements d'ouvriers, sont capables de *réalisation multiple* [“multiple realization”⁷⁴⁸], c'est-à-dire que différentes combinaisons causales entre différents éléments à l'échelle micro peuvent reproduire exactement le même effet à l'échelle macro. Le « général mécanique », tel que représenté par Weismann, doit manifestement céder sa place à un général animé.

746 *Ibid.*, p. 140, 153.

747 *Ibid.*, p. 153.

748 Étroitement relié à la question de l'émergence, le concept de « réalisation multiple » a fait récemment l'objet de débats en philosophie des sciences. À l'origine, il devait être à la base d'une réfutation d'un réductionnisme nomologique, mais certains philosophes ont insisté sur sa compatibilité avec le réductionnisme. Voir notamment Sober, E. (1999). The multiple realizability argument against Reductionism. *Philosophy of Science*, 66(4), 542-564; Kim, J. (1992). Multiple realization and the metaphysics of reduction. *Philosophy and Phenomenological Research*, 52(1), 1-26.

Ce renoncement à l'explication mécanique annonçait la nature vitaliste du facteur *E*. Cette réaffirmation du *Bildungstrieb* de 1894 prit la forme du concept aristotélicien d'*entéléchie*, dont le sens étymologique est précisé par Driesch comme « ce qui contient la fin en soi-même ». Doit-on y voir un simple changement esthétique, ou une véritable distanciation par rapport à l'idéalisme transcendantal de Kant? Après tout, le principe téléologique passe de concept *a priori* à agent vital. Mais sa déduction à l'aide d'une formule mathématique simple traduit une démarche qui se veut transcendantale : le facteur *E* s'impose comme condition de possibilité des systèmes harmoniques-équipotentiels. Cependant, dans la mesure où le vitalisme de Driesch sera à l'origine de théories parapsychologiques⁷⁴⁹ et d'une réflexion métaphysique, cette démarche semble s'éloigner de l'objectif épistémologique du criticisme kantien.

f) Le néo-vitalisme affirme la prédétermination formelle du développement

En ce qui nous concerne, cette restitution de l'entéléchie met en évidence la réaffirmation paradigmatique d'une épigénèse de type baérien qui, rappelons-le, relevait fondamentalement d'un préformationnisme de l'Idée. Tandis que l'interprétation du *Bildungstrieb* était focalisée sur l'organisation des parties, l'entéléchie travaille ultimement à la réalisation de la *forma essentialis*. Après avoir conçu une épigénèse causale où l'accent était porté sur l'indétermination prospective, l'*épigénèse vitaliste* renoue avec l'heuristique aristotélicienne qui dominait l'*Entwicklungsmechanik* depuis son tournant mosaïciste : « Was there nothing “manifold” previous to morphogenesis? Nothing certainly of an extensive character, but there was something else : there was entelechy, and thus we may provisionally call entelechy an “intensive manifoldness”. That then is our result : not evolution, but epigenesis – *epigenesis vitalistica* »⁷⁵⁰. Qu'elle prenne la forme d'une structure idioplasmique ou d'une cause téléologique, qu'elle soit « intensive » ou « extensive », cette diversité implicite assume dans les deux cas une prédétermination typologique du développement.

749 Voir notamment Wolfram, H. (2003). Supernormal biology: Vitalism, parapsychology and the german crisis of modernity, c. 1890-1933. *The European Legacy*, 8(2), 149-163.

750 Driesch, H., *The Science of the Organism*, p. 144.

D'ailleurs, il n'est pas étonnant de constater que Driesch s'avère, dans sa période vitaliste, un détracteur convaincu de la théorie cellulaire, déplorant qu'un simple fait dépourvu de contenu théorique, à savoir que les organismes sont formés de cellules, puisse porter le nom de « théorie »⁷⁵¹. Réduisant la cellule à un simple instrument du tout régulateur, Driesch reprit l'analogie réductionniste de la cellule en tant que matériau de construction⁷⁵². Cette position n'était d'ailleurs pas tout à fait étrangère à la thèse « Roux-Weismann »; dans ce dernier cas, le corps cellulaire était assimilé à un véhicule matériel du déploiement karyokinétique de l'architecture idioplasmique. Mécanique ou vitaliste, la préformation du développement entraînait la négation de l'individualité cellulaire, principe qui avait occupé le noyau du programme de recherche de Virchow.

g) La signification épistémologique du tournant vitaliste de Driesch

Finalement, le rejet des explications darwinienne et néo-lamarckienne de l'évolution – toutes deux fondées, selon Driesch, sur l'accumulation (germinale ou somatique) de variations contingentes – compte parmi les facteurs déterminants qui portèrent Driesch à franchir, dès 1894, les limites de la finalité mécanique (ou « en général ») par recours à une cause téléologique irréductible⁷⁵³. À cet égard, l'idéalisme transcendantal sert ici de justification métaphysique au renoncement à l'explication analytique de la finalité tant au niveau de l'ontogenèse que de la phylogenèse. La boîte de Pandore du vitalisme étant bien ouverte, l'entéléchie prendrait désormais en charge l'adaptation à l'échelle évolutionnaire, esquivant – peut-être trop facilement – les difficultés auxquelles fera face la théorie darwinienne au début du XX^e siècle. La théorie drieschéenne débouche ainsi sur un retour au transformisme de Lamarck, seule théorie transformiste qui serait, toujours aux yeux de Driesch, véritablement vitaliste : « there exists a certain organising power at the root of the transformism of species also, a power which we do not understand, which we see only partially manifested in the work

751 « there is nothing like a “cell-theory”, even in a deeper meaning of the word ». *Ibid.*, pp. 27, 28.

752 *Ibid.*, p. 95.

753 Mocek voit ainsi en ce renoncement du darwinisme un renforcement de l'opposition entre la causalité et la téléologie chez Driesch, menant à la mystification du problème de la finalité. Mocek, R., *Wilhelm Roux – Hans Driesch*, pp. 118, 119.

of restitutions, but which certainly is not even touched by any of the [Neo-] Lamarckian arguments? »⁷⁵⁴. Contrairement à la hiérarchie des faits biologiques de Weismann, celle de Driesch pose comme fondamentale l'ontogenèse, prisme de l'intellection de la transformation phylogénique.

Terminons cette section en posant la question de la valeur du legs historique de Driesch. En un sens, la théorie de ce dernier aboutit en une pensée philosophique qui s'attardera à l'explication de présumés « phénomènes parapsychologiques » à l'aide d'un type similaire d'entéléchie. Cet aboutissement discrédite-t-il ses fondements heuristiques, ou s'agit-il d'une dérive « irrationnelle » de son créateur? À partir d'un biais rétrospectif, l'histoire des sciences jugea pendant longtemps ce « tournant vitaliste » comme une dérive métaphysique digne de la *Naturphilosophie*. Nous n'avons pas l'intention de nous attarder à ce genre de procès. Face au génie d'un des plus grands embryologistes de l'histoire, une certaine humilité s'impose. Certes, nous avons affaire à un personnage sans compromis et en quête d'absolu. Portant l'heuristique mécaniste en son centre, l'*Entwicklungsmechanik* emprunte un long parcours méthodologique serpenté et semé d'embûches, et sa conquête du savoir positif est un travail de longue haleine. Pour l'épistémologue, les problèmes souvent aporétiques de ce programme de recherche transparaissent pleinement dans la théorie de Driesch : en cela réside la véritable signification épistémologique de son emploi de la téléologie kantienne. Comme le rappela le philosophe R. Mocek, le néo-vitalisme de Driesch ne doit pas être pensé comme la simple application de l'idéalisme à la biologie, mais comme la conséquence de problèmes propres à la physiologie du développement⁷⁵⁵. Ces problèmes seront d'ailleurs directement abordés par O. Hertwig, à qui nous réservons la section finale.

7.5 Oscar Hertwig et la critique du mécanisme : la revanche de l'organisme élémentaire

En 1892, Oscar Hertwig était à juste titre reconnu comme un zoologiste de premier ordre, ayant à son actif des découvertes morphologiques majeures, des essais théoriques féconds et un manuel d'embryologie générale. Titulaire de la Seconde chaire d'anatomie de

⁷⁵⁴ Driesch, H., *The Science of the Organism*, p. 287.

⁷⁵⁵ Mocek, R., *Wilhelm Roux – Hans Driesch*, p. 150.

Berlin, qui fut créée spécialement à son intention, il s'affairait à mi-carrière à la rédaction du premier volume d'un manuel important d'anatomie et de physiologie. Conçu à partir du prisme de la théorie cellulaire, *Die Zelle und die Gewebe* (*La cellule et les tissus* 1893-1898⁷⁵⁶) devait transmettre aux étudiants les connaissances histologiques et biologiques générales tout en offrant une perspective théorique et des pistes de solution aux problèmes auxquels les sciences du vivant étaient confrontées. Le premier volume (1893) avait un contenu essentiellement scolaire; les premiers chapitres couvraient notamment les propriétés physiques, chimiques et vitales de la cellule, de même que les relations entre le protoplasme et le noyau. O. Hertwig réserva tout de même à la question héréditaire le tout dernier chapitre de ce volume, où, avant d'aborder entre autres les théories de Nägeli, de Weismann (1885) et de De Vries, il communiqua la conclusion suivante :

La cellule est un corps très complexe, composé de nombreuses particules différentes et très petites : elle constitue donc, jusqu'à un certain point, un petit organisme élémentaire [Elementarorganismus] [...] cette idée s'impose bien plus encore lorsque nous voyons qu'en s'unissant, la cellule-œuf et la cellule spermatique constituent l'origine du développement d'un organisme, qui reproduit les caractères [Eigenschaften] des parents qui l'ont engendré et même souvent leurs moindres traits individuels [...] Les cellules sexuelles doivent donc posséder des propriétés et des caractères [Eigenschaften] nombreux, qui nous sont cachés, mais dont l'existence rend possible la formation du produit final. Ces caractères cachés ou latents, on les appelle tendances (Anlagen). L'organisme développé est, jusqu'à un certain point, préformé [vorgebildet] ou potentiellement contenu dans l'ensemble des tendances [Anlagen] (souligné par O. Hertwig, CTI 313)⁷⁵⁷.

Trois éléments ressortent de ce passage. Reprenant la notion d'*organisme élémentaire*, Hertwig pose d'emblée l'organisation cellulaire comme point focal d'interprétation du développement organique. Cette analogie, nous le verrons, informe de manière importante l'ensemble de la théorie ontogénétique, notamment : (1) par l'attribution de diverses fonctions opérationnelles de l'organisme global à ses éléments cellulaires; (2) par le postulat d'une organisation cellulaire complexe et invisible qui supporte causalement cette activité fonctionnelle; (3) par l'attribution à ces unités élémentaires d'une relative autonomie, progressivement restreinte par

756 Cet ouvrage est paru en deux volumes : Hertwig, O. (1893-1898). *Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie*. Iéna: Gustav Fischer. Nous nous référons surtout à l'édition française: Hertwig, O. (1903). *La cellule et les tissus. Éléments d'anatomie et de physiologie générales* (Traduit par C. Julin). Paris: C. Naud. Dorénavant, cette dernière référence sera citée à même le texte sous l'abréviation CT entre parenthèses, suivie du volume et du numéro de page.

757 Texte original : *Die Zelle und die Gewebe* (Vol. I), p. 267.

leur intégration différentielle à un milieu intérieur. Or, le rôle primordial de ces cellules apparaît dans ce passage comme l'actualisation d'*Anlagen* nécessaires à la formation d'un produit morphologique final. Hertwig en conclut donc que l'organisme est déjà en quelque sorte *préformé*, contenu dans ces *Anlagen* héritées.

La conjonction de l'individualité cellulaire et de l'idée de préformation surprend, mais elle se trouvera rapidement nuancée dans les ouvrages qui suivront. Ceux-ci portent la marque d'un événement décisif dans la carrière de Hertwig, soit sa lecture de l'œuvre majeure de Weismann, *Le plasma germinal* (1892), qui parut peu de temps avant le premier volume de *La cellule et les tissus* (1893). L'impact fut à ce point considérable que Hertwig reporta la rédaction du second volume pour initier directement une polémique avec Roux et Weismann. Il fit de ces derniers les représentants du *néo-préformationnisme* – qu'il appela aussi « thèse Roux-Weismann » – et écrivit deux essais sur le thème *Zeit- und Streitfragen der Biologie* (*Questions actuelles et litigieuses de la biologie*); le premier aborde précisément la question de la nature préformée ou épigénétique du développement (1894), tandis que le second présente une critique de la terminologie mécanique en biologie, particulièrement dans le cadre de *Entwicklungsmechanik* (1897)⁷⁵⁸. Le second volume de *La cellule et les tissus* porte les fruits épistémologiques de cette période critique.

Notre analyse mettra en évidence que cette opposition au néo-préformationnisme se trouve chevauchée par une rivalité englobante entre deux théories de l'évolution phylogénétique, soit le néo-darwinisme et le néo-lamarckisme, mais ne saurait s'y confondre. Il s'agit avant tout d'une riposte de la théorie cellulaire contre le mosaïcisme et sa négation fondamentale de l'individualité cellulaire, du moins dans sa dimension ontogénétique. Dans la genèse de la théorie de Hertwig, on identifie une phase de déconstruction du néo-préformationnisme qui cible d'abord la notion même de causalité mécanique, et ce à l'intérieur de ce que nous avons qualifié d'*heuristique mécaniste*. Fait remarquable, cette critique s'appliquera aussi au télé-mécanisme kantien de Driesch et à sa variante néo-vitaliste. S'en suivra la mise en branle d'une théorie du développement qui alliera prédisposition idioplasmique et épigénèse cellulaire.

758 Hertwig, O. (1897). *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux*. Iéna: Fischer.

a) O. Hertwig, critique de la dérivation machinale de l'heuristique mécaniste

Acteur important de l'*Entwicklungsmechanik*, O. Hertwig condamne néanmoins une promotion du programme de recherche qui se ferait sur la base d'une différenciation essentielle avec la morphologie. En effet, Roux se targuait de bâtir des ponts nouveaux entre la morphologie et la physiologie, mais les apories auxquelles cette présumée « science anatomique du futur »⁷⁵⁹ est désormais confrontée justifient une certaine incrédulité à l'égard d'une telle hégémonie méthodologique auto-proclamée. Certes, Hertwig reconnaît que la méthode expérimentale permet d'élargir et de contrôler le champ possible des phénomènes ontogénétiques, mais cette observation provoquée ne donne pas à elle seule les clés de la « mécanique du développement »; elle ne constitue qu'un matériau, informé des paramètres de l'expérience, à partir duquel le chercheur déduira des relations fonctionnelles et causales sous-jacentes. En ce sens, la morphologie telle que pratiquée par Gegenbaur et Haeckel était déjà *causale*⁷⁶⁰. Le matériau empirique issu de l'analyse morphologique possède à cet égard la même fonction épistémologique que celui engendré par la méthode expérimentale; si la déduction est entre autres opérée, dans le cadre des études histo-anatomiques, en vertu de la comparaison de phénomènes homologues, l'embryologie expérimentale dépend toujours, pour sa part, d'une comparaison impliquant le phénomène provoqué et la formation normale.

L'appellation « mécanique du développement » serait donc inappropriée parce qu'elle suggère une fausse exclusivité épistémologique, mais aussi parce que l'*Entwicklungsmechanik* serait victime de la polysémie du terme « mécanique ». En appui à cette idée, Hertwig retrace le parcours historique de l'analogie mécanique qui a mené à sa normalisation en biologie au cours du siècle. En effet, le sens physique de « mécanique » renvoie à la théorie causale du mouvement des masses et de leurs conversions chimiques, électriques, magnétiques et optiques. Mais à l'instar de Kant⁷⁶¹, des néo-kantiens tels que Kuno Fischer et Hermann Lotze lui auraient donné un sens « philosophique ». Pour Fischer, un mécanisme serait ainsi un

759 *Ibid.*, p. 7.

760 *Ibid.*, p. 33.

761 *Ibid.*, p. 12.

système d'objets qui se trouvent dans une relation nécessaire dans le temps et l'espace; selon cette acception, Hertwig souligne que la géologie, la psychologie et même la science politique sont, au même titre que l'embryologie expérimentale, des sciences « mécaniques ». La notion rouxienne de la *mécanique* comprend sans doute cette charge sémantique; en tant que « théorie des causes de la forme » [*Lehre von den Ursachen der Gestaltungen*], la « mécanique du développement » doit relever les relations causales entre divers facteurs au cours de l'embryogenèse. Or, la notion de « mécanisme » signifie également la réductibilité de principe des parties en leurs éléments physico-chimiques : ce réductionnisme de constitution est, après tout, un principe essentiel de l'heuristique mécaniste. Ce serait d'ailleurs en opposition avec l'explication vitaliste des phénomènes organiques que Lotze aurait pour sa part chargé la « mécanique » de ce principe. Appuyée par la théorie darwinienne de la sélection naturelle, « [...] la biologie générale repose depuis plusieurs décennies sur le point de vue de Lotze, selon lequel l'organique n'est qu'une forme supérieure du mécanique »⁷⁶².

Mais Hertwig prévient qu'il ne faut pas « défoncer les portes ouvertes » de la conception mécaniste du phénomène vital. Le danger consiste en une *dérive machinale* de l'analogie mécanique, où les mécanismes anticipés répondraient essentiellement à la « causalité simple » que l'on retrouverait dans le monde inorganique, incluant celui des artefacts humains. Reprenant la théorie de la causalité d'Arthur Schopenhauer, Hertwig précise que la causalité « dans le sens restreint du mot » est conforme à la troisième loi de Newton, selon laquelle « l'action et la réaction sont égales entre elles », c'est-à-dire que « l'état précédent (la cause) subit une modification, dont la grandeur est égale à celle de l'état produit (l'effet) » (CT II 60). Cette proportionnalité entre la cause et l'effet permet de retracer une chaîne causale de manière linéaire, ce qui assure son intelligibilité analytique. Or, une deuxième « forme » de causalité, cette fois réservée au monde organique, se distinguerait de cette causalité mécanique : il s'agit de l'*excitation* [*Reiz*], où la cause, comme l'avait déjà souligné Driesch, engendre une réaction disproportionnelle à son action. Ainsi, l'action d'une cause externe sur un système organique est traduite en une excitation, qui provoque une série de causes internes selon l'organisation particulière du système. Bien qu'inaccessibles à

762 Texte original : [...] die gesamte Biologie seit vielen Decennien auf dem Standpunkt von Lotze steht, dass das Organische nur eine höhere Form des Mechanischen ist. *Ibid.*, p. 30.

l'observateur, ces enchaînements internes engendrent de concert une réaction qui, elle, est saisissable sous la forme d'un phénomène. En analysant les différentes combinaisons entre les causes irritantes et les réactions identifiées, on constate différentes manifestations de cette disproportionnalité, telles que : (1) *la réalisation multiple d'une réaction* (l'expression est la nôtre), où « des causes très différentes agissant sur une substance irritable déterminent [...] une réaction identique ou tout au moins analogue » (CT II 63); (2) à l'inverse, une même cause peut provoquer des réactions forts différents et même contraires selon l'état du système. Cet usage systémique des processus physico-chimiques serait ainsi spécifique aux organisations biologiques.

Face à ce dernier type de causalité, comme on ne peut « estimer *a priori* la valeur de la cause d'après la valeur de l'effet et réciproquement » (CT II 61), l'intelligibilité du rapport causal est brouillée devant l'hétérogénéité des effets produits. Schopenhauer résume ainsi comment le schématisme opère dans une telle situation : « seul le schéma de la cause et de l'effet nous est resté : nous reconnaissons ce qui est cause et ce qui est effet; mais nous ne savons rien de la nature et du mode de causalité » (CT II 61). Dans le contexte de l'ontogenèse, la multiplication des cellules engendre une augmentation exponentielle d'enchaînements causaux concomitants et enchevêtrés qui échappent forcément à l'entendement. Fomentée par l'aspiration de l'*Entwicklungsmechanik* à accéder au statut de science exacte, l'erreur épistémologique consiste donc à inférer des rapports causaux plus ou moins linéaires afin de pallier l'opacité des systèmes organiques et l'imbrication de leurs réseaux de stimulation. Ainsi, les « mécanismes » hétérokinétiques de différenciation, l'activation « mécanique » de l'idioplasme de réserve, ou encore le déploiement « mécanique » de la mosaïque développementale, ne sont que des dispositifs machinaux inventés qui n'existent qu'en tant que représentations dans le but d'assouvir une soif de causalité⁷⁶³.

Contrairement aux machines qui répondent passivement et de manière homogène aux causes externes, les organismes *réagiraient*, en vertu de leur excitabilité, aux influences qui s'exercent sur eux. Cette faculté est d'ailleurs le symptôme d'une plasticité de la structure organique dont sont privées les machines humaines :

763 *Ibid.* p. 19.

Une machine ne peut exécuter qu'une ou, tout au plus, un petit nombre de fonctions, qui s'effectuent d'une façon invariable, immuable, réglée par sa propre construction. Ses diverses pièces ne peuvent se changer d'elles-mêmes, ni se combiner autrement qu'elles le sont pour arriver à accomplir d'autres fonctions, adéquates à ces changements de combinaison [...] Dans la machine se développe un jeu d'énergies absolument déterminé, dans une seule direction donnée; le jeu des énergies qui se développe dans l'organisme est extraordinairement libre et varié [...] C'est une grande erreur de s'imaginer que l'on peut comprendre un organisme d'après les principes de la mécanique (souligné par Hertwig, CT II 72-74).

Au cours de cette étude, nous avons jusqu'à présent mis en évidence l'implication récurrente de divers modèles mécaniques dans l'explication causale des phénomènes développementaux. Dans plusieurs cas, leur valeur heuristique était manifeste; ils répondaient aux exigences de la représentation théorique, dont l'architectonique innovante réorganisait un ensemble de faits et de données empiriques de manière à susciter de nouvelles découvertes. Mais Hertwig met en lumière les effets pervers que l'usage de ces modèles peut également représenter. La polysémie du terme « mécanique » en biologie, notamment à l'origine de la querelle entre Haeckel et W. His, entraînerait une ambivalence conceptuelle qui finalement minerait, en un sens, la distinction entre le mécanisme causal et le mécanisme nomologique. Certes, il ne s'agit pas ici, comme c'était surtout le cas chez His, d'une application systématique des principes de la mécanique aux structures anatomiques visibles et scrupuleusement décrites. Par contre, ces modèles machinaux qui investissent l'espace invisible « derrière » le phénomène sont fondamentalement construits en conformité avec ces principes. À cet égard, Hertwig recommande de limiter la terminologie mécanique à son acception physique. En biologie, le champ d'application serait surtout limité à la biomécanique et à l'orthopédie, c'est-à-dire aux études de la mécanique des structures anatomiques. Dans cette optique, Hertwig reproche à Roux l'assimilation du concept de *cause* [*Ursache*] à celui de *force* [*Kraft*]. À l'occasion, Roux parlerait même de « forces formatrices » [*gestaltenden Kräften*]⁷⁶⁴; loin d'être un gage de scientificité, cette rhétorique ne ferait que mettre en relief notre ignorance à l'égard des processus impliqués.

764 *Ibid.*, p. 39, 56.

b) *Les deux visages de Janus de la pensée essentialiste*

Dans son attaque contre la nouvelle théorie weismannienne du plasma germinal (1892), Hertwig mit en cause plusieurs déficiences déjà soulignées dans ce chapitre, tels que le caractère *ad hoc* de l'argument de « l'économie de la Nature »⁷⁶⁵, l'indétermination des mécanismes hétérokinétiques et l'accumulation *ad absurdum* d'idioplasmes accessoires nécessaires à la sauvegarde de la notion de « post-génération »⁷⁶⁶. Mais la critique de la conception mécaniste du vivant est particulièrement significative sur le plan épistémologique; non seulement elle s'attaque à l'édifice néo-préformationniste, mais dévoile les modalités d'édification de la pensée préformationniste en général. En effet, Hertwig n'hésite pas à associer la théorie weismannienne aux théories préstructuralistes qui ont précédé l'émergence de la théorie cellulaire : « en admettant une architecture absolument préformée et fixe du plasma germinatif, grâce à laquelle le cours de l'ontogenèse est réglé d'avance jusque dans ses moindres détails, Weismann partage tout à fait les idées des anciens évolutionnistes [préformationnistes] » (CT II 405). Deux différences importantes sont toutefois concédées. Contrairement à W. His, Weismann admet d'abord que la structure somatique n'est pas réellement préformée dans le germe; ce dernier constituerait plutôt un véritable microcosme où des particules vivantes occuperaient des positions prédéterminées au sein d'un emboîtement structurel extrêmement complexe. Comme ce n'est pas le corps somatique qui est préformé, mais bien le corps idioplasmique, cette médiatisation morphogénétique permet notamment à la théorie néo-préformationniste de rendre compte des conditions latentes et patentes des *Anlagen*. Deuxièmement, l'identification de la structure idioplasmique aux chromosomes et à leurs réarrangements karyokinétiques supporte le postulat d'une diversification du matériel idioplasmique entre chaque génération, évitant ainsi, selon Hertwig, l'aporie de la préexistence de germes emboîtés, ou encore le vieux dilemme entre l'ovisme et le spermatisme.

Nonobstant ces différences, la nature de l'argument et les conclusions tirées seraient les mêmes :

When, to satisfy our craving for causality, biologists transform the visible complexity of

765 Hertwig, O, *Präformation oder Epigenese?*, p. 36.

766 *Ibid.*, p. 53.

the adult organism into a latent complexity of the germ, and try to express this by imaginary tokens, by minute and complicated particles cohering into a system, they are making a phantasmal image which, indeed, apparently may satisfy the craving for causality (to satisfy which it was invented), but which eludes the control of concrete thought, by dealing with a complexity that is latent, and perhaps only imaginary. Thus, they prepare for our craving after causality a slumbrous pillow, in the manner of the philosophers who would refer the creation of the world to a supernatural principle.⁷⁶⁷

Hertwig dénonce particulièrement l'*essentialisme* caractéristique du néo-préformationnisme, dont la rationalité mécanique est le mode d'expression privilégié. Appuyée par le principe « Un résultat, un matériel! », l'*hérédité représentationnelle*, selon laquelle une *Anlage* représenterait un trait somatique identifiable par le biologiste, trouverait dans la causalité mécanique le véhicule logique nécessaire à la théorisation préformationniste. Analogue à une boîte à musique (CT II 72), l'idioplasme défile mécaniquement, en vertu de sa structure, la séquence prédisposée des *Anlagen*, unités essentielles de chaque trait, sans jamais pouvoir en modifier en cours de route le rythme, la puissance ou l'ordre d'expression. De tels ajustements requièrent des « boîtes à musique » de réserve dont certaines posséderaient un cylindre ou un disque légèrement différent. Suivant cette analogie, la mosaïque est à l'idioplasme ce que la mélodie est à la boîte à musique. Manifestement, l'édifice weismannien est sans doute ingénieusement fabriqué, mais ne constitue finalement qu'un château de cristal. Ce dangereux alliage entre l'essentialisme et le mécanisme répondrait rapidement à cette « soif de causalité », mais au prix d'un sommeil panglossien qui nuirait ultimement à la recherche positive. Cette conviction explique donc l'engagement personnel de Hertwig dans cette polémique.

Dans le deuxième volume de *La cellule et les tissus* (1898), Hertwig considère Driesch comme un allié dans cette lutte contre la pensée préformationniste. Se référant directement à la *Théorie analytique* (1894) de celui-ci, il appuie sans réserve l'axiome drieschéen et partage la conviction que « la cause de la différenciation des cellules au cours du développement réside [...] dans les conditions dans lesquelles elles se trouvent » (CT II 407). Il est néanmoins remarquable de constater que tant la critique de la causalité mécanique que celle de l'essentialisme concernent également l'aboutissement néo-vitaliste de la théorie drieschéenne.

767 Hertwig, O., *The Biological Problem of To-Day*, pp. 11, 12.

Rappelons-le, la preuve indirecte du vitalisme reposait sur l'échec des explications mécaniques déjà formulées, mais également sur l'impossibilité pour la rationalité mécanique en général de rendre compte du comportement des systèmes harmoniques-équipotentiels. Procédant par élimination, Driesch témoigna rapidement de l'échec patent du modèle weismannien et il finira par reconnaître l'insuffisance de son propre modèle inductif. En tant que concept *a priori*, la causalité dépendait de l'activité rationnelle du sujet et n'opérait, à l'intérieur de ses limites catégoriales, qu'une schématisation linéaire du divers phénoménal. L'issue vitaliste apparaît donc entre autres comme le résultat de l'application incongrue de la causalité mécanique. Bien qu'elle rejette l'origine mécanique de l'essence typologique de l'organisme, la pensée vitaliste trouve ouvertement en l'entéléchie le principe téléologique de sa réalisation. Le néo-préformationnisme et le néo-vitalisme se présentent donc comme les deux visages de Janus de la pensée essentialiste.

c) La théorie biogénétique et la communication des organismes cellulaires

Lorsque Driesch évalua la viabilité de son modèle inductif, un autre obstacle épistémologique important empêcha la prévision du bel avenir qui lui était réservé : le rejet de la théorie cellulaire. En effet, Driesch ne pouvait pas concevoir un système dont chacune des parties élémentaires représenterait une machine à part entière, susceptible d'adapter ses mécanismes à la mesure de tous les rôles fonctionnels possibles. Au contraire, l'attribution du statut d'*organisme élémentaire* à la cellule permet d'envisager sérieusement cette possibilité. Hertwig soutient d'ailleurs que dans la première moitié du XIX^e siècle, c'est la théorie cellulaire qui mit fin au débat entre les préformationnistes et les épigénétistes : « La continuité dans le développement ne s'effectue ni par des êtres en miniature [...], ni par la sécrétion d'une substance non organisée, douée d'un *nisus formativus* [...] mais bien par la cellule, organisme élémentaire vivant, qui se multiplie et dont les produits de division s'unissent pour constituer les êtres vivants » (CT II 318). Attentif aux leçons de l'histoire, il fait donc le pari qu'elle représente toujours la clef de la résolution de la problématique développementale. C'est donc avec cette heuristique en son centre que sera élaborée la théorie de la biogenèse (CT II 319),

dont le nom indique l'ambition d'initier un véritable renouvellement de la théorie cellulaire afin de lui assurer le statut de théorie fondamentale de la biologie générale.

Cette théorie biogénétique s'inscrit en continuité avec les travaux antérieurs (1884) de son auteur. Hertwig réitère donc la nature idioplasmique des qualités héréditaires contenues dans la structure chromatique du noyau. À l'instar de la théorie weismannienne, celle de Hertwig connut aussi un « tournant pangénétique » (De Vries); on postule désormais l'existence de groupes moléculaires élémentaires nommées « idioblastes » (en l'honneur de Nägeli), capables, en tant qu'unités vitales élémentaires, de croissance et de multiplication par division (CTI 320). Dans le premier volume de *La cellule et les tissus* (1893), Hertwig précise que ces idioblastes, « par leur action directe ou par la combinaison variable de leur action commune, engendrent les caractères morphologiques et physiologiques que nous percevons dans le monde organisé » (CTI 319). Pour illustrer ses propos, il reprend l'analogie musicale de Nägeli, où chaque idioblaste peut participer à une multiplicité indéfinie de caractères selon la combinaison à laquelle il prend part. En réaction à la thèse weismannienne, il insistera l'année suivante sur le fait que les unités idioblastiques ne *représentent* pas ces caractères particuliers, mais ne sont que des produits biochimiques dont l'effet morphogénétique sera conditionné par l'état physiologique de chaque cellule : « the rudiments [*Anlagen*] for hairs, nerve-ganglia, muscles, and so forth, must be groups of cells, for only groups of cells, and not specially arranged groups of particles within a cell, are able to grow into hairs, spinal ganglia, or muscles »⁷⁶⁸. Ce point est fondamental à la critique du préformationnisme, car il transfère la notion d'*Anlagen* de l'idioplasme vers l'organisation cellulaire. Prudent, Hertwig ne s'avance pas sur le mode opératoire exact de l'expression idioblastique, mais cette dernière serait déterminée par la combinaison systémique de causes externes et internes. Hertwig rejette toujours la division inégale des idioblastes, hypothèse qu'il considère en contradiction avec les faits empiriques de la mitose, mais aussi avec les faits généraux de la génération et de la régénération; la division cellulaire étant le mode élémentaire de la reproduction, la mitose doit donc distribuer également aux cellules-filles le bagage idioblastique hérité initialement de la cellule germinale. L'idioplasme de chaque cellule étant totipotent, Hertwig devra offrir une

768 *Ibid.*, p. 88.

explication épigénétique convaincante de la différenciation cellulaire, incluant celle des cellules germinales.

C'est à partir d'une position médiane entre les points de vue néo-préformationniste et épigénétiste que Hertwig approchera l'énigme de la différenciation. Comment la répétition idioblastique peut-elle engendrer la différence histologique? D'une part, Hertwig reconnaît que l'organisation complexe de l'idioplasme porte les qualités spécifiques [*Arteigenschaften*] des tissus et en ce sens, constitue l'« essence [*Wesen*] même des cellules d'une espèce d'organismes déterminée » (CT II 83). Les différences histologiques visibles des cellules apparaissent donc artificielles face à cette parenté idioplasmique déduite. D'autre part, l'idioplasme ne participe à la détermination histologique qu'en tant qu'agent excitant de l'organisation cellulaire, qui, elle, possède le statut de véritable *matière formatrice* (CT II 85). L'intellection de la différenciation se fera donc à partir d'une *logique causale de l'excitation*. Selon cette dernière, il est d'ailleurs erroné de comprendre l'ontogenèse comme une *auto-différenciation*, car l'œuf ne « renferme pas en soi toutes les causes de son développement » (CT II 69). Considérés comme des facteurs réalisants par Roux, les causes externes comme la gravité, la lumière, la température et les excitants chimiques, ont fréquemment – particulièrement chez les végétaux – des effets qualitatifs notables sur l'issue morphogénétique. Par cette précision, Hertwig compte surmonter la dichotomie conceptuelle entre les conditions matérielles et les causes formatrices. Bien que les causes externes soient parfois de nature inorganique, leurs effets sur les organismes sont quant à eux toujours *biologiques*, et donc relatifs à la structure du système touché : « ce n'est pas une machine [le processus de développement], dont le mécanisme est simplement mis en mouvement pour finir par entrer au repos d'une façon prédéterminée; c'est un organisme, dont la vie, à tout stade du développement et à tout instant, dépend de ses relations continues avec le monde extérieur » (CT II 97). En somme, ces facteurs externes conditionnent bien sûr le maintien ou la destruction des tissus, l'accélération ou le ralentissement de leur croissance, mais participent aussi à leur transformation⁷⁶⁹.

769 Plusieurs découvertes significatives ont été réalisées durant cette période, notamment sur la détermination thermique du dimorphisme saisonnier des papillons (Weismann). Mais un cas qui concerne particulièrement l'embryogenèse est l'absence de sel de chaux dans l'eau de mer des oursins, qui perturberaient les stimuli morphogénétiques typiques et empêcheraient ainsi la formation du squelette. La découverte est premièrement attribuée à Chabry et Pouchet, mais on doit à C. Herbst l'interprétation inductive du phénomène (CT II 168; Oppenheimer, J., *Curt Herbst's Contributions to the Concept of Embryonic*

Il en va d'ailleurs de même pour la relation entre les cellules, car « dans l'organisme, chaque partie se comporte vis-à-vis des autres comme si elle constituait pour elles un monde extérieur » (CT II 220). La notion de *milieu intérieur*, inventée par Claude Bernard mais déjà implicite chez Virchow, s'avère fondamentale à la conceptualisation par Hertwig des *facteurs internes* du développement. S'il est absurde d'attribuer la morphogenèse à une seule source déterminante, il est également erroné de considérer cette source comme « interne » par rapport à un milieu physiologique qui lui serait externe. Une telle schématisation du développement est symptomatique d'une négation de l'individualité biologique, tant au niveau organismique que cellulaire. Le socle du modèle de Hertwig réside bien en ceci : la détermination *interne* à l'ontogenèse relève d'un réseau étroit de corrélations inductives entre les cellules. En fait, il s'agit d'un renversement néo-lamarckien de la théorie épigénétique retrouvée dans *La Lutte des parties* (1881) : inapte à réellement expliquer les processus morphogénétiques (CT II 389), la lutte intérieure pour l'existence cède sa place à la *coopération cellulaire*. Loin d'être un postulat métaphysique, cette déduction serait appuyée par de nombreux faits empiriques, dont la *Theilbildung* est sans doute le plus manifeste. L'axiome drieschéen, selon lequel le destin des blastomères est fonction de leur position au sein du tout embryonnaire, prescrit d'ailleurs un principe explicatif qui rend compte de l'intime intégration fonctionnelle des processus de différenciation cellulaire.

Devant la complexité des systèmes harmoniques-équipotentiels, Driesch constatait l'insuffisance des schémas inductifs qu'il avait conçus, qui situaient les points principaux de stimulation aux axes de l'embryon. Hertwig résout ce problème par la généralisation des émissions inductives à une proportion importante des cellules de l'organisme. Certes, plusieurs cellules se présentent histologiquement isolées (cellules cartilagineuses, fibres musculaires striées, etc.) (CT II 45), mais l'existence de liaisons protoplasmiques entre des cellules voisines permet d'inférer de véritables *canaux de communication* qui définiraient les interactions entre plusieurs cellules d'un même tissu, mais aussi à plus grande échelle, entre différents tissus et différents organes. Contrairement à ce qu'opinaient Driesch, une telle inférence n'a rien d'anthropomorphique. Ces canaux conduiraient des signaux inductifs analogues à ceux du

Induction, pp. 70-74.)

système nerveux, mais avec une rapidité et une intensité moindre. La méthode expérimentale aurait d'ailleurs déjà amorcé la démonstration de l'importance de tels canaux; Pfeffer aurait ainsi observé des protoplastes végétaux dépourvus de noyau, dont la formation de la membrane avait néanmoins eu lieu, vraisemblablement par l'intermédiaire de fins filaments le reliant à la cellule voisine (CT II 53). Enfin, les inventions du téléphone, du télégraphe et du phonographe ne laissent planer aucun doute sur les vastes possibilités techniques de canaux organiques :

lorsque nous voyons qu'avec une substance relativement simple de nature inorganique [...] on peut produire, fixer d'une façon permanente ou reproduire à volonté les états les plus complexes, tels qu'un morceau d'orchestre [...] nous sommes en droit de supposer que la substance la plus hautement organisée qui existe dans la nature, celle qui constitue l'organisme vivant de la cellule, est capable de phénomènes semblables, mais bien plus compliqués et plus délicats (CT II 328).

Cette analogie avec ces récentes innovations en télécommunication ne répond évidemment pas à une tentative de réduire l'activité cellulaire à des enchaînements causaux saisissables par la mécanique. Dans cette image, les cellules correspondent aux agents émetteurs et récepteurs situés aux extrémités des canaux formant le réseau morphogénétique. Combinée aux données histologiques, la complexité posée de l'organisation cellulaire permet d'envisager l'échange réciproque de signaux tout aussi complexes, dont les effets réactifs seront modulés par l'état structurel de ces petits centres d'opération.

À partir des principes de communication et de coopération cellulaires, Hertwig doit ainsi formuler une explication de la différenciation qui inclut la détermination des circonstances extérieures, sans toutefois livrer le développement ontogénétique à la merci des fluctuations du milieu. Empruntant à Spencer le concept d'*intégration physiologique*, il conçoit la différenciation comme l'expression histologique de l'intégration de l'unité cellulaire au sein d'un niveau supérieur d'organisation. C'est le milieu intérieur émergent des corrélations cellulaires qui détermine ultimement la différenciation de ses parties en fonction d'une *division du travail* en constante adaptation épigénétique avec l'état du système; les cellules peuvent donc « se compléter dans leurs fonctions, c'est-à-dire que l'une se charge d'une fonction qui s'est atrophiée dans une autre » (CT II 110). Or, cette incorporation à une communauté cellulaire se fait toujours au prix d'une perte d'autonomie, qui se traduit en

général par la restriction de son potentiel génétique. L'ontogenèse constitue donc une intégration progressive des individualités cellulaires jusqu'à l'abandon ultime de leur autonomie, où « elles sont devenues des instruments, qui n'agissent que dans une seule direction, qui ne servent à l'organisme plus élevé dont elles font partie que d'une façon déterminée par leur structure particulière, et qui ne répondent jamais aux excitations tant externes qu'internes que par leur énergie spécifique » (CT II 116).

Mais cet assujettissement de la cellule différenciée à l'organisme met en valeur l'*autonomie* des parties embryonnaires, qui se traduit concrètement comme « le pouvoir de continuer à vivre par elle-même, dès qu'elle se trouve séparée du tout » (CT II 116). Il serait alors démontré qu'au moins les quatre premiers blastomères de plusieurs invertébrés posséderaient une autonomie totale, tandis que celle des cellules embryonnaires successives serait partielle et sujette à un inévitable déclin. En effet, Hertwig fait de la notion d'autonomie l'équivalent conceptuel de la *potence prospective* de Driesch. Or, en associant la perte d'autonomie à la spécialisation fonctionnelle, il renverse l'interprétation weismannienne de l'origine phylogénétique de la régénération. Ce qui chez Weismann se présentait comme une acquisition secondaire des animaux simples sous la sélection naturelle, devient une propriété essentielle de l'organisation vitale, dont le décroissement tant ontogénique que phylogénique serait proportionnel à la progression de la division du travail (CT II 252, 253). Aux côtés de Driesch, Hertwig pose donc au cœur de la génération organique la corrélation épigénétique entre les parties, qu'elle soit jugée typique ou atypique par le naturaliste.

Mise à part la critique de la causalité mécanique, la théorie biogénétique n'est pas jusqu'à présent foncièrement originale. Il s'agit, somme toute, de l'adaptation du modèle inductif de Driesch à une théorie cellulaire de l'intégration physiologique très près de celle d'Herbert Spencer⁷⁷⁰. Or, Hertwig fera tout de même preuve d'une grande perspicacité lorsqu'il extrapolera le mécanisme de la régulation à partir du modèle de l'hémoglobine : cette déduction précisera la nature de l'irritabilité organique et l'ampleur de son potentiel opérationnel. D'un point de vue épistémologique, le choix de l'hémoglobine s'imposait naturellement. Comme l'a relaté Claude Debru, il s'agit de la première molécule directement

770 Hertwig affiche lui-même l'influence de Spencer, H. (1870). *The Principles of Biology*. New York : Appleton & Company.

reliée à l'accomplissement d'une fonction physiologique complexe, soit le transport respiratoire, et ce dès les années 1850-1860⁷⁷¹. Dans la même période, elle fut également l'une des premières protéines cristallisées. Debru précise ainsi que « l'hémoglobine illustre remarquablement les problèmes multiples posés par cette relation de la structure et de l'activité que toute une partie de la biochimie cherche à élucider »⁷⁷². En 1875, E. Pflüger élucidera la nature fonctionnelle de l'hémoglobine à la lumière de la théorie cellulaire. La macromolécule n'est ni un régulateur, ni un activateur, mais *un transporteur*; consommatrice d'oxygène et productrice d'acide carbonique, c'est la cellule qui est le lieu de la respiration et de la combustion organique. Or, Bohr découvre en 1892 les capacités régulatrices de ce transporteur : en se fixant à la partie protéique de l'hémoglobine, le gaz carbonique influe sur la capacité de fixation de l'oxygène, sans toutefois modifier la liaison de l'hème à la globine. Comme l'explique Hertwig,

[...] dans toutes ces transformations, l'hémoglobine conserve ses propriétés essentielles en connexité avec sa constitution complexe, et c'est pour cela que nous ne considérons les transformations qu'elle subit que comme des modifications de son état primitif. Elle peut aussi, à tout instant, reprendre son état primitif, lorsque les circonstances le permettent [...] Ce phénomène est commun à toutes les substances organiques dont la structure moléculaire est complexe [...] (souligné par l'auteur, CT II 87).

Avec un tel outil moléculaire, l'irritabilité des structures organiques prend une tout autre dimension. Si l'activité fonctionnelle d'une partie est un indice de l'organisation spécifique de ses éléments (CT II 105), celle des systèmes harmoniques-équipotentiels invoque la réversibilité immédiate et coordonnée de la différenciation de chacune de ses parties élémentaires. L'application du modèle de l'hémoglobine à des fonctions morphogénétiques ouvre la représentation théorique sur de tels transporteurs de signaux inductifs qui transiteraient par les canaux protoplasmiques pour atteindre les sous-systèmes cellulaires constitués de multiples dispositifs régulateurs analogues. Selon Hertwig, l'idioplasme doit répondre aux mêmes modalités structurelles, et ainsi conserver son caractère fondamental « en dépit des modifications qui s'accomplissent ça et là dans l'un de ses éléments » (CT II 87).

771 Debru, C. (1983). *L'esprit des protéines. Histoire et philosophie biochimiques*. Paris: Hermann, p. 133.

772 *Ibid.*, pp. 133, 134.

d) *La synthèse entre la préformation et l'épigenèse*

Hertwig invalide donc le principe *Un résultat, un matériel!* qui représentait un obstacle épistémologique important issu du néo-préformationnisme. Le modèle de l'hémoglobine éclaire les conditions biochimiques de la causalité biologique à la base des systèmes complexes, sans toutefois servir une tentative de réduction mécanique de leur fonctionnement, du moins dans le sens que donne Hertwig à une telle réduction. Car une fois que les stimuli atteignent les cellules, l'irréductibilité de leurs effets renvoie toujours à celle de leur organisation. De même, la multiplication indéfinie de ces réseaux de régulation apparaît entraîner l'émergence d'un ordre téléo-directionnel supérieur que signalait l'axiome de Driesch. Si l'explication de Hertwig n'est pas « mécanique », elle est sans doute causale, et s'inscrit donc dans le courant que nous avons qualifié de « mécanisme causal ». À cet égard, Hertwig insiste sur l'identité synchronique entre la structure et la fonction, car « une fonction déterminée suppose toujours aussi une structure déterminée, une organisation matérielle correspondante » (CT II 103). De manière diachronique cependant, on constate la transformation de l'ordre structurel passé en un ordre fonctionnel en devenir. Ainsi, « l'œuf fécondé est en quelque sorte une forme à laquelle l'embryon futur, surtout dans les premières phases de son développement, doit s'adapter sous divers rapports » (CT II 356). C'est donc à partir de la même heuristique organiciste que Hertwig répondra aux détracteurs de la théorie cellulaire. Tant l'affirmation dogmatique du principe cellulaire que sa négation ne fait que mettre en relief un seul aspect de la double condition de cellule, à la fois organisme élémentaire et partie intégrée à un organisme supérieur. Autrement dit, « *le tout et les parties forment un même ensemble* » (souligné par Hertwig, CT II 120), et une théorie du développement doit rendre compte de cette genèse réciproque.

Hertwig conçoit finalement la théorie biogénétique comme la résolution synthétique de la dialectique entre la préformation et l'épigenèse. En tant qu'organisme élémentaire, la cellule-œuf réunit les conditions générales qui détermineront « la marche "spécifique" et le terme final du processus » (CT II 97). Cette marche est pour sa part foncièrement épigénétique. À elles seules, les Anlagen idioblastiques ne peuvent décider du sort ontogénétique de la cellule-

œuf. En effet, leur influence morphogénétique est elle-même conditionnée par l'organisation cellulaire, qui représente la matière formatrice des caractères histologiques. La nature de cette détermination est généralement systémique, combinée à un enchevêtrement cohérent de stimulations externes et inter-cellulaires. L'ordre ontogénétique global constitue ainsi un « équilibre instable » (Spencer, CT II 329) qui, redirigé par une modification permanente des circonstances extérieures, peut modifier en amont l'idioplasme des futures cellules sexuelles, et ainsi inscrire l'épigenèse ontogénétique au sein d'une épigenèse phylogénétique supérieure :

Si nous nous plaçons au point de vue de la théorie de la descendance, l'espèce ne doit-elle pas se développer au cours de la phylogenèse, comme l'organisme pluricellulaire se développe aux dépens de l'œuf, c'est-à-dire par épigenèse, conformément au principe d'une progression constante et régulière, et nullement au gré des hasards, mais par la même nécessité interne qui fait que, dans l'ontogenèse, la gastrula doit naître de la blastula? [...] (CT II 376).

La théorie biogénétique renferme donc une explication néo-lamarckienne de la transmutation des formes organisées. À l'inverse de Weismann, Hertwig prolonge une théorie de l'ontogenèse sur les phénomènes évolutifs. En continuité avec la biogenèse haeckelienne, les trois niveaux d'individualité généalogique se développent selon les mêmes lois générales assumant la complexification progressive de l'organisation vitale et ses sous-individus emboîtés. Cette « nécessité interne » n'est donc pas un principe vital, mais une tendance intrinsèque à l'ordre fonctionnel de l'organisation biogénétique.

7.6 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons démontré que l'endossement général de la thèse « Roux-Weismann », qui combine l'idée d'un développement typique en mosaïque au modèle mécanique de la division hétérokinétique (qualitativement inégale), a été entravé par un obstacle épigénétique de taille, soit la découverte de divers cas de re-différenciation (*Umdifferenzierung*) embryonnaire. Après avoir dévoilé la « formation partielle » (*Theilbildung*) chez l'oursin, c'est-à-dire la production d'une larve complète de taille réduite à partir d'un seul blastomère, Driesch proclame la falsification définitive de la thèse mosaïciste; il est clair que la division des premiers blastomères est de nature homéokinétique

(qualitativement égale), contrairement à ce que prétendaient Roux et Weismann. De plus, la fermeture de la cavité d'une demi-blastula, étape nécessaire à la *Theilbildung* chez l'oursin, implique forcément la redistribution générale des destins organogénétiques des cellules de l'hémisphère. À partir d'un tel phénomène, Driesch induit l'axiome développemental suivant : la valeur prospective (le destin morphogénétique) d'un blastomère est fonction de son emplacement. L'analogie phylogénétique était finalement trompeuse; la différenciation ne serait pas déterminée par les ramifications généalogiques des cellules, mais répondrait ultimement à cet axiome.

Face à cette démonstration cruciale de la *Theilbildung*, Roux parvint néanmoins à préserver la théorie mosaïciste de l'écroulement, mais au prix d'une démarcation essentielle entre les modes opératoires typique et atypique du développement. En effet, Driesch avait dévoilé de fascinants cas d'*Umdifferenzierung* embryonnaire jusqu'ici inconnus; mais les premiers développements du blastomère isolé – ceux qui précédaient la fermeture de la demi-blastula – confirmaient aussi sa capacité d'auto-différenciation. Analogue à la régénérescence d'un polype entier à partir d'un de ses segments, la *Theilbildung* serait assimilable, comme tous les phénomènes de post-génération, à un mode particulier d'adaptation fonctionnelle qui impliquerait l'activation de plasmas idioplasmiques spécialement réservés pour les circonstances atypiques. Roux reconnaissait que les détails mécaniques de la différenciation corrélative dans les cas complexes d'*Umdifferenzierung* demeuraient tout à fait inconnus; contenues dans la catégorie des phénomènes adaptatifs, les anomalies épigénétiques épargnaient la mosaïque, mais laissaient toute une dimension du développement inexplicée par la rationalité mécanique. La tentative de Weismann de les assimiler à une logique hétérokinétique mit en évidence la nette insuffisance de ce modèle; la multiplication *ad absurdum* des idioplasmes accessoires était entre autres symptomatique de l'irréductibilité effective de la régénération polygénétique à l'expression automatisée de séries d'*Anlagen* préfixées par l'hérédité.

Driesch proposa une théorie analytique beaucoup mieux adaptée aux capacités régulatrices de l'embryon. Son modèle inductif, qui dote les pôles des principaux axes embryonnaires de cellules émettrices de stimuli formateurs, parvenait à traduire

mécaniquement l'axiome drieschéen dans les cas simples d'*Umdifferenzierung*, telle l'hétérotopie de certains blastomères. Mais ce modèle peinait néanmoins à rendre compte de la réorientation des pôles, notamment attribuée à la *Theilbildung*, et de la relocalisation de l'ensemble des éléments cellulaires par rapport au nouveau tout; une telle réorganisation signifiait la redéfinition immédiate des rôles fonctionnels des différents émetteurs et récepteurs, soutenue par la modification harmonisée de la composition biochimique des protoplasmes respectifs, véritables filtres de l'induction différenciatrice. Une telle entreprise n'apparaissait réalisable que par la détermination d'un principe téléologique analogue à l'idée guidant l'ingénieur dans la construction d'un artefact. Passant de principe épistémologique à agent vital, la cause téléologique finit par ordonner la morphogenèse vers la réalisation de sa forme essentielle. À l'instar de l'épigenèse baérienne, celle de Driesch contenait en ses profondeurs un préformationnisme de l'Idée, caractéristique d'une pensée à la fois téléologique et typologique.

Si le néo-vitalisme de Driesch représente l'incapacité de la théorie néo-préformationniste et des modèles mécaniques en général à saisir les phénomènes épigénétiques dans toute leur complexité, il révèle plus profondément la pensée essentialiste qui s'accrochait aux fondements de la tradition embryologique depuis Aristote. L'entéléchie, c'est le principe heuristique qui était incarné dans l'idioplasme et morcelé en différentes *Anlagen* qui, réunies, assuraient la mise en forme du type héréditaire; libérée de son carcan machinal, elle rend intelligible le comportement des systèmes harmoniques-équipotentiels, mais ne saurait répondre de manière satisfaisante à la « soif de causalité » que tenterait d'assouvir la rationalité mécanique.

À cet égard, la valeur épistémologique de la critique d'Oscar Hertwig repose d'abord dans le dévoilement de cette heuristique à l'origine de la thèse « Roux-Weismann ». Mais dans sa dimension positive, la critique de l'utilisation de la causalité mécanique en biologie comporte deux pistes de solution majeures afin de désamorcer l'aporie de l'essentialisme, qui conduit tantôt à la Scylla d'une prédétermination mécanique, tantôt au Charybde d'une épigenèse vitaliste : (1) le concept d'une causalité proprement biologique, dont l'irritabilité constituerait le modèle de base; (2) le schème de la cellule comme organisme élémentaire.

Réunies, ces nouvelles orientations théoriques confèrent au modèle de l'induction embryonnaire un nouveau pouvoir explicatif. Annexant le modèle de l'hémoglobine, la théorie biogénétique postule un réseau inductif plurivoque, plastique et indéfiniment complexe, soutenu par une proportion importante des unités cellulaires. Prenant en charge l'intégration fonctionnelle des niveaux inférieurs d'organisation, ce réseau de communication soutient l'émergence d'une organisation téléo-dirigée, dont l'équilibre précaire est assuré par divers mécanismes de régulation. Enfin, la théorie biogénétique s'inscrit en marge de l'heuristique aristotélécienne avec laquelle Roux avait renoué. Certes, Hertwig reconnaît que le germe contient un ensemble de conditions matérielles nécessaires à la marche ontogénétique normale. Mais le bagage idioplasmique n'est qu'un matériau participant à cette marche, et ses *Anlagen* constituantes ne « représentent » aucun trait : le facteur décisif reste généralement l'état contingent du milieu intérieur, lui-même ultimement intégré à un milieu cosmique.

Conclusion

À l'origine de cette étude se trouvait une hypothèse originale : l'idée que le renouvellement de l'opposition conceptuelle entre la préformation et l'épigenèse ait été une condition épistémologique de possibilité de l'embryologie expérimentale. Selon notre analyse, ce renouvellement s'est imposé par les exigences de la conciliation, inhérentes à la réforme darwinienne de l'*Entwicklungsgeschichte*, entre la tradition typologique de Karl von Baer et le mécanisme causal, élément heuristique au centre des programmes de recherche biologiques. Étant donné que l'épigenèse typologique de von Baer relève fondamentalement de l'heuristique aristotélicienne, et compte tenu de la persistance de cette heuristique au sein des programmes de recherche embryologiques successifs, un très bref portrait de l'épigenèse chez Aristote servira de point de départ à cet exposé synthétique des conclusions retenues.

La génération pour Aristote est la manifestation chez les êtres vivants d'une ontologie fondamentale de la substance. Selon cette ontologie, le développement d'un animal répond aux mêmes principes que ceux régissant la production d'un artefact; celle-ci présuppose la présence de la forme du produit dans l'« âme » de l'artiste⁷⁷³. Dans la nature, le principe de l'âme agit en tant que propension à la conservation de la forme de l'être vivant notamment par l'alimentation, mais aussi par la génération d'un « être semblable à soi », c'est-à-dire conforme à l'espèce⁷⁷⁴. L'âme agit ainsi en tant que cause finale; chez l'animal, un mouvement formateur qui est produit lors du contact spermatique actualise dans la matière de l'œuf un animal spécifique en puissance⁷⁷⁵. La cause finale vient ici en appui à la thèse de l'*épigenèse*, où les parties de l'embryon se formeraient progressivement, selon un ordre rationnel et à partir d'une substance matérielle inerte, tandis que les prédécesseurs hippocratiques d'Aristote défendaient la thèse de la *préformation* de la structure anatomique dans le germe. Au sein de l'ontologie aristotélicienne, l'âme et la forme se complètent, mais possèdent des rôles distincts. La première est un principe dynamique qui accomplit l'entéléchie de la seconde; celle-ci est en

773 Aristote (2008). *Métaphysique*. (Traduit par M.-P. Duminil & A. Jaulin). Paris: Flammarion, p. 248 [1032b].

774 Aristote (2005). *De l'âme*. (Traduit par P. Thillet). Paris: Gallimard, p.118 [416b].

775 Gotthelf, A. (2012). *Teleology, First Principles, and Scientific Method in Aristotle's Biology*. Oxford: Oxford University Press.

puissance dans la matière germinale, de la même manière que la sculpture de l'artiste est en puissance dans le matériau brut de départ.

Cette discrimination conceptuelle est nécessaire afin de clarifier une fréquente équivoque sur la question de la préformation et de l'épigenèse, illustrée par cette intéressante formule de P. Huneman : « la différence sommaire entre préformationnisme et épigenèse pourrait se formuler ainsi : là le vivant est une forme, ici il est une force – là, le temps est extérieur à son essence, ici le temps est la condition même de sa manifestation »⁷⁷⁶. L'épigenèse aristotélicienne réunit pourtant l'antériorité de la forme à un principe dynamique et téléologique. Le temps, qu'Aristote associe au devenir en tant que calcul du mouvement⁷⁷⁷, est à la fois extérieur à l'essence formelle du vivant et la condition même de sa manifestation.

En mettant provisoirement un terme au débat classique entre la pré-structuration germinale et l'épigenèse formelle, l'*Entwicklungsgeschichte* baérienne se réapproprie clairement la résolution aristotélicienne. Chez von Baer, la philosophie naturelle d'Aristote se transforme en une typologie du développement qui répond aux exigences théoriques d'un téléo-mécanisme de type müllérien; la cause téléologique émanerait d'un substrat chimique (*Grundmischung*) activé à la fécondation et dirigerait la différenciation centrifuge de l'œuf en suivant l'ordre architectonique d'individualisation du type. Cette prédétermination chimique du type diffère évidemment d'un dualisme ontologique entre la forme et la matière, mais le schème synthétique d'explication reste essentiellement le même : en commandant l'embryon, une cause finale informe la matière embryonnaire d'une conformation typique dont l'existence précédait l'acte génératif. Cette antériorité est d'ailleurs assurée par un cadre législatif universel qui relie l'histoire du développement à la systématique zoologique. Dans cet acte de subordination, cette cause synthétique établit une norme de réaction en se chargeant d'une part de la résorption des variations accidentelles qui ne seraient pas conformes au type, mais tolérant d'autre part les différences individuelles qui ne remettent pas en cause son intégrité.

En assimilant l'origine des espèces naturelles à la sélection contingente de variations individuelles sur une échelle géologique, Darwin renverse cette antériorité aristotélicienne du

776 Huneman, P. (2008). *Métaphysique et biologie: Kant et la constitution du concept d'organisme*. Paris: Kimé, p. 134.

777 Aristote (1999). *La Physique*. (Traduit par A. Stevens). Paris: Vrin, [219a].

type, ouvrant ainsi la voie métaphysique de la contingence dans la détermination causale de l'être organique. Il s'agit d'un tournant épistémologique majeur. Certes, Darwin ne remet pas initialement en cause l'antériorité du type en ce qui concerne le développement individuel; le type baérien représenterait en réalité une collection héritée de traits qui se manifesteraient plus ou moins selon l'ordre de leur apparition dans l'histoire naturelle. Mais l'épigenèse n'est manifestement plus le simple véhicule matériel de l'entéléchie du type, car la production de nouveaux types repose en partie sur le pouvoir créateur du devenir épigénétique; jusqu'à quel point les variations dépendent du développement, ce sera la question que devront trancher les successeurs néo-lamarckiens et néo-darwiniens de Darwin. Mais la matière germinale n'est plus pure puissance (*δύναμις*), totale indétermination : elle possède désormais, comme l'avait conçu Caspar Friedrich Wolff, un pouvoir *formateur*. Il s'agit sans doute de la première condition de possibilité du renouvellement de l'opposition entre préformation et épigenèse, qui prendra la forme du questionnement suivant : l'épigenèse possède-t-elle réellement un pouvoir formateur, ou n'est-elle pas la simple entéléchie d'une forme préalablement donnée?

Si Darwin offre les fondements heuristiques pour une réforme mécaniste de l'*Entwicklungsgeschichte*, c'est Ernst Haeckel qui entreprendra véritablement cette réforme, qui conciliera typologie baérienne et mécanique darwinienne. En concevant l'ontogenèse et la phylogenèse comme les niveaux inférieur et supérieur d'un même individu généalogique, le maître d'Iéna confirme la réduction analytique du type à ses déterminations physiologiques de développement, qui sont exprimées de manière schématique par les concepts d'hérédité et d'adaptation. À ce stade, l'idée synthétique du type cesse d'être considérée comme une explication suffisante; son architectonique constituante doit être analysée et pour ce faire, Haeckel fera appel à un modèle mécanique apparenté aux premiers kinéoscopes, le schème de la récapitulation se conformant aisément à un tel modèle. Il est donc simpliste de considérer l'analogie haeckelienne entre l'hérédité et la mémoire comme une pure projection psychomorphique; la technique démontrait déjà la possibilité mécanique d'une certaine mémorisation photographique et des possibilités cinématiques de son arrangement séquentiel et de sa projection. Bien que fort schématique, cette décomposition mécanique du type baérien semble être passée plus ou moins inaperçue parmi les historiens de la biologie, mais demeure

néanmoins d'une importance épistémologique capitale. Il s'agit d'une tentative inédite de convertir l'heuristique aristotélicienne en un modèle mécanique qui, sans nier – contrairement à la théorie de Wilhelm His – la nature épigénétique du développement, évacue cependant sa détermination téléologique. Cet effort analytique représente la deuxième condition de possibilité du renouvellement de la problématique du développement. À partir de Haeckel jusqu'aux avancées récentes de la biologie développementale, la trajectoire conceptuelle de la préformation et de l'épigenèse apparaîtra alimentée par des tentatives toujours renouvelées d'expliquer, par des modèles mécaniques (et plus tard, cybernétiques) de plus en plus raffinés, des phénomènes de régulation encore plus complexes, dont le caractère téléo-directionnel débordera finalement des modèles fabriqués.

Bien qu'ultimement assimilés par le programme de recherche, ces débordements prennent la forme chez Haeckel d'adaptations cœnogénétiques diverses. Combinés au caractère conjectural de la récapitulation haeckelienne, ils incitent Wilhelm Roux à s'interroger sur l'origine de cette complexité. Le postulat initial d'une sélection naturelle ordonnatrice qui opérerait à différents niveaux du milieu intérieur en formation, plaidait d'abord pour une origine épigénétique, créatrice de nouvelles normes physiologiques et typologiques. Mais les découvertes des phénomènes karyokinétiques et de la continuité de la substance nucléaire lors de la fécondation laissaient présager la conservation de qualités héréditaires précisément agencées au sein des cordons chromatiques; il était donc probable que l'entéléchie du type fût finalement assimilable au déploiement préétabli de cet agencement qualitatif. La méthode expérimentale s'est d'abord présentée à Roux comme l'outil de prédilection de l'examen de cette hypothèse.

Or, l'émergence parallèle et simultanée de deux programmes d'embryologie expérimentale, soit l'*Entwicklungsmechanik* de Roux et la tératologie embryonnaire de Laurent Chabry, révèle la réunion historique des conditions de possibilité d'une physiologie du développement. Bien que la révolution karyokinétique n'eût vraisemblablement pas encore atteint le milieu français en 1887, Roux et Chabry partageaient la même foi en la méthodologie physiologique, la même adhésion au déterminisme causal qui rend possible son application et une certaine idée de la prédestination des blastomères, dont l'acte s'accomplirait

par la division cellulaire. Dans les deux cas, cette idée prend la forme d'une hypothèse, la mort artificielle de blastomères servant précisément à tester sa validité. Si les résultats obtenus par Roux et Chabry lui sont globalement favorables, ils dévoilent également des réactions adaptatives à la lésion : celles-ci témoignent de capacités épigénétiques qui écartent la thèse d'une préformation stricte, c'est-à-dire celle du développement sériel et préfixé des *Anlagen* sans aucune régulation corrélative possible. De manière parallèle, Chabry et Roux postulent donc le dédoublement des *Anlagen*, allouant un espace restreint à la différenciation corrélative en tant que mécanisme adaptatif. Nous constatons donc que la révolution karyokinétique n'était pas un ingrédient nécessaire à l'émergence de l'embryologie expérimentale en tant que telle, mais à son annexion à une théorie synthétique du développement biologique : celle-ci arrivera, chez Roux et surtout chez August Weismann, l'évolution néo-darwinienne à l'ontogenèse à l'aide du nouveau schème héréditaire.

En limitant l'origine des différences individuelles à la variabilité des plasmas germinaux, le néo-darwinisme weismannien consolide l'entreprise haeckelienne d'une traduction mécanique de la typologie du développement, tout en redéfinissant deux de ses paramètres : (1) en tant que produit de la réunion des plasmas idioplasmiques lors de la fécondation, le type est d'abord individuel avant d'être phylogénétique, étant renouvelé à chaque cycle de reproduction; (2) le néo-darwinisme prive à nouveau le devenir épigénétique de toute innovation typologique, marquant pleinement, en ce sens, un retour à une entéléchie aristotélécienne qui ne serait cependant opérée que par les rouages de l'idioplasme. Si l'adaptation évolutionnaire est assimilée à la sélection d'unités germinales (les déterminants), alors il apparaît à Weismann que le développement somatique doit fidèlement exprimer ces unités, dont chacune « représente » un trait favorable ou défavorable à la survie et à la reproduction. Dans le cas contraire, l'efficacité de la sélection naturelle comme raison suffisante de l'évolution phylogénétique serait remise en cause. Dans ce contexte, une idée spécifique de préformation (en tant qu'antériorité de la forme), soit celle d'une entéléchie mécanique du type hérité, apparaissait donc nécessaire à la viabilité de la théorie néo-darwinienne.

Une fois la thèse mosaïciste formulée par Roux, l'*Entwicklungsmechanik* se

subordonne-t-elle à la synthèse néo-darwinienne? F. Churchill et K. Sander⁷⁷⁸ ont tous deux rejeté l'existence de la « thèse Roux-Weismann », ainsi nommée par O. Hertwig et avalisée par E. B. Wilson. Comme l'a signalé Churchill, « it is completely inappropriate to consider a single theory of development as representing the thought of both men »⁷⁷⁹. L'historien insiste notamment sur la distinction entre le développement en mosaïque et l'hétérokinèse (la division inégale des *Anlagen* lors de la mitose). Bien qu'il s'agisse d'une distinction importante, Roux fait pourtant appel à la seconde comme mécanisme du premier dès une première occurrence dans *Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen (De la production artificielle de demi-embryons 1888)*. Comme le but premier du programme de recherche rouxien était de cartographier les motifs causaux des sources énergétiques impliquées à chacun des stades de l'embryogenèse, la mosaïque s'inscrivait comme une modalité hypothétique de détermination dont le potentiel de généralisation devait être évalué par des interventions expérimentales complémentaires. *L'Entwicklungsmechanik* n'étant pas directement concernée par la construction spéculative de modèles mécaniques d'explication, l'empressement de Roux à voir en l'auto-différenciation d'un blastomère une donnée corroborant l'hypothèse hétérokinétique annonce la nouvelle orientation du programme rouxien, dont l'objectif passerait de la résolution expérimentale de la problématique du développement à la défense de l'explication weismannienne du développement typique. Certes, les contributions d'Hans Driesch, d'Oscar Hertwig et d'autres à *L'Entwicklungsmechanik* s'inscrivent en opposition à cette refonte du programme de recherche; il s'agit donc d'une ramification qui concerne d'abord le cheminement épistémologique de Wilhelm Roux.

La thèse Roux-Weismann, en tant qu'association du mosaïcisme – qui affirme l'auto-différenciation qualitative des cellules embryonnaires – et de son explication hétérokinétique, existe bel et bien, mais ne saurait constituer une théorie du développement unifiée. À partir de la démonstration de la *Theilbildung* par Driesch, la théorie rouxienne incarne l'échec dévoilé d'une réduction de l'épigenèse aristotélicienne à un modèle mécanique. Si l'adaptation fonctionnelle témoignait depuis *Der Kampf der Theile im Organismus (La Lutte des parties*

778 Sander, K. (1997). Wilhelm Roux's treatise on "qualitative" mitoses - a "classic" by either definition. Dans K. Sander (dir.), *Landmarks in Developmental Biology 1883-1924* (p. 4-6). Berlin: Springer.

779 Churchill, F. B. (1966). *Wilhelm Roux and a Program for Embryology*. (Université Harvard, Cambridge), p.5.

dans *l'organisme* 1881) de la téléo-directionnalité caractéristique du milieu intérieur en formation, seules des variations quantitatives étaient attribuables à cette « finalité mécanique » après la déduction fonctionnelle du sens héréditaire de la karyokinèse. Mais l'*Umdifferenzierung*, c'est-à-dire la réorganisation harmonique des destins morphogénétiques d'un ensemble de cellules saines en pleine différenciation, força Roux à classer les phénomènes développementaux en deux catégories, soit celle des processus « typiques », assimilables au modèle weismannien, et celle des processus « atypiques », où la rationalité mécanique cède le pas, de l'aveu même de Roux, à « l'apparence du merveilleux, du métaphysique »⁷⁸⁰, bref, au principe téléologique. Comme l'a relevé le philosophe Ernst Cassirer, le tournant typologique de l'*Entwicklungsmechanik*, s'il était peut-être inévitable, légua à une entreprise qui se voulait avant tout causale des problèmes qui excédaient ses moyens :

*This concept of a "typical occurrence" was characteristic of Roux's research and indispensable to it, but when he adopted this concept he had already taken leave of a strict mechanism [...] It was rather the Aristotelian concept of "form" that obtained here, for only within the framework of that conception is it possible to speak of [...] an original and specific "disposition" of the organism that achieves complete fulfillment in the course of its development.*⁷⁸¹

Dans *Ueber Mosaikarbeit (Le travail en mosaïque 1894)*, Roux parvint en effet à préserver l'auto-différenciation des premiers blastomères chez la grenouille de leur falsification proclamée par Driesch, mais il était expéditif d'en faire le mode opératoire privilégié du développement organique. L'instantanéité de la re-différenciation globale des blastomères chez l'*Amphioxus* (Wilson) laissait d'ailleurs planer le doute sur leur possible auto-différenciation dans un contexte typique. La nature tératogénique de l'embryologie expérimentale signifiait ainsi la limite épistémologique de la synthèse rouxienne entre morphologie et physiologie : comment peut-on déterminer ce qui est de l'ordre du typique et de l'atypique à partir d'un produit essentiellement atypique? Si cette énorme tâche s'est présentée comme indispensable au programme rouxien, n'est-ce pas parce qu'il existe en réalité d'innombrables possibilités

780 Roux cité par Hertwig, O. (1897). *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux*. Iéna: Fischer, p. 149.

781 Cassirer, E. (1950). *The Problem of Knowledge. Philosophy, Science, and History since Hegel*. (Traduit par W. Woglom & C. Hendel). New Haven: Yale University Press, p. 190.

topographiques selon les divers scénarios selon lesquels s'accomplit l'ontogenèse? Outre l'appui à la théorie weismannienne, l'appréhension d'un mode typique permettait de fixer le développement primordial au sein d'une carte causale idéale et de déterminer les degrés de divergence et la nature des différentes combinaisons adaptatives menant effectivement au développement normal.

En définitive, la théorie du développement de Roux n'est pas assimilable au néo-préformationnisme de Weismann. Pour ce dernier, le développement est un moyen mécanique d'expression somatique d'une collection d'unités déterminantes qui représentent l'ensemble des propriétés structuro-fonctionnelles du corps somatique, allant d'une tache de naissance au nombre de cellules que contient chaque organe. Dans le système weismannien, les phénomènes régénératifs font seulement état de dispositifs idioplasmiques greffés à l'architecture primordiale en guise d'adaptation darwinienne. Or, l'auto-différenciation de l'œuf fécondé demeure pour Roux, et ce depuis *La Lutte des parties*, premièrement accomplie en vertu des capacités auto-régulatrices de l'embryon. Contrairement à son idéalisation typique, le développement normal tend vers un état final morphologique et physiologique qui n'est pas dicté d'avance, mais qui émerge des conditions physiologiques du milieu intérieur en tant que mouvement en équilibre (*homéorhésis*); s'il est souvent conforme à une certaine moyenne spécifique, c'est globalement en raison de la régularité de ces mêmes conditions. Le développement normal réunit donc la prédétermination idioplasmique, qui constitue une sorte de plan primordial organogénétique, à l'épigenèse régulatrice, qui, dans le redressement contingent d'une ontogenèse plus ou moins désaxée de sa tendance finale, produit une diversité nouvelle, non implicite dans le germe. Il s'agit sans doute de la solution synthétique à la problématique que Roux avait léguée à l'*Entwicklungsmechanik* au moment de sa création; mais ne reflète-t-elle pas dans quelle mesure la rationalité mécanique se trouvait excédée par l'ampleur de l'activité épigénétique de ce que Driesch nommera les systèmes harmoniques-équipotentiels (SHEs), plutôt qu'une véritable résolution positive?

En un sens, l'aboutissement vitaliste de la branche drieschéenne de l'*Entwicklungsmechanik* apparaît en cohérence avec l'héritage programmatique de Roux. Si la préformation typique et l'épigenèse téléologique se trouvaient présentes, mais désarticulées,

dans la dernière monture de la théorie rouxienne, Driesch les réunit d'abord au sein d'un téléo-mécanisme kantien. En l'espace de quelques années, ce qui faisait figure de principe régulateur de la raison humaine – principe qui apparaissait nécessaire à l'intellection de l'axiome drieschéen « Le destin morphogénétique des blastomères est fonction de leur position » – devint une entéléchie aristotélicienne⁷⁸² qui récupéra de plein droit sa spécificité ontologique! Ce retour à Aristote illustre d'abord les conséquences épistémologiques que provoque l'abandon de l'heuristique mécaniste pour tout programme de recherche biologique. Plus profondément, il met en relief la dépendance des programmes embryologiques depuis l'*Entwicklungsgeschichte* baérienne envers l'heuristique aristotélicienne et les problèmes qu'entraîne son articulation tendue et parfois contradictoire avec son pendant mécaniste.

Pour sa part, Cassirer a jugé sévèrement le tournant vitaliste de Driesch, l'accusant d'avoir trahi l'épistémologie kantienne en postulant une entité « suprasensible »⁷⁸³. Dans la mesure où l'entéléchie n'est pas régie par les lois universelles de la physique et de la causalité, il s'agit sans doute d'une critique légitime, mais elle nous mène à la réflexion suivante : n'est-ce pas le propre de toute théorie biologique d'investir, de manière souvent féconde et provisoire, l'espace d'invisibilité qu'impliquent les phénomènes empiriques? Là où Driesch postule une entéléchie derrière les SHEs, Oscar Hertwig y infère un réseau de communication impliquant d'innombrables organismes élémentaires, dont l'organisation finalitaire serait analogue à celle des communautés animales et humaines.

Enfin, il est remarquable de constater que la théorie d'Hertwig montre la voie heuristique vers une sortie de l'impasse entre la téléologie vitaliste et la préformation mécanique, chacune représentant un mode de rationalisation de l'épigenèse aristotélicienne⁷⁸⁴. Lorsque d'une part, Hertwig qualifie le protoplasme de « matière formatrice » et d'autre part, situe les facteurs internes du développement non pas dans l'idioplasme nucléaire, mais dans les interactions cellulaires du milieu intérieur que constitue l'ontogenèse, il réfute l'antériorité de

782 Driesch s'est explicitement réclamé d'Aristote, qu'il considérait comme « le premier des vitalistes ». Driesch, H. (1908). *The Science and the Philosophy of the Organism*. London: Adam & Charles Black, p. 144.

783 “The 'entelechy' is abstracted from the realm of spatial existence; it is something not sensible but supersensible”. Cassirer, E., *The Problem of Knowledge*, p. 198.

784 L'épigenèse aristotélicienne est ici entendue comme l'entéléchie de la forme, qu'elle soit de nature mécanique ou téléologique.

la forme et transfère son origine constitutive au sein même du développement. Selon lui, le dépassement de la pensée essentialiste n'est d'abord réalisable que par une critique préalable de l'application biologique du mécanisme. En effet, aucun modèle inspiré des machines inorganiques ne pouvait expliquer l'activité des systèmes complexes comme les SHEs. Afin de rendre compte de ces systèmes tout en restant fidèle à l'heuristique mécaniste, il fallait postuler la coordination systémique des cellules en tant que micro-organismes, dont le fonctionnement intégré reposerait sur d'innombrables dispositifs moléculaires analogues à l'hémoglobine; ces sous-systèmes seraient en mesure d'interpréter un ensemble divers de stimuli et d'orienter leur comportement en harmonie avec le tout physiologique. Hertwig reconnaît finalement l'importance des conditions initiales du développement, mais tant les *Anlagen* idioblastiques que les micro-structures du cytoplasme, représentent ultimement les matériaux de l'ontogenèse dans sa formation épigénétique. Ce renouvellement de l'heuristique organiciste, qui oriente l'explication des phénomènes développementaux d'abord vers l'appréhension de causes synthétiques d'organisation, ensuite vers l'analyse de composants isolés, se présente donc comme la seule voie épistémologique crédible devant les apories de la pensée préformationniste.

Quelles sont donc, d'abord dans le contexte de la genèse de l'*Entwicklungsmechanik*, la valeur et la signification épistémologiques du renouvellement de l'opposition théorique entre la préformation et l'épigénèse? F. Churchill mentionne tant la fonction rhétorique que les risques d'amalgame que constitue le fait de s'identifier ou d'associer un adversaire à une thématique historiquement chargée dans un contexte de rivalité professionnelle et méthodologique⁷⁸⁵. Cette thèse met d'ailleurs en évidence une grande équivoque qu'entraîna la redéfinition rouxienne de la problématique classique du développement, équivoque qui semble d'ailleurs persister jusqu'à nos jours. Comme nous l'avons relevé dans l'introduction de cette thèse, la problématique classique opposait l'idée d'une pré-structuration plus ou moins complète de l'anatomie animale dans le germe à celle de l'épigénèse formelle, c'est-à-dire à la transformation progressive de la matière germinale. Or, l'on peut résumer la transformation

785 Churchill, F. B. (2015). *August Weismann. Development, Heredity, and Evolution*. Londre: Harvard University Press, p. 449.

rouxienne de cette problématique en ces termes : la diversité phénoménale ou explicite qu'affiche la morphogenèse était-elle déjà implicite dans le germe, ou plutôt le produit d'une néo-formation trouvant son origine dans le processus même du développement? À partir du moment où la théorie hisienne de la pré-localisation germinale des facteurs organogénétiques a été réfutée, les théories « préformationnistes » avaient très peu en commun avec les anciens modèles préstructuralistes. Certes, l'anisotropie de l'œuf avait été transférée à la structure nucléo-idioplasmique, rendant ainsi possible la sauvegarde même de l'heuristique aristotélicienne. Critique de premier plan du « néo-préformationnisme », Oscar Hertwig adhérait pourtant à l'anisotropie de la substance nucléaire et à l'antériorité de son organisation structurale. Voilà donc ce que la problématique de l'*Entwicklungsmechanik* mettait véritablement en jeu : la pertinence d'une modélisation mécanique de l'épigenèse aristotélicienne, soit la question de l'antériorité de la forme en tant que construit héréditaire. En effet, Roux anticipa le caractère plus ou moins partiel de cette antériorité, la forme se trouvant morcelée par son origine matérielle diverse. D'origine kantienne, le concept de « diversité » permettait la décomposition analytique de la forme en différents sites énergétiques. Induit en erreur par la récupération de Roux, Hertwig avait donc tort d'associer Weismann aux anciens préstructuralistes; en un sens, un rapprochement avec Karl von Baer ou Aristote aurait été plus adéquat, mais aussi plus flatteur aux yeux de ses contemporains.

Malgré cette équivoque, cette problématique conditionna sous l'*Entwicklungsmechanik* les découvertes embryologiques, leurs interprétations et la construction hétérogène de théories antagonistes du développement. Elle prit rapidement la forme d'un spectre théorique qui franchit les frontières immédiates du programme de recherche, et s'imposa comme une question de premier ordre à laquelle toute biologie synthétique devait répondre. De manière générale, ce spectre était recalibré selon les prémisses théoriques admises par les biologistes, qui étaient portés à situer leurs positions respectives en son juste milieu. Tandis que Weismann s'assumait comme « préformationniste », Roux se situait entre Weismann et O. Hertwig⁷⁸⁶, et ce dernier présentait sa propre théorie biogénétique comme une synthèse entre la préformation et la pure épigenèse. Or, lorsque l'on regarde de près les problèmes qui occupaient

786 *Ibid.*, p. 445.

concrètement l'*Entwicklungsmechanik* et la théorisation du développement à l'ère de la révolution karyo-idioplasmique, la formulation initiale de Roux semble avoir été en partie écartée au profit d'une question étroitement liée, mais distincte : par quels moyens l'ontogenèse parvient-elle à produire un résultat typique, et ce malgré la relative perturbation de ses conditions normales? Cette évolution de la problématique développementale transparait dans la redéfinition rouxienne du développement en tant que diversité *typiquement* constituée (1895). Comme cette redéfinition coïncide avec la découverte par Driesch de la *Theilbildung*, la régulation organique – qui rendait manifeste la capacité inouïe de l'ontogenèse d'assurer la conformation typique en dépit de perturbations majeures, devint alors le nouveau centre d'intérêt. On tente alors d'établir le rôle et le fonctionnement des déterminants nucléaires, le potentiel et la nature des mécanismes régulateurs, les circonstances typiques ou atypiques de leur activité. On ne cherche pas d'abord à connaître le potentiel « néo-formateur » de ces mécanismes – il est après tout schématiquement balisé par la morphologie du développement normal – mais dans quelle mesure se constitue une diversité typique à partir de conditions matérielles et physiologiques particulières de réalisation.

Mais même dans ce contexte, cette étude révèle une *logique de la découverte développementale* qui serait inhérente à l'entreprise de certains programmes de recherche, qui consisterait à expliquer, à l'aide de modèles causaux, la constitution de cette diversité typique. D'une part, la découverte de processus épigénétiques inédits et de leur caractère téléologique manifeste, telle la *Theilbildung* et l'axiome qu'elle permet d'établir, dévoile l'incapacité des modèles préformationnistes illustrés par la thèse Roux-Weismann à rendre compte adéquatement du développement organique. D'autre part, comme l'heuristique mécaniste n'attribue qu'une valeur explicative partielle et – selon les diverses allégeances réductionnistes – provisoire à l'idée synthétique, elle sollicite la rationalité mécanique dans l'élaboration de nouveaux modèles qui devront remplacer les versions désuètes et être conformes aux nouvelles exigences empiriques de l'épigenèse⁷⁸⁷. Dans son travail analytique, la rationalité

787 Thomas Hunt Morgan aurait exprimé cette idée en ces termes : “The preformation idea has always led to immediate, if temporary successes; while the epigenetic conception, although laborious, and uncertain has, I believe, one great advantage, it keeps open the door for further examination and re-examination. Scientific advance has most often place in this way”. Morgan cité par Robert, J. S. (2004). *Embryology, Epigenesis and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 34.

mécanique représente schématiquement le phénomène notamment en vertu d'emprunts analogiques aux autres disciplines, mais aussi aux machines humaines, comme le kinéscope, la valve à pistons et le téléphone. Si les anciens modèles avaient jusqu'alors exploité de manière plus ou moins cohérente l'espace d'invisibilité qu'autorisait le phénomène, la reconfiguration de cet espace par la découverte forçait logiquement leur reconstruction parallèle. Ainsi, le confinement de l'*Umdifferenzierung* dans la catégorie des phénomènes atypiques fait simplement figure d'ajustement provisoire de la part de Roux afin de sauvegarder l'essentiel du modèle mosaïciste; la véritable innovation analytique provient du modèle inductif de Driesch, dont les éléments fondamentaux se trouveront dans le modèle de l'*organisateur* d'Hans Spemann. En définitive, R. Mocek avait perçu une dialectique épistémique à l'œuvre entre l'auto-différenciation et la différenciation dépendante⁷⁸⁸. Mais la logique de la découverte développementale relève moins d'une issue dialectique entre une thèse et une antithèse conceptuelles, que d'une confrontation constante des modèles analytiques aux phénomènes épigénétiques sans cesse renouvelés par la découverte, alimentant ainsi la progression positive et asymptotique du savoir biologique.

Ces inférences épistémologiques tirées de la genèse de l'embryologie expérimentale devront elles-mêmes se confronter aux développements successifs de la biologie développementale au cours du XX^e siècle jusqu'à l'ère « postgénomique ». Nous postulons ainsi que la logique de la découverte développementale telle que décrite ci-haut a forgé la structuration des modèles du développement organique de Spemann à nos jours. Une étude préliminaire nous permettra également, pour conclure cette thèse, d'inférer que ces développements ont souvent pris la forme d'une reprise de la modélisation analytique de l'épigenèse aristotélicienne, poursuivant ainsi l'entreprise de l'*Entwicklungsgeschichte* haeckelienne, de l'*Entwicklungmechanik* et du néo-darwinisme weismannien.

D'emblée, considérons la reprise de l'induction embryonnaire de Driesch (1894) dans la modélisation de l'*organisateur* par Hans Spemann. Rendant manifeste la dépendance des tissus adjacents envers l'organisateur, la découverte de celui-ci (1924) confirma le caractère typique

788 Mocek, R. (1974). *Wilhelm Roux - Hans Driesch. Zur Geschichte der Entwicklungsphysiologie der Tiere*. Iéna: Gustav Fischer, p. 161.

de la différenciation corrélative. À la suite de diverses expériences impliquant la séparation de blastomères de salamandre à l'aide d'un cheveu fin, la lèvres supérieure du blastopore de la gastrula était susceptible de contenir la « substance différenciatrice » de l'embryon⁷⁸⁹. Spemann et son assistante, Hilda Mangold, procédèrent à la transplantation de ce tissu (le donneur) vers le flanc d'un autre embryon de la même espèce, qui leur servit d'hôte. Près de trois jours après l'intervention, un second embryon s'était presque entièrement formé aux dépens du flanc de son hôte. Spemann donna donc le nom d'« organisateur » à la lèvres supérieure du blastopore, qui était capable à elle seule de reproduire l'architectonique embryogénétique⁷⁹⁰. Afin d'expliquer ces résultats, il invoque le pouvoir inductif de l'organisateur qui établirait des motifs particuliers de stimulations conditionnant la formation du feuillet mésodermique et de son développement en plaque neurale. Le cas de l'organisateur servit de paradigme à l'élaboration d'une théorie renouvelée de l'induction, incluant l'importante notion de *champ embryonnaire*⁷⁹¹. En effet, Spemann conçoit l'émission séquentielle de stimuli inductifs à partir de différents points situés aux extrémités de l'embryon, stimuli qui occuperaient des espaces vectoriels enchevêtrés aux frontières indistinctes. À l'intérieur de ces espaces émergeraient progressivement des sous-champs hiérarchisés (primaires, secondaires, tertiaires, etc.) qui entreraient possiblement en compétition pour la détermination différenciatrice dans les zones de chevauchement. Conscient de la nature synthétique de ces « champs », Spemann postule que ceux-ci représentent l'effet combinatoire et systémique de chaînes hiérarchiques d'induction qui impliqueraient différents types de stimuli (mécaniques, chimiques, etc.), expliquant ainsi la détermination régionale de la morphogénèse. Intégrant des éléments de l'approche organiciste adoptée par O. Hertwig, cette version actualisée de la théorie analytique de Driesch parviendrait à rendre compte du travail de l'« organisateur »; mais sous l'aveu même de Spemann, « equipotential system capable of harmonious differentiation still remains

789 Garland, A. (2007). A century of Evo-Devo: The dialectics of analysis and synthesis in twentieth-century life science. Dans M. Laubichler & J. Maienschein (dir.), *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution* (p. 123-167). Cambridge: MIT Press, p. 139.

790 Hamburger, V. (1988). *The Heritage of Experimental Embryology. Hans Spemann and the Organizer*. New York: Oxford University Press, pp. 6, 7.

791 Horder, T. J. (2001). The organizer concept and modern embryology: Anglo-American perspectives. *Int. J. Dev. Biol.*, 45, 97-132. cf: Spemann, H. (1938). *Embryonic Development and Induction*. New Haven: Yale University Press.

as a real problem »⁷⁹². Il faudra attendre l'avènement de la biologie moléculaire et de la modélisation cybernétique du fonctionnement de l'ADN pour qu'une explication analytique convaincante des SHEs soit formulée.

Avec l'essor de la génétique au tournant du siècle dernier, l'hypothèse embryologique dominante était que les chromosomes contenaient les gènes mendéliens, responsables des traits phénotypiques individuels, tandis que la réalisation du plan d'organisation embryogénétique reposait essentiellement sur des facteurs cytoplasmiques. Cette hypothèse provisoire a été remplacée par le *consensus moderne* au cours des années 1960, qui aurait – une fois de plus! – apporté la solution définitive au « vieux débat » entre la préformation et l'épigenèse. Comme l'explique E. Mayr :

[...] *molecular biology removed the last unknown by showing that the genetic DNA program of the zygote was this vis essentialis [de l'épigenèse]. The introduction of the concept of a genetic program terminated the old controversy. The answer was thus, in a way, a synthesis of epigenesis and preformation. The process of development, the unfolding phenotype, is epigenetic. However, development is also preformationist because the zygote contains an inherited genetic program that largely determines the phenotype.*⁷⁹³

Mais dans le contexte de son annexion à la « Synthèse moderne »⁷⁹⁴, cette résolution synthétique prendrait d'abord la forme d'un *pré-informationnisme*. Selon cette refonte cybernétique du néo-préformationnisme, le génotype de l'ADN contiendrait la totalité de l'information nécessaire au développement de l'organisme; la régulation génétique servirait de simple véhicule phénotypique au programme génétique dans sa construction de l'organisation somatique. Cette conception était fortement appuyée par la modélisation cybernétique de la différenciation cellulaire à partir des éléments du modèle paradigmatique de la biologie moléculaire : le *lac opéron* de Jacques Monod et François Jacob. L'assemblage virtuel de différents opérons, impliquant la coordination programmée de gènes régulateurs et enzymatiques par l'autoproduction fonctionnelle de ligands et d'inhibiteurs

792 Spemann cité par Horder, T. J., *The Organizer Concept*, p. 109.

793 Mayr, E. (1997). *This is Biology: The Science of the Living World*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 157, 158.

794 Initiée par Dobzhansky en 1937, la grande synthèse darwinienne de la biologie évolutionnaire a été officialisée institutionnellement au Symposium International de Princeton en 1947. Elle inclut notamment la génétique mathématique des populations, la génétique écologique et la systématique évolutionniste. Voir le chapitre XII (pp. 496-527) de Mayr, E. (1989). *Histoire de la biologie*. Paris: Fayard.

stéréospécifiques⁷⁹⁵, éclairait pour la première fois l'auto-différenciation d'une lignée de cellules génétiquement équipotentielles. Ainsi, l'inhibition progressive et plus ou moins définitive de certains gènes expliquerait comment l'irréversibilité de la différenciation somatique pourrait survenir sans que le matériel génétique n'en soit affecté.

La modélisation cybernétique du code génétique et de sa traduction phénotypique a même permis d'élucider le fonctionnement des SHEs. Assumant l'héritage problématique de Driesch, Lewis Wolpert infère l'emplacement d'un paramètre nommé *information positionnelle* (*positional information*), selon lequel les cellules détermineraient leur valeur positionnelle – relative au tout développemental – en vertu d'un système bipolaire de coordination. Le destin morphogénétique d'une cellule serait ainsi conditionné par cette information, dont l'interprétation dépendrait du génome de la cellule et de son « histoire positionnelle »⁷⁹⁶. Selon le modèle prototypique du « drapeau français », une ligne de cellules appartenant à un SHE qui posséderait trois motifs moléculaires de différenciation possibles (bleu, blanc ou rouge) maintiendrait invariablement la proportion fixée des différents « tissus », en fonction de signaux émis par des sources situées aux deux extrémités de la ligne. À la lumière de la théorie de Wolpert, le facteur *E* de la formule drieschéenne $(X) = f[p, t, E]$ serait non pas l'entéléchie vitaliste, mais sa version *cybernétique*, c'est-à-dire le programme génétique contenu dans chaque cellule⁷⁹⁷.

Ainsi, l'épigenèse aristotélicienne serait à nouveau réaffirmée et consolidée par la synthèse pré-informationniste. Elle aurait globalement trois conditions théoriques. En continuité avec le néo-darwinisme weismannien, la représentation génotypique de l'antériorité de la forme reposerait d'abord sur l'analogie d'une codification indirecte du programme génétique par la sélection naturelle⁷⁹⁸. La constitution évolutionnaire du génotype relie ainsi la biologie développementale et sa précision moléculaire à la Synthèse moderne. Ensuite,

795 Monod, J. et Jacob, F. (1961). General conclusions: Teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth and differentiation. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology*, 26, 389-401.

796 Wolpert, L. (1969). Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. *Journal of Theoretical Biology*, 25(1), p. 18.

797 Wolpert, L. (1985). Gradients, position and pattern: a history. Dans T. J. Horder, J. A. Witkowski & C. C. Wylie (dir.), *A History of Embryology* (p. 347-362). Cambridge: Cambridge University Press, p. 358.

798 C'est en ce sens que Maynard Smith affirme : "in biology, the coder is natural selection". Maynard Smith, J. (2000). The concept of information in biology. *Philosophy of Science*, 67(2), p. 179.

l'information génétique doit prescrire la construction de produits phénotypiques dont les rapports fonctionnels seraient prédéterminés par leur structure. Le *lac opéron* répond à cette exigence; l'enzyme β -galactosidase possède une fonction particulière dans l'économie métabolique de *E. coli* – la décomposition des β -galactosides – et le réseau cybernétique de l'opéron est spécifiquement conçu pour enclencher sa synthèse en la présence de lactose⁷⁹⁹. L'extrapolation de cette identité structuro-fonctionnelle reposerait notamment sur le principe d'associativité stéréospécifique des protéines, selon lequel les produits protéinés issus de l'autorégulation des gènes s'assembleraient spontanément en macro-molécules spécifiques. Ce principe assurerait ainsi la conversion unilatérale de l'information génétique en une organisation somatique dérivée. Enfin, la téléo-directionnalité inhérente au développement organique doit être assimilable à son activité *téléonomique*⁸⁰⁰, c'est-à-dire à l'opération d'un programme génétique. En somme, la création étiologique de la forme génotypique, l'entéléchie téléonomique de celle-ci et sa réalisation dans un véhicule phénotypique qui reçoit et convertit passivement l'information génétique, représenteraient les trois conditions de la réduction mécanique de l'épigénèse aristotélicienne par la théorie pré-informationniste.

Ce passage de l'essai philosophique de Jacques Monod, *Le hasard et la nécessité*, résume d'ailleurs la thèse préinformationniste :

*L'essence de ces processus épigénétiques consiste donc en ceci que l'organisation d'ensemble d'un édifice multimoléculaire complexe était contenue en puissance dans la structure de ses constituants, mais ne se révèle, ne devient actuelle que par leur assemblage. Cette analyse, on le voit, réduit à une dispute verbale, dénuée de tout intérêt, l'ancienne querelle des préformationnistes et des épigénétistes. La structure achevée n'était nulle part, en tant que telle, préformée. Mais le plan de la structure était présent dans ses constituants eux-mêmes. Elle peut donc se réaliser de façon autonome et spontanée, sans intervention extérieure, sans injection d'information nouvelle. L'information était présente, mais inexprimée, dans les constituants. La construction épigénétique d'une structure n'est pas une création, c'est une révélation.*⁸⁰¹

Or, les progrès remarquables de la biologie moléculaire et développementale ont forcé la réévaluation de cette position et des modèles associés, qui présupposaient l'absence d'une

799 Jacob, F. et Monod, J. (1961). Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. Mol. Biol.*, 3, 318-356. cf : Monod, J. (1970). *Le hasard et la nécessité*. Paris: Éditions du Seuil.

800 Ce néologisme est de E. Mayr (1961) : Mayr, E. (1974). Teleological and teleonomic : a new analysis. Dans R. S. Cohen & M. W. Wartofsky (dir.), *Methodological and Historical Essays in the Natural and Social Sciences* (p. 91-117.). Dordrecht: Reidel.

801 Souligné par Monod, J., *Le hasard et la nécessité*, p. 117.

injection significative « d'information nouvelle ». Il s'est avéré manifeste que le modèle du *lac opéron* n'était pas extrapolable au développement des Métazoaires. À partir des années 1980, la relation entre l'information contenue dans le code génétique et la détermination des complexes polypeptidiques s'est révélée fortement médiatisée. Au niveau structurel, les diverses modifications post-transcriptionnelles de l'ARN messager, telle que son épissage par les ARN de transfert, transforment fréquemment le code initial d'un gène inscrit dans la séquence d'ADN (cistron). Au niveau fonctionnel, la stéréospécificité des complexes allostériques s'est avérée beaucoup plus faible qu'anticipée, de sorte que la nature de son activité dépendrait d'abord de l'organisation moléculaire du milieu cellulaire⁸⁰². De manière significative, le portrait cybernétique a gagné considérablement en complexité; plusieurs protéines allostériques⁸⁰³ qui étaient initialement conçues comme des commutateurs binaires, se sont multipliées et sont apparues comme des gâchettes moléculaires à entrées multiples (*logical gates*), parties intégrantes de réseaux complexes de signalisation. Incluant des facteurs épigénétiques de régulation (méthylation, phosphorylation, etc.), ces réseaux inductifs relieraient, selon Brian Hall, « l'écologie au développement en tant que véhicule d'innovations clés et de changement intégré »⁸⁰⁴, contrastant avec le système que nous présentait Monod, qui était « fermé sur soi-même, et absolument incapable de recevoir quelque enseignement que ce soit du monde extérieur »⁸⁰⁵. Le gène en tant qu'unité structuro-fonctionnelle deviendrait donc une notion de plus en plus abstraite en manque de substrat, et les multiples sources d'information de l'ontogenèse apparaîtraient, selon la *théorie des systèmes développementaux* (*developmental systems theory*, DST⁸⁰⁶), dispersées dans un système développemental fonctionnellement intégré à son milieu d'émergence.

Le renouvellement « postgénomique » de la problématique développementale est donc ainsi formulé par G. B. Müller et L. Olsson :

802 Kupiec, J. (2010). On the lack of specificity of proteins and its consequences for a theory of biological organization. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 102, 45-52.

803 Une protéine allostérique de base possède deux sites complémentaires. Lorsque l'effecteur se trouve lié au premier site, il modifie la conformation structurale de la protéine, ce qui induit ou inhibe l'activité de son site catalytique ou régulateur.

804 Hall, B. K. (1999). *Evolutionary Developmental Biology*. Dordrecht: Kluwer Academic, p. 399.

805 Monod, J., *Le hasard et la nécessité*, p. 145.

806 Oyama et al. (2000). *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*. Duke University Press.

*Is all information to build a body contained in DNA sequences? In other words, can we predict what an unknown organism would look like if its complete genome were known? And is information contained in the genome deterministically exhaustive, or does information arise through the process of developmental interaction in which many other, non-programmed factors participate?*⁸⁰⁷

Ici encore, une issue synthétique est bien sûr anticipée, mais la décentralisation du programme développemental, passant du génome à la machinerie cellulaire, semble d'abord réactualiser une heuristique organiciste parente de celle conçue par Oscar Hertwig. Cette heuristique se trouverait d'ailleurs consolidée par les différentes conceptions de l'individualité biologique qui ressortent des plus récents débats philosophiques sur la question. Si le paradigme de l'organisme a été largement remis en question depuis la tectologie d'Ernst Haeckel, l'abondance de phénomènes symbiotiques maintenant répertoriés confirmerait la prolongation du développement par-delà les délimitations temporelles et spatiales de l'organisme : (1) à l'échelle évolutionnaire, le développement ne serait plus seulement restreint à des lignées de descendants, mais inclurait des systèmes hétérogènes et intriqués à différents niveaux hiérarchiques d'organisation, où des collections d'individus se réunissent et se séparent selon un différentiel de cohésion fonctionnelle⁸⁰⁸; (2) à l'échelle écosystémique, le milieu serait constitué en amont par la construction de niches des organismes et informerait l'orientation du développement phénotypique en aval en fonction des dispositions adaptatives impliquées⁸⁰⁹.

Ce désaveu de la thèse pré-informationniste représente-t-il un recul pour la rationalité mécanique et son raffinement cybernétique? Selon la logique de la découverte développementale relevée dans cette thèse, l'heuristique organiciste, entre autres promue par la DST, ne saurait avoir à elle seule une valeur explicative suffisante. Mais les phénomènes épigénétiques qu'elle met en relief devraient alimenter et orienter la modélisation analytique des développements biologiques en conformité avec la vaste multiplicité de leurs modes opératoires et de leurs différents niveaux de complexité. Une pluralité de modèles sont

807 Müller, G. B. et Olsson, L. (2003). Epigenesis and epigenetics. Dans B. K. Hall & W. M. Olson (dir.), *Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology* (p. 114-123). Cambridge: Harvard University Press, p. 117.

808 Bouchard, F. et Huneman, P. (dir.) (2013). *From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality*. Cambridge: MIT Press.

809 Gilbert, S. F. (2001). Ecological developmental biology: developmental biology meets the real world. *Developmental Biology*, 233, 1-12.

aujourd'hui combinés en fonction des particularités régionales des objets étudiés⁸¹⁰. Tout d'abord, les modèles causaux de type mécanique demeurent indispensables à l'analyse des systèmes biologiques; une représentation schématique des opérations qui sous-tendent l'embryogenèse reste tracée à l'aide des outils de la cybernétique spécialement adaptés aux réseaux biomoléculaires, où sont combinées boucles de rétroaction, signalisations en cascade et gâchettes moléculaires à entrées multiples. Ces modèles conventionnels jouissent d'un succès particulier dans l'étude de systèmes dotés d'*auto-organisation structurale*, telles que les colonies de bactéries et les amibes. Or, ce portrait mécanique devient excessivement schématique lorsqu'il tente de reconstituer à lui seul le développement des systèmes dotés d'*auto-organisation fonctionnelle*, comme c'est vraisemblablement le cas de la plupart des Métazoaires. Affichant une certaine plasticité, l'activité du système modifie et remplace, en guise d'intégration fonctionnelle des variations contingentes, les structures réticulaires en fonction d'un but préfixé. À cet égard, le développement des Métazoaires est ici caractérisé par une *pré-orientation téléologique*. Dans un contexte postgénomique, l'absence d'un substrat attribué à la régulation téléologique limite de manière analogue la portée explicative de l'analyse causale, mais au profit de modèles computationnels et mathématiques issus d'un ensemble de disciplines regroupées sous la formule « sciences de la complexité ». Ces modèles rendent compte notamment de la capacité des réseaux de signalisation biomoléculaires d'ordonner de manière spontanée les formations réticulaires aléatoires et ainsi d'en soustraire une signification fonctionnelle en vue d'un « problème » à résoudre ou d'une « tâche » à accomplir. Enfin, ce qu'Henri Atlan nomme judicieusement « le paradoxe de l'auto-organisation programmée »⁸¹¹ atteint son point culminant avec les systèmes capables d'innovation téléologique, c'est-à-dire de se fixer des buts inexistant dans les conditions programmatiques initiales. La cognition humaine figure dans cette catégorie, mais l'on soupçonne également les réseaux nerveux et immunologiques de posséder de telles facultés. Ainsi, une biologie développementale postgénomique devrait considérer l'*épigenèse téléologique* – comprise comme la fabrication contingente de nouvelles dispositions

810 À cet égard, voir l'excellent ouvrage d'Henri Atlan, (2011). *Le vivant post-génomique ou qu'est-ce que l'auto-organisation?* Paris: Odile Jacob.

811 *Ibid.*, p. 181.

finalitaires – comme le mode ultime d’auto-organisation.

À l’ère postgénomique, l’association des modèles computationnels et téléologiques pose un problème épistémologique classique en des termes inédits : notre dépendance à l’égard de ces modèles révèle-t-elle une véritable autonomie ascendante de l’ordre fonctionnel par rapport à la configuration des microstructures analysées, ou n’est-elle qu’un symptôme des limites de la rationalité scientifique face à la complexité de telles organisations? Ce pourrait être l’objet d’une autre étude.

Terminons par une citation de Georges Canguilhem : « l’hérédité c’est le nom moderne de la substance »⁸¹². Peut-être s’agit-il à la fois du couronnement scientifique de l’épigenèse d’Aristote et de son humble erreur.

812 Canguilhem, G. (1966). *Le normal et le pathologique*. Paris: PUF, p. 211.

Bibliographie

Ackerknecht, E. (1953). *Rudolf Virchow. Doctor, Statesman, Anthropologist*. Madison: The University of Wisconsin Press.

Aristote (1999). *La Physique*. (Traduit par A. Stevens). Paris: Vrin.

– (2005). *De l'âme*. (Traduit par P. Thillet). Paris: Gallimard.

– (2008). *Métaphysique*. (Traduit par M.-P. Duminil & A. Jaulin). Paris: Flammarion.

Atlan, H. (2011). *Le vivant post-génomique ou qu'est-ce que l'auto-organisation?* Paris: Odile Jacob.

Baer, K. v. (1828). *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion*. Königsberg.

– (2004). La ruine de la théorie de la préformation (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène. une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII^e/XX^e siècle* (p. 17-21). Paris: Rue d'ULM.

Baker, J. R. (1949). The cell-theory: a restatement, history, and critique (Part II). *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 90(1), 87-108.

– (1952). The cell-theory: a restatement, history, and critique (Part III). *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 93(2), 157-190.

– (1955). The cell-theory: a restatement, history, and critique (Part V). *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 96(4), 449-481.

Balan, B. (1979). *L'ordre et le temps. L'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIX^e siècle*. Paris: Vrin.

Bard, J. (1990). *Morphogenesis. The Cellular and Molecular Processes of Developmental Anatomy*. Cambridge: Cambridge University Press.

Bernard, C. (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*. Paris: J. B. Baillière et Fils.

– (1878). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*. Paris: J.-B. Baillière et fils.

Bischoff, T. L. W. (1842). *Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen*. Leipzig: Voss.

– (1845). *Entwicklungsgeschichte des Hunde-Eies*. Braunschweig: Vieweg.

Blackwell, W. H. (2007). What to make of all this commentary on Haeckel? *The American Biology Teacher*, 69(3), 135-136.

Bolduc, G. (2017, à paraître). Mirko Grmek face à Karl Popper: à la défense de la valeur épistémologique de l'histoire des sciences. Dans P.-O. Methot (dir.), *Concepts et méthode dans l'œuvre de Mirko D. Grmek*. Paris: Matériologiques.

Boll, F. (1876). *Das Princip des Wachsthums, eine anatomische Untersuchung*. Berlin: August Hirschwald.

Borell, M. (1987). Instrumentation and the rise of modern physiology. *Science & Technology Studies*, 5(2), 53-62.

Bouchard, F. et Huneman, P. (dir.) (2013). *From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality*. Cambridge: MIT Press.

Bowler, P. J. (1975). The changing meaning of "evolution". *Journal of the History of Ideas*, 36(1), 95-114.

– (1989). *Evolution. The History of an Idea*. Berkeley: University of California Press.

– (2005). Revisiting the eclipse of Darwinism. *Journal of the History of Biology*, 38, 19-32.

Brücke, E. (1862). Die Elementarorganismen. *Sitzungsberichte der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-naturwiss. Klasse*, 44(2), 381-406.

Büchner, L. (1863). *Force et matière: études philosophiques et empiriques de sciences naturelles*. (Traduit par L. F. Gamper, 7^e éd.). Paris: C. Reinwald.

Canguilhem, G. (1966). *Le normal et le pathologique*. Paris: PUF.

Canguilhem, G. et al. (1962). *Du développement à l'évolution au XIX^e siècle*. Paris: PUF.

Cassirer, E. (1950). *The Problem of Knowledge. Philosophy, Science, and History since Hegel*. (Traduit par W. Woglom & C. Hendel). New Haven: Yale University Press.

Caullery, M. (1939). *Les progrès récents de l'embryologie expérimentale*. Paris: Flammarion.

Chabry, L. (1887). Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux*, 23, 167-319.

Churchill, F. B. (1966). *Wilhelm Roux and a Program for Embryology*. (Université Harvard, Cambridge).

- (1969). From machine-theory to entelechy: two studies in developmental teleology. *Journal of the History of Biology*, 2(1), 165-185.
- (1973). Chabry, Roux, and the experimental method in nineteenth-century embryology. Dans R. N. Giere & R. S. Westfall (dir.), *Foundations of Scientific Method: The Nineteenth Century*. London: Indiana University Press.
- (1985). Weismann, Hydromedusae, and the biogenetic imperative: a reconsideration. Dans T. J. Horder, J. A. Witkowski & C. C. Wylie (dir.), *A History of Embryology* (p. 7-34.). Cambridge: Cambridge University Press.
- (1987). From heredity theory to Vererbung: the transmission problem, 1850-1915. *Isis*, 78(3), 336-364.
- (2015). *August Weismann. Development, Heredity, and Evolution*. Londre: Harvard University Press.

Clavelin, M. (2004). Le copernicanisme et la mutation de la philosophie naturelle. *Revue de Métaphysique et de Morale*, 3(Juillet-Septembre), 353-370.

Coleman, W. (1965). Cell, nucleus, and inheritance: an historical study. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 109(3), 124-158.

- (1977). *Biology in the Nineteenth Century. Problems of Form, Function, and Transformation*. Cambridge: Cambridge University Press.

Corsi, P. et Weindling, P. (1985). Darwinism in Germany, France, and Italy. Dans D. Kohn (dir.), *The Darwinian Heritage* (p. 683-729). Princeton: Princeton University Press.

Craver, C. (2001). Role functions, mechanisms, and hierarchy. *Philosophy of Science*, 68(1), 53-74.

Craver, C. et Bechtel, W. (2007). Top-down causation without top-down causes. *Biology and Philosophy*, 22, 547-563.

Crick, F. H. (1958). On protein synthesis. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 12, 138-167.

Darden, L. (1976). Reasoning in scientific change: Charles Darwin, Hugo de Vries, and the discovery of segregation. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, 2, 127-169.

Darwin, C. (1868). *De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*. (Traduit par J.-J. Moulinié). Paris: C. Reinwald.

- (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. London: John Murray.
- (1992). *L'origine des espèces* [1859]. (Traduit par E. Barbier, 1^e éd.). Paris: GF.

Daston, L. et Galison, P. (1992). The image of objectivity. *Representations*, 40(Seeing Science (Autumn)), 81-128.

Davidson, E. H. (1968). *Gene Activity in Early Development*. New York: Academic Press.

Day, M. (2010). A spectre haunts evolution: Haeckel, Heidegger, and the all-too-human history of biology. *Perspectives in Biology and Medicine*, 53(2), 289-303.

Debru, C. (1983). *L'esprit des protéines. Histoire et philosophie biochimiques*. Paris: Hermann.

Delage, Y. (1895). *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*. Paris: C. Reinwald.

Di Gregorio, M. A. (2005). *From Here to Eternity. Ernst Haeckel and Scientific Faith*. Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht.

Dohrn, A. (1875). *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.

Dohrn, A. et Ghiselin, M. T. (1994). The Origin of vertebrates and the principle of succession of functions. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 16(1), 3-96.

Dohrn, A., Baer, K. v., Groeben, C. et Oppenheimer, J. (1993). Karl Ernst von Baer [1792-1876], Anton Dohrn [1840-1909]: Correspondence. *Transactions of the American Philosophical Society. New Series*, 83(3), 1-156.

Driesch, H. (1891). *Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie*. Iéna: Gustav Fischer.

- (1892). Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 53, 160-178.
- (1893a). *Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- (1893b). Entwicklungsmechanische Studien. III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen (Weiteres über Theilbildungen). IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen (Wirkungen von Wärmezufuhr und von Druck). V. Von der Furchung doppeltbefruchteter Eier. VI. Über einige allgemeine Fragen der theoretischen Morphologie. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 55, 1-62.
- (1894). *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- (1896). Die Maschinentheorie des Lebens. Ein Wort zur Aufklärung. *Biologisches Zentralblatt*, 16, 353-368.
- (1908). *The Science and the Philosophy of the Organism*. London: Adam & Charles Black.
- (1911). *Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie*. (2^{ee} éd.). Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- (1964). The potency of the first two cleavage cells in echinoderm development. Experimental production of partial and double formations [1892] (Traduit par L. Mezger). Dans B. H. Willier & J. Oppenheimer (dir.), *Foundations of Experimental Embryology* (p. 38-50). Englewood Cliffs: Prentice-Hall.
- (2004). Les œufs à régulation des échinodermes [1892] (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène, une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII^e/XX^e siècle* (p. 131-143). Paris: Rue d'ULM.

Duchesneau, F. (1987). *Genèse de la théorie cellulaire*. Montréal-Paris: Bellarmin-Vrin.

- (1997). *Philosophie de la biologie*. Paris: PUF.

- (2000). Épigenèse de la raison pure et analogies biologiques. Dans F. Duchesneau, G. Lafrance & C. Piché (dir.), *Kant actuel. Hommage à Pierre Laberge* (p. 233-256). Montréal-Paris: Bellarmin-Vrin.
- (2001). Histoire et philosophie des sciences: une stratégie de convergence. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 23(1), 87-103.
- (2012). *La Physiologie des Lumières: empirisme, modèles et théories*. Paris: Classiques Garnier.
- (2016). *La cellule comme organisme élémentaire: de Schwann à Brücke et Kölliker*. Document inédit.

Ellegård, A. (1958). *Darwin and the General Reader: the Reception of Darwin's Theory of Evolution in the British Periodical Press, 1859-1872*. University of Chicago Press.

Erlsberg, L. (1874). Regeneration, or the preservation of organic molecules; a contribution to the doctrine of evolution. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science*, 23(2), 87-103.

- (1876). On the plastidule-hypothesis. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science*, 25, 178-187.

Fantini, B. (2000). The "Stazione Zoologica Anton Dohrn" and the history of embryology. *Int. J. Dev. Biol.*, 44, 523-535.

Fischer, J.-L. (1990). L'épigenèse et la préformation à l'époque de l'embryologie causale. Dans H.-J. Marthy (dir.), *Experimental Embryology in Aquatic Plants and Animals* (p. 341-358). New York: Springer.

- (1991). Laurent Chabry and the beginnings of experimental embryology in France. Dans S. Gilbert (dir.), *A Conceptual History of Modern Embryology* (p. 31-40). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

Flemming, W. (1882). *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung*. Leipzig: Vogel.

Freuler, L. (1997). *La crise de la philosophie au XIXe siècle*. Paris: Vrin.

Garland, A. (2007). A century of Evo-Devo: The dialectics of analysis and synthesis in twentieth-century life science. Dans M. Laubichler & J. Maienschein (dir.), *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution* (p. 123-167). Cambridge: MIT Press.

Gayon, J. (1993). Le concept de récapitulation à l'épreuve de la théorie darwinienne de

l'évolution. *Histoire du concept de récapitulation. Ontogenèse et phylogenèse en biologie et sciences humaines* (p. 79-92.). Paris: Masson.

- (1998). *Darwinism's Struggle for Survival*. (Traduit par M. Cobb). Cambridge: Cambridge University Press.
- (2006). Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction? Perspective philosophique. *C. R. Palevol*, 5, 479-487.

Gegenbaur, C. (1874a). *Grundriss der vergleichenden Anatomie*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.

- (1874b). *Manuel d'anatomie comparée*. (Traduit par C. Vogt). Paris: Simon Raçon et Comp.
- (1878a). *Elements of Comparative Anatomy*. (Traduit par F. J. Bell & E. R. Lankester). London: Macmillan and co.
- (1878b). *Gründniss der vergleichenden Anatomie*. (2^e éd.). Leipzig: Wilhelm Engelmann.

Geison, G. L. (1969). The protoplasmic theory of life and the Vitalist-Mechanist debate. *Isis*, 60(3), 272-292.

Giard, A. (1872). Étude critique des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des vertébrés et des tuniciers. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, i, 233-288.

Gilbert, S. F. (2001). Ecological developmental biology: developmental biology meets the real world. *Developmental Biology*, 233, 1-12.

Gillispie, C. (dir.) (1975), *Dictionary of Scientific Biography*. New York: Scribner.

Gliboff, S. (2008). *H. G. Bronn, Ernst Haeckel, and the Origins of German Darwinism. A Study in Translation and Transformation*. Cambridge : MIT Press.

Gotthelf, A. (2012). *Teleology, First Principles, and Scientific Method in Aristotle's Biology*. Oxford: Oxford University Press.

Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.

Grimoult, C. (2003). *Histoire de l'histoire des sciences. Historiographie de l'évolutionnisme dans le monde francophone*. Paris: Droz.

Grmek, M. (1973). *Raisonnement expérimental et recherches toxicologiques chez Claude Bernard*. Paris: Droz.

- (1979). Définition du domaine propre de l'histoire des sciences et considérations sur ses rapports avec la philosophie des sciences. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 1(1), 3-12.

Haeckel, E. (1862). *Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria). Eine Monographie*. Berlin: Georg Reimer.

- (1866). *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Berlin: Georg Reimer.
- (1868). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. (1^e éd.). Berlin: Georg Reimer.
- (1869a). Monograph of Monera. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, XXXIV(Avril), 113-134.
- (1869b). *Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonoren*. Utrecht: Van der Post Jr.
- (1872). *Die Kalkschwämme*. Berlin: Georg Reimer.
- (1874a). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 8, 1-55.
- (1874b). *La création des êtres organisés d'après les lois naturelles*. (Traduit par C. Letourneau). Paris: C. Reinwald.
- (1875a). Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 9, 402-508.
- (1875b). Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 10(Suppl.), 1-99.
- (1876). *Die Perigenesis der Plastidule*. Berlin.
- (1877a). *Anthropogenie*. (3^e éd.). Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- (1877b). *Anthropogénie ou histoire de l'évolution humaine*. (Traduit par C.

Letourneau). Paris: C. Reinwald.

- (1880). *Essais de psychologie cellulaire*. (Traduit par J. Soury). Paris: Germer Baillière et cie.
- (1889). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. (8^e éd.). Berlin: Georg Reimer.
- (2004). La théorie de la Gastraea et la fondation de la classification phylogénétique [1874] (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène, une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII^e/XX^e siècle* (p. 60-69). Paris: Rue d'ULM.

Hall, B. K. (1999). *Evolutionary Developmental Biology*. Dordrecht: Kluwer Academic.

- (2007). Tapping many sources: the adventitious roots of Evo-Devo in the nineteenth century. Dans M. Laubichler & J. Maienschein (dir.), *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution* (p. 467-497). Cambridge: MIT Press.

Hamburger, V. (1988). *The Heritage of Experimental Embryology. Hans Spemann and the Organizer*. New York: Oxford University Press.

Hamoir, G. (1992). The discovery of meiosis by E. Van Beneden, a breakthrough in the morphological phase of heredity. *Int. J. Dev. Biol.*, 36, 9-15.

Heams, T. (2012). Selection within organisms in the nineteenth century: Wilhelm Roux's complex legacy. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 110, 24-33.

Hertwig, O. (1876a). Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. *Morphologisches Jahrbuch*, 1, 347-434.

- (1884). *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung*. Iéna: Gustav Fischer.
- (1884-1885). Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 18, 175-205.
- (1893). *Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie*. Iéna: Gustav Fischer.
- (1894). *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1: Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen*. Iéna: Gustav Fischer.

- (1896). *The Biological Problem of To-Day: Preformation or Epigenesis? The Basis of a Theory of Organic Development*. (Traduit par C. Mitchell). New York: The Macmillan co.
- (1897). *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux*. Iéna: Fischer.
- (1898). *Die Zelle und die Gewebe*. Iéna: Gustav Fischer.
- (1903). *La cellule et les tissus. Éléments d'anatomie et de physiologie générales*. (Traduit par C. Julin). Paris: C. Naud.

Hertwig, O. et Hertwig, R. (1887). Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter den Einfluss äusserer Agentien. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 20, 477-510.

Hertwig, R. (1876b). Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. *Morphologisches Jahrbuch*, 2, 63-82.

Heuss, T. (1991). *Anton Dohrn. A Life of Science*. Berlin/Heidelberg/New York: Springer.

His, W. (1868). *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei*. Leipzig.

- (1874). *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung*. Leipzig: F. C. W. Vogel.
- (1880-1885). *Anatomie menschlicher Embryonen*. Leipzig: F. C. W. Vogel.
- (1888). On the principles of animal morphology. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 15, 287-298.
- (2004a). La critique de l'approche phylogénétique [1874] (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène, une histoire de l'embryologie moderne fin XVII^e/XX^e siècle* (p. 91-99). Paris: Rue d'ULM.
- (2004b). Le développement du cerveau et sa modélisation au moyen d'un tube de caoutchouc [1874] (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène, une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII^e/XX^e siècle* (p. 81-90). Paris: Rue d'ULM.

Holmes, S. J. (1948). Micromerism in biological theory. *Isis*, 39(3), 145-158.

Hopwood, N. (1999). "Giving body" to embryos: modeling, mechanism, and the microtome in late nineteenth-century anatomy. *Isis*, 90(3), 462-496.

- (2000). Producing development: the anatomy of human embryos and the norms of Wilhelm His. *Bulletin of the History of Medicine*, 74(1), 29-79.
- (2015). *Haeckel's Embryos: Images, Evolution, and Fraud*. Chicago: The University of Chicago Press.

Horder, T. J. (2001). The organizer concept and modern embryology: Anglo-American perspectives. *Int. J. Dev. Biol.*, 45, 97-132.

Huneman, P. (2007). Reflexive judgment and Wolffian embryology. Kant's shift between the first and the third critiques. Dans P. Huneman (dir.), *Understanding Purpose. Kant and the Philosophy of Biology* (p. 75-100). Rochester: University of Rochester Press.

- (2008). *Métaphysique et biologie: Kant et la constitution du concept d'organisme*. Paris: Kimé.

Huxley, T. (1853). The cell theory. *The British and Foreign Medico-Chirurgical Review*, XII(Juillet-Octobre), 285-314.

- (1869). On the physical basis of life. *The Fortnightly Review*, 5, 129-145.

Ide, P. (2004). *Le zygote est-il une personne humaine?* Editions Pierre Téqui.

Innes, S. (1987). *Hans Driesch and Vitalism: a Reinterpretation*. (Simon Fraser University, Colombie Britannique).

Jacob, F. et Monod, J. (1961). Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. Mol. Biol.*, 3, 318-356.

Kant, E. (1787). Kritik der reinen Vernunft. *Gesammelte Schriften*. Berlin.

- (1790). Kritik der Urteilkraft. *Gesammelte Schriften*. Berlin.
- (2000). *Critique de la faculté de juger* [1790]. (Traduit par A. Philonenko). Paris: Vrin.

Kim, J. (1992). Multiple realization and the metaphysics of reduction. *Philosophy and*

Phenomenological Research, 52(1), 1-26.

Kölliker, A. (1861). *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere*. (2^e éd.). Leipzig: Engelmann.

- (1868). *Éléments d'histologie humaine*. (2^e éd.). Paris: Masson.
- (1885). Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 42, 1-46.

Kowalevsky, A. (1866). Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. *Mémoires de l'Académie des Sciences St. Petersburg*, X(15), 1-19.

- (1867). Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. *Mémoires de l'Académie des Sciences St. Petersburg*, XIX(4), 1-24.

Kupiec, J. (2010). On the lack of specificity of proteins and its consequences for a theory of biological organization. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 102, 45-52.

Lakatos, I. (1970a). Falsification and the methodology of scientific research programmes. *Criticism and the Growth of Knowledge*, 4, 91-196.

- (1970b). History of science and its rational reconstructions. *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association, 1970(1970)*, 91-136.
- (1994). Pourquoi le programme de recherche de Copernic a-t-il supplanté celui de Ptolémée? [1973] (Traduit par C. Malamoud & J.-F. Spitz). Dans L. Giard (dir.), *Histoire et méthodologie des sciences* (p. 147-184). Paris: PUF.

Lange, F. (1911). *Histoire du matérialisme et critique de son importance à notre époque*. (Traduit par B. Pommerol). Paris: Schleicher Frères.

Lecourt, D. (dir.) (2006), *Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences*. Paris: PUF.

Lee, A. B. (1885). *The Microtome's Vade-mecum. A Handbook of the Methods of Microscopic Anatomy*. Philadelphia: P. Blakiston, Son & Co.

Lenoir, T. (1982). *The Strategy of Life: Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology*. Dordrecht: D. Reidel.

Liebig, J. v. (1839). Sur les phénomènes de la fermentation. *Annales de chimie et de physique*, 71, 147-195.

Loeb, J. (1891). *Untersuchungen zur physiologische Morphologie der Tiere. I. Ueber Heteromorphose*. Wurzburg: Georg Hertz.

Ludwig, C. (1858). *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*. Leipzig & Heidelberg: C. F. Winter'sche Verlagshandlung.

- (1966). The 'Introduction' to Carl Ludwig's *Textbook of Human Physiology* (1858) (Traduit par M. H. Frank, & J. J. Weiss) *Medical History*, 10, 76-86.

Maienschein, J. (1994a). "It's a long way from *Amphioxus*" Anton Dohrn and late nineteenth century debates about vertebrate origins. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 16, 465-478.

- (1994b). The origins of Entwicklungsmechanik. Dans S. Gilbert (dir.), *A Conceptual History of Modern Embryology* (p. 43-61). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- (2005). Epigenesis and Preformationism. Repéré à <http://stanford.library.usyd.edu.au/entries/epigenesis/>

Marey, É.-J. (1868). *Du mouvement dans les fonctions de la vie*. Paris: Germer Baillière.

Maynard Smith, J. (2000). The concept of information in biology. *Philosophy of Science*, 67(2), 177-194.

Mayr, E. (1974). Teleological and teleonomic : a new analysis. Dans R. S. Cohen & M. W. Wartofsky (dir.), *Methodological and Historical Essays in the Natural and Social Sciences* (p. 91-117.). Dordrecht: Reidel.

- (1982). *The Growth of Biological Thought*. Cambridge: Harvard University Press.
- (1989). *Histoire de la biologie*. Paris: Fayard.
- (1997). *This is Biology: The Science of the Living World*. Cambridge: Harvard University Press.

Mill, J. S. (1849). *Die inductive Logik. Eine Darlegung der philosophischen Principien wissenschaftlicher Forschung, insbesondere der Naturforschung*. (Traduit par J. Schiel). Brunswick: Friedrich Bieweg und Cohn.

- (1858). *A System of Logic, Ratiocinative and Inductive*. New York: Harper & Brothers.

Mocek, R. (1974). *Wilhelm Roux - Hans Driesch. Zur Geschichte der Entwicklungsphysiologie der Tiere*. Iéna: Gustav Fischer.

Monod, J. (1970). *Le hasard et la nécessité*. Paris: Éditions du Seuil.

Monod, J. et Jacob, F. (1961). General conclusions: Teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth and differentiation. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology*, 26, 389-401.

Morgan, T. (1898). Developmental mechanics. *Science*, 7(162), 156-158.

Müller, F. (1864). *Für Darwin*. Leipzig: Engelmann.

- (1869). *Facts and Arguments for Darwin*. (Traduit par F. L. S. Dallas, 2^e éd.). London: John Murray.

Müller, G. B. et Olsson, L. (2003). Epigenesis and epigenetics. Dans B. K. Hall & W. M. Olson (dir.), *Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology* (p. 114-123). Cambridge: Harvard University Press.

Nägeli, C. v. (1858). *Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Die Stärkekörner*. Zurich: Friedrich Schulthess.

- (1863). Ueber die aus Proteinsubstanzen bestehenden Crystalloide in der Paranus. *Botanische Mittheilungen*, 1.
- (1884). *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*. Munich et Leipzig: R. Oldenbourg.
- (1914). *Theory of Organic Evolution*. (Traduit par V. A. Clark & F. A. Waugh, 2^e éd.). Chicago: The Open Court Publishing Co.

Nussbaum, M. (1880). Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. *Archiv für mikroskopische*, 18, 1-120.

Nyhart, L. (1995). *Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*. Chicago and London: The University of Chicago Press.

Oppenheimer, J. (1967). *Essays in the History of Embryology and Biology*. Cambridge: MIT Press.

- (1968). Some historical relationships between teratology and experimental embryology. *Bulletin of the History of Medicine*, 42(2), 145-159.

- (1991). Curt Herbst's contributions to the concept of embryonic induction. Dans S. Gilbert (dir.), *A Conceptual History of Modern Embryology* (p. 63-89). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- (1982). Ernest Heinrich Haeckel as an intermediary in the transmutation of an idea. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 126(5), 347-355.

Oyama, S. *et al.* (2000). *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*. Duke University Press.

Paley, W. (1818). *Théologie naturelle*. (Traduit par C. Pictet). Genève: J. J. Paschoud.

Pernon, G. (2001). *Histoire du cinéma*. Paris: Jean-Paul Gisserot.

Pflüger, E. (1877). *Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur*. Bonn: Max Cohen & Sohn.

- (1883). Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. *Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere*, 32, 1-79.

Pichot, A. (2011). *Expliquer la vie. De l'âme à la molécule*. Versailles: Quae.

Popper, K. (1998). *La connaissance objective*. (Traduit par J.-J. Rosat). Paris: PUF.

Preyer, W. (1885). *Specielle Physiologie des Embryo, Untersuchungen über die Lebenserscheinungen vor der Geburt*. Leipzig: Th. Grieben.

Randall, F. B. (1977). *Philosophy After Darwin*. New York: Columbia University Press.

Rather, L. J. (1958). Harvey, Virchow, Bernard and the methodology of science. *Disease, Life, and Man. Selected essays by Rudolf Virchow* (p. 1-25). Stanford: Stanford University Press.

Remak, R. (1862a). On the embryological basis of the cell-theory. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 2, 277-284.

- (1862b). Über die embryologische Grundlage der Zellenlehre. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftlichen Medicin*, 230-241.

Rey, A.-L. (2013). Introduction. Dans A.-L. Rey (dir.), *Méthode et histoire. Quelle histoire font les historiens des sciences et des techniques?* Paris: Garnier.

Richards, R. (1992). *The Meaning of Evolution. The Morphological Construction and Ideological Reconstruction of Darwin's Theory*. Chicago et Londres: The University of Chicago Press.

- (2007). Ernst Haeckel's alleged anti-semitism and contributions to Nazi biology. *Biological Theory*, 2(1), 97-103.
- (2008). *The Tragic Sense of Life: Ernst Haeckel and the Struggle over Evolutionary Thought*. University of Chicago Press.

Richmond, M. L. (2000). T. H. Huxley's criticism of German cell theory: an epigenetic and physiological interpretation of cell structure. *Journal of the History of Biology*, 33(2), 247-289.

Robert, J. S. (2004). *Embryology, Epigenesis and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Roger, J. (1997). *The Life Sciences in Eighteenth-Century French Thought*. Stanford University Press.

Rothschuh, K. E. (1973). *History of Physiology*. New York: Robert E. Krieger Publishing Company.

Roux, W. (1881). *Der Kampf der Theile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre*. Leipzig: W. Engelmann.

- (1882). Allgemeine Entwicklungs-geschichte und Zeugung. *Jahresberichte über Fortschritte der Anatomie und Physiologie*, 10, 383-422.
- (1883a). *Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung*. Leipzig: Engelmann.
- (1883b). *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo*. Leipzig: Engelmann.
- (1885). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. *Zeitschrift für Biologie*, 9(3), 411-526.
- (1895a). Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe. [1879] *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (Vol. 1, p. 77-101). Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- (1895b). Über die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen. [1878] *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (Vol. 1, p.

- 1-76). Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- (1895c). Ueber die Entwicklung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. [1884] *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (Vol. 2, p. 256-276). Leipzig: Wilhelm Engelmann.
 - (1895d). Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. [1888] *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (Vol. 2, p. 419-521). Leipzig: Wilhelm Engelmann.
 - (1895e). Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. [1893] *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen* (Vol. 2, p. 818-871). Leipzig: Wilhelm Engelmann.
 - (1896). The problems, methods, and scope of developmental mechanics (Traduit par W. M. Wheeler). Dans C. O. Whitman (dir.), *Biological Lectures Delivered at the Biological Laboratory of Wood's Holl in the Summer Session of 1894* (p. 149-190). Boston: Ginn & Company.
 - (1897). Für unser Programm und seine Verwirklichung. *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 5(2), 1-80, 219-342.
 - (1912). *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen*. Leipzig: Engelmann.
 - (1964). Contributions to the developmental mechanics of the embryo. On the artificial production of half-embryos by destruction of one of the first two blastomeres, and the later development (postgeneration) of the missing half of the body [1888] (Traduit par H. Laufer). Dans B. H. Willier & J. Oppenheimer (dir.), *Foundations of Experimental Embryology* (p. 2-37). Englewood Cliffs: Prentice-Hall.
 - (2004). Les expériences sur les blastomères de grenouille et la notion d'oeuf mosaïque [1888] (Traduit par J.-C. Dupont & S. Schmitt). Dans J.-C. Dupont & S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène, une histoire de l'embryologie moderne fin XVIIIe/XXe siècle* (p. 109-130). Paris: Rue d'ULM.
 - (2012). *La Lutte des parties dans l'organisme. Contribution pour un perfectionnement de la théorie de la finalité mécanique*. [1881] (Traduit par L. Cohort, et al.). Paris: Matériologiques.

- Russell, E. S. (1916). *Form and Function*. London: John Murray.
- Rüttimeyer, L. (1868). E. Haeckel. Natürliche Schöpfungsgeschichte. *Archiv für Anthropologie*, 3(3-4), 301, 302.
- Sachs, J. v. (1890). *History of Botany (1530-1860)*. (Traduit par E. F. Henry & M. A. Garnsey, 1er^e éd.). Oxford: Clarendon Press.
- Salmon, W. (1984). *Scientific Explanation and the Causal Structure of the World*. Princeton: Princeton University Press.
- Sander, K. (dir.) (1997). *Landmarks in Developmental Biology 1883-1924*. Berlin: Springer.
- Sapp, J. (1987). *Beyond the Gene. Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*. Oxford: Oxford University Press.
- Schieder, A. (1873). Untersuchungen über Plathelminthen. *Vierzehnter Bericht der Oberhess. Gesell. für Natur- u. Heilkunde*, 69-140.
- Schmitt, S. (2003). Homeosis and atavistic regeneration: the "Biogenetic Law" in "Entwicklungsmechanik". *History and Philosophy of the Life Sciences*, 25(2), 193-210.
- (2009). Haeckel, un darwinien allemand? *C. R. Biologies*, 332, 110-118.
- Schultze, M. (1861). Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftlichen Medicin*, 1-27.
- Sober, E. (1985). Darwin on natural selection: a philosophical perspective. Dans D. Kohn (dir.), *The Darwinian Heritage* (p. 867-899). Princeton: Princeton University Press.
- (1999). The multiple realizability argument against Reductionism. *Philosophy of Science*, 66(4), 542-564.
- Spemann, H. (1938). *Embryonic Development and Induction*. New Haven: Yale University Press.
- Stamhuis, I. H. (2003). The reactions on Hugo de Vrie's *Intracellular Pangenesis*; the discussion with August Weismann. *Journal of the History of Biology*, 36, 119-152.
- Stamhuis, I. H., Meijer, O. G. et Zevenhuizen, E. (1999). Hugo de Vries on heredity, 1889-1903: statistics, mendelian laws, pangenes, mutations. *Isis*, 90(2), 238-267.

Strasburger, E. (1884). *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung*. Iéna: Gustav Fischer.

Ushmann, G. (1979). Haeckel's biological Materialism. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 1(1), 101-118.

Van Beneden, É. (1875). La maturation de l'œuf, la fécondation, et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le Lapin. *Bulletins de l'Académie royale des sciences de Belgique*, 44(2), 686-757.

- (1883). *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire*. Paris: Masson.

Virchow, R. (1856). Alter und neuer Vitalismus. *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medizin*, 9, 3-55.

- (1858). Reizung und Reizbarkeit. *Archiv für pathologische Anatomie, Physiologie und klinische Medizin*, 14(1), 1-64.
- (1861). *La Pathologie cellulaire basée sur l'étude physiologique et pathologique des tissus* [1858]. (Traduit par P. Picard). Paris: J.-B. Baillière.
- (1862). Über die mechanische Auffassung des Lebens. *Vier Reden über Leben und Kranksein*. Berlin.
- (1958). On the mechanistic interpretation of life. [1862] (Traduit par L. J. Rather) *Disease, Life, and Man. Selected Essays by Rudolf Virchow* (p. 102-119). Stanford: Stanford University Press.

Vries, H. d. (1889). *Intracellulare Pangenesis*. Iéna: Gustav Fischer.

Waisse-Priven, S. et Alfonso-Goldfarb, A. M. (2009). Mathematics Ab Ovo: Hans Driesch and "Entwicklungsmechanik". *History and Philosophy of the Life Sciences*, 31(1), 35-54.

Weindling, P. J. (1991). *Darwinism and Social Darwinism in Imperial Germany: The Contribution of the Cell Biologist Oscar Hertwig (1849-1922)*. Stuttgart: Gustav Fischer.

Weismann, A. (1882). *Ueber die Dauer des Lebens*. Iéna: Gustav Fischer.

- (1883a). *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen*. Iéna: Gustav Fischer.
- (1883b). *Ueber die Vererbung. Ein Vortrag*. Iéna: Gustav Fischer.

- (1885). *Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung*. Iéna: Gustav Fischer.
- (1892a). *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung*. Iéna: Gustav Fischer.
- (1892b). *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (Traduit par H. Varigny). Paris: C. Reinwald.
- (1893a). The all-sufficiency of natural selection. A reply to Herbert Spencer. *Contemporary Review*, 64, 309-338.
- (1893b). *The Germ-plasm. A Theory of Heredity* [1892] (Traduit par W. N. Parker & H. Rönnfeldt). New York: Charles Scribner's Sons.
- (1904). *Vorträge über Deszendenztheorie*. (2^e éd.). Iéna: Gustav Fischer.

Weismann, C. (2011). Germinal selection: a Weismannian solution to Lamarckian problematics. Dans S. B. Gissis & E. Jablonka (dir.), *Transformations of Lamarckism* (p. 57-66). Cambridge: MIT Press.

- (2013). On the legitimacy of the Darwinian theory - August Weismann's first creed. *Science in Context*, 26(1), 173-179.

West, D. A. (2003). *Fritz Müller A Naturalist in Brazil*. Pocahontas Press: Blacksburg.

Whitman, C. O. (1878). The embryology of Clepsine. *Quarterly Journal*, XVIII.

- (1896a). Bonnet's theory of evolution. Dans C. O. Whitman (dir.), *Biological Lectures Delivered at the Marine Biological Laboratory of Wood's Holl in the Summer Session of 1894* (p. 225-240). Boston: Glinn & Company.
- (1896b). Evolution and epigenesis. Dans C. O. Whitman (dir.), *Biological Lectures delivered at The marine Biological Laboratory of Wood's Holl in the Summer Session of 1894* (p. 205-225). Boston: Ginn & Company.

Wilkie, J. S. (1960). Nägeli's work on the fine structure of living matter - I. *Annals of Science*, 16(1), 11-41.

Wilson, E. B. (1892). On multiple and partial development in Amphioxus. *Anatomischer Anzeiger*, 7, 732-740.

Wilson, E. B. (1919). *The Cell in Development and Inheritance*. (2^e éd.). New York: The

Macmillan Company.

Winther, R. G. (2001). August Weismann on germ-plasm variation. *Journal of the History of Biology*, 34, 517-555.

Wolff, É. (1948). *La science des monstres*. Paris: Gallimard.

Wolffram, H. (2003). Supernormal biology: Vitalism, parapsychology and the German crisis of modernity, c. 1890-1933. *The European Legacy*, 8(2), 149-163.

Wolpert, L. (1969). Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. *Journal of Theoretical Biology*, 25(1), 1-47.

- (1985). Gradients, position and pattern: a history. Dans T. J. Horder, J. A. Witkowski & C. C. Wylie (dir.), *A History of Embryology* (p. 347-362). Cambridge: Cambridge University Press.

Wouters, A. (2005). The function debate in philosophy. *Acta Biotheoretica*, 53, 123-151.

Zevenhuizen, E. (1998). Hugo de Vries: life and work. *Acta Bot. Neerl.*, 47(4), 409-417.