

Université de Montréal

Explications mécanistes et téléologiques de l'évolution de la forme

par Anda E. Danciu

Philosophie
Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présentée
en vue de l'obtention du grade de maître
en Philosophie
option Philosophie au collégial

avril 2019

© Anda Danciu, 2019

Université de Montréal

Ce mémoire intitulé
Explications mécanistes et téléologiques de l'évolution de la forme

Présenté par
Anda Danciu

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Jean-Pierre Marquis
Président-rapporteur

Frédéric Bouchard
Directeur de recherche

Molly Kao
Membre du jury

Résumé

Ce mémoire de philosophie de la biologie porte sur les explications évolutives actuelles en biologie évolutive développementale (Evo-Devo). Il cherchera à répondre à la question suivante : l'explication évolutive peut-elle être une explication exclusivement mécaniste ou doit-elle maintenir des éléments téléologiques? Afin de répondre à cette question nous analyserons des débats philosophiques actuels qui tentent de résoudre le problème posé par l'introduction de l'étude du développement dans l'explication évolutive en adoptant une approche épistémologique, pour ensuite exposer les deux versants de ce problème, l'explication mécaniste et l'explication téléologique. Dans le premier chapitre, nous allons dégager les présupposés philosophiques de la biologie évolutive développementale et situer le débat actuel sur l'évolution de la forme en Evo-Devo dans la continuité des débats philosophiques soulevant des théories qui ont rencontré des obstacles similaires comme celle de Ernst Haeckel et celle de Karl Ernst von Baer. Nous allons également nous intéresser brièvement aux débats entre les conceptions mécanistes et la téléologie en physiologie au 18^e siècle et au programme de recherche téléomécaniste de Kant. Le deuxième chapitre dégage les présupposés philosophiques de l'explication mécaniste de l'évolution de la forme telle qu'on la rencontre chez le biologiste contemporain, Sean B. Carroll. Dans le troisième chapitre nous allons distinguer la téléologie platonicienne et la téléologie aristotélicienne, dégager la particularité des organismes en tant qu'objet d'études de la biologie et exposer l'explication évolutive téléologique telle qu'elle se présente actuellement en philosophie de la biologie.

Mots-clés : philosophie, biologie, Evo-Devo, mécanisme, téléologie, évolution, forme, explication, organisme, développement

Abstract

This dissertation of philosophy of biology deals with current evolutionary explanations in developmental evolutionary biology (Evo-Devo). We will seek to answer the following question: Can the evolutionary explanation be an exclusively mechanistic explanation or must it maintain teleological elements? In order to answer this question we will analyze current philosophical debates that attempt to solve the problem posed by the introduction of the study of development in the evolutionary explanation. We will adopt an epistemological approach. Then, we will expose the two sides of this problem, the mechanistic explanation and the teleological explanation. In the first chapter, we will identify the philosophical presuppositions of evolutionary biology and situate the current debate on the evolution of form in the continuity of philosophical debates raised by theories that have encountered similar obstacles like the theories of evolution of Ernst Haeckel and Kart Ernst von Baer. We will also briefly examine the debates between mechanistic conceptions and teleology in physiology in the 18th century and Kant's teleomechanist research program. The second chapter sets out the philosophical assumptions of the mechanistic explanation of the evolution of form as it is exposed by the contemporary biologist Sean B. Carroll. In the third chapter we will distinguish Platonic teleology and Aristotelian teleology, identify the peculiarity of organisms as an object of studies of biology and expose the teleological evolutionary explanation as it currently stands in the philosophy of biology.

Keywords : philosophy, biology, Evo-Devo, mechanism, teleology, evolution, form, explanation, organism, development

Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract.....	iv
Table des matières.....	v
Introduction.....	1
Plan du mémoire	1
Mise en contexte	2
Chapitre 1.....	5
1. Introduction.....	5
2. Projet de la biologie évolutive-développementale.....	6
3. L'ontogenèse.....	11
3.1. Historique.....	11
3.2. La biologie développementale	13
3.3. Le processus du développement	14
3.3.1. Les cartographies du destin.....	16
4. La phylogenèse	17
4.1. Historique.....	17
4.2. La biologie évolutive	18
4.3. L'homologie.....	20
5. L'ontogenèse et la phylogenèse	22
5.1. Historique.....	22
5.2. La morphologie évolutive.....	23
5.2.1. L'ontogenèse récapitule la phylogenèse	24
5.2.2. Critique de von Baer	26
5.2.3. Le mécanisme se confronte à la téléologie	27
6. Conclusion	31
Chapitre 2.....	33
1. Introduction.....	33
2. Explication de la forme chez Sean B. Carroll.....	33
2.1. Un exemple commun : l'épinoche à trois épines (<i>Gasterosteus aculeatus</i>).....	34

3.	Une explication mécaniste du développement.....	35
3.1.	L'explication mécaniste	35
3.1.1.	L'explication mécaniste et la science	36
3.1.2.	Le test « construisons-le ».....	40
3.1.3.	Caractéristiques des mécanismes	41
3.2.	L'explication mécaniste du développement chez Sean B. Carroll	43
4.	L'évolution est une bricoleuse	47
4.1.	Actualisation du projet de Jacob et Monod.....	47
4.2.	Le secret de la vie	49
4.3.	Hasard, nécessité et hérédité	52
5.	Conclusion	58
Chapitre 3.....		60
1.	Introduction.....	60
2.	La téléologie.....	61
2.1.	La téléologie aristotélicienne	61
2.2.	La distinction entre organisme et artéfact.....	64
3.	L'explication téléologique	69
3.1.	Pluralisme explicatif	70
3.2.	Distinctions entre l'explication mécaniste et l'explication téléologique	75
3.2.1.	La nécessité de l'explication téléologique en biologie évolutive	79
3.2.2.	La plasticité des organismes comme moteur de l'évolution	80
4.	L'essentialisme évolutif.....	85
4.1.	L'ontologie spéciale des organismes	91
5.	Conclusion	93
Conclusion		96
Bibliographie.....		i

À ma famille

Introduction

Plan du mémoire

Dans ce mémoire de philosophie de la biologie, nous allons nous intéresser à la manière dont on explique l'évolution de forme animale en biologie évolutive développementale (Evo-Devo) en exposant une explication mécaniste et une explication téléologique du développement animal. C'est en analysant ces deux types d'explication et en dégagant des présupposés philosophiques qui leur sont sous-jacents que nous allons pouvoir répondre à la question de ce mémoire : l'explication évolutionnaire peut-elle être une explication exclusivement mécaniste ou doit-elle maintenir des éléments téléologiques? Ainsi, nous allons voir comment un débat actuel en biologie peut être éclairé par la philosophie. Nous allons adopter une approche épistémologique en dégagant une perspective critique des théories biologiques de l'évolution de la forme animale à la lumière des travaux de philosophes de la biologie qui ont tenté de montrer comment la philosophie peut apporter un éclairage à ce problème de la biologie.

Le chapitre 1 nous permettra de comprendre les enjeux philosophiques qui seront étudiés dans les deux chapitres suivants. Il servira d'introduction aux débats soulignés par des philosophes de la biologie au sein de la biologie évolutive développementale. Suivant leur analyse, nous allons nous familiariser avec la compréhension actuelle de la biologie développementale, étude de l'ontogenèse, et de la biologie évolutive, étude de l'histoire des espèces animales. En étudiant les travaux de philosophes et d'historiens de la biologie et des sciences nous allons voir que l'idée de joindre l'ontogenèse à la phylogenèse n'est pas une idée nouvelle. D'autres biologistes ont tenté d'expliquer la phylogenèse en étudiant l'ontogenèse au 19^e siècle, dont Ernst Haeckel et Karl Ernst von Baer, auxquels nous allons nous intéresser dans la deuxième moitié du chapitre. Nous allons également voir comment le débat entre les explications mécanistes et les explications téléologiques en biologie s'inscrivent dans un débat philosophique qui ancre ses racines jusqu'au 18^e siècle au sein de théories physiologiques. Finalement, nous allons nous intéresser brièvement à Kant et au programme téléomécaniste qu'il propose pour la biologie, à la lumière critique de Timothy Lenoir, philosophe et historien des sciences et de Robert Richards, philosophe et historien de la biologie et de la psychologie.

Le chapitre 2 portera sur l'explication de l'évolution de la forme qu'offre le biologiste contemporain Sean B. Carroll. Il s'agit d'une compréhension de l'évolution de la forme qui implique une explication mécaniste du développement. Nous allons analyser cette explication à la lumière des travaux de Michel Morange, historien et philosophe de la biologie. Nous allons également décrire en détail la cadre théorique mécaniste suivant les travaux de Carl Craver, Lindley Darden et de Peter Machamer, philosophes et historiens des sciences.

Le chapitre 3 portera sur l'explication téléologique de l'évolution de la forme. Nous allons nous intéresser à la distinction entre deux types de téléologie, celle platonicienne et celle aristotélicienne, ainsi qu'à la distinction kantienne entre organismes et artéfacts à la lumière des travaux de James Lennox, philosophe et historien des sciences, de André Ariew, philosophe des sciences et de la biologie, de Marjorie Grene, philosophe des sciences et de la biologie, de David Depew, philosophe et historien des sciences. Ensuite, nous allons analyser les travaux du philosophe de la biologie Denis Walsh, qui postule la nécessité d'une explication téléologique en biologie développementale évolutive, s'inspirant des travaux de la biologiste Mary Jane West-Eberhard.

Mise en contexte

Depuis les années 1990, une série de découvertes en biologie moléculaire ont centré l'attention sur le développement animal au sein des études portant sur l'évolution des espèces formant un nouveau champ de recherche, la biologie évolutive développementale (Évo-Dévo).¹ Cet axe de recherche combine deux disciplines, la biologie évolutive et la biologie développementale, et vise à comprendre l'évolution des espèces à partir de l'étude du développement animal. L'innovation (origine de la nouveauté évolutive) en est un sujet central.² On cherche à comprendre l'apparition de nouvelles formes animales. Or, l'introduction de la question du développement au sein des questionnements sur l'évolution a lancé plusieurs débats en philosophie de la biologie. La pierre angulaire de ces débats serait surtout la perspective

¹ (Laubichler et Maienschein 2017)(Pigliucci 2008)(Hall 2003a)(Hall2003b)(Hall 2012)(Brigandt 2015)

² (Laubichler et Maienschein2017) (Brigandt 2015) (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)

organismique qui va de pair avec l'étude du développement.³ Mais, qu'est-ce qu'un organisme et quel est le genre d'appareillage conceptuel qui serait le plus adéquat pour comprendre et expliquer la nature des organismes?

Certains se demandent si la théorie de l'évolution ne devrait pas être repensée.⁴ On souligne l'insuffisance de la perspective génocentrée⁵ du développement à expliquer des phénomènes organismiques reliés au développement tels que la régulation, la modularité ou la plasticité. En effet, avant les années 1990, le développement était conçu comme une « boîte noire » situé entre les gènes et le phénotype.⁶ Le développement était ce qui nous permettait de passer de l'information génétique à la forme de l'animal, sans pourtant avoir une compréhension de ce qui se produit dans cette boîte. L'étude récente du développement viendrait bousculer cette perspective. La perspective organismique, qui sort du cadre de la perspective génocentrée, nécessaire à la compréhension de ces phénomènes, nous obligerait à se questionner sur notre compréhension de l'évolution de la forme animale.⁷ Certains croient que la théorie de l'évolution devrait être repensée, d'autres n'en sont pas si convaincus.⁸ D'autre part, certains philosophes de la biologie soutiennent que les débats autour de la biologie évolutive développementale appellent un retour à une conception plus inclusive de l'évolution phénotypique.⁹ Ici également on remet en question le paradigme génocentré du développement,

³(Walsh 2018) (Walsh 2017) (Walsh 2013) (Walsh 2008) (Walsh 2006a) (Walsh 2006b) (Nicholson 2014)(Depew et Weber 2011)

⁴ (Laland et al. 2014)

⁵ Lorsqu'on parle de paradigme génocentré on fait le plus souvent référence au paradigme néodarwinien ou à la Synthèse Moderne. On parle d'une compréhension de l'évolution qui est centrée sur la génétique. Dans le cadre de ce mémoire, nous ne définirons pas le paradigme néodarwinien, ni la théorie synthétique de l'évolution issue de la Synthèse Moderne, il n'est nécessaire que de retenir qu'une perspective génocentrée du développement réduit ce dernier à l'expression d'un programme génétique inscrit dans les gènes. Une telle perspective sera expliquée dans le chapitre 2 lorsque nous allons nous intéresser à Sean B. Carroll.

⁶ (Hall 2012)

⁷ (Nicholson 2014)

⁸ (Laland et al. 2014)

⁹ (Laubichler 2009)

dans lequel le phénotype ne paraît que comme un épiphénomène des dynamiques génétiques. On propose un retour à une perspective sur l'évolution qui ressemble à celle de l'époque de Darwin et des premières générations d'évolutionnistes.¹⁰ On avance que la biologie évolutive développementale devrait s'enrichir d'une perspective mécaniste du développement qui nous permettrait d'expliquer les phénomènes biologiques se situant au niveau de l'organisme.¹¹ Bref, on voit comment l'étude du développement peut poser des problèmes à notre manière de comprendre l'évolution de la forme. C'est le cadre théorique à travers lequel on regarde le développement qui est au cœur du débat et c'est ce qui va nous intéresser dans ce mémoire.

¹⁰ (Laubichler 2009)

¹¹ (Laubichler 2009)

Chapitre 1

1. Introduction

Ce premier chapitre dresse un portrait général des enjeux philosophiques actuels soulevés en biologie évolutive développementale et situe le sujet de ce mémoire dans la continuité des débats passés en biologie. Il est essentiel de se familiariser avec les théories biologiques actuelles portant sur l'évolution de la forme afin de comprendre les débats philosophiques auxquels ce problème de la biologie a donné lieu. Tel qu'il le sera souligné dans la deuxième partie de ce chapitre, l'explication de l'évolution de la forme en biologie se situe au cœur de débats philosophiques classiques. Ainsi, dans la section 2, nous allons dresser un profil général de la biologie évolutive développementale décrivant de manière générale son objet d'étude. Dans la section 3, nous allons nous intéresser plus particulièrement à la compréhension actuelle du développement. Dans la section 4, nous allons nous instruire sur la phylogénèse prenant en compte le concept clef d'homologie. Dans la section 5, nous allons étudier la relation entre la phylogénèse et l'ontogénèse. Dans cette section nous allons également analyser les conflits entre les conceptions mécanistes et téléologiques de la physiologie du 18^e siècle ainsi que s'intéresser aux théories de l'évolution de la forme proposés par Ernst Haeckel et Karl Ernst von Baer. Nous allons terminer par une brève analyse du programme téléomécaniste proposé par Emmanuel Kant.

Il est essentiel à la lecture des deux chapitres suivants de se familiariser avec le débat concernant les conceptions mécanistes et téléologiques en biologie. Tel qu'on le verra, le conflit entre la conception mécaniste et la conception téléologique des organismes et de leur développement traverse les théories biologiques qui seront présentées dans les premières parties de ce chapitre. La conception actuelle du développement en biologie est mécaniste. Cette conception sera exposée dans ce premier chapitre.¹² Néanmoins, on remarquera que la

¹² C'est dans le deuxième chapitre que nous allons s'y intéresser plus en détail, la considérant sous la description de cadre mécaniste défini par Craver, Machammer et Darden, philosophes et historiens des sciences.

téléologie semble être sous-entendue même dans une telle conception, qui se disant mécaniste, expulserait toute notion de téléologie. Dans ce chapitre, on parlera de cartographie du *destin*, de la nature parfaitement ordonnée, symétrique et harmonique du développement. Cette manière de parler du développement qui paraît schizophrène pour certains¹³, serait également à l'origine d'expressions actuelles en biologie, telles que « gène égoïste » (*selfish gene*), ou « machine de survie » (*survival machine*) qui semblent vouloir exprimer le comportement des organismes comme s'ils avaient un but en même temps de soutenir qu'ils sont des machines. Cependant, le caractère incongru des discours scientifiques portant sur le développement reflète les difficultés conceptuelles qui seront exposées dans la dernière partie de ce chapitre. Lorsqu'on utilise un cadre théorique mécaniste, on finit quand même par faire usage d'une logique et d'un vocabulaire téléologiques (par exemple *destin*). Il s'agit des conflits conceptuels qui sont au cœur de ce mémoire.¹⁴ Le troisième chapitre en apportera une solution. La téléologie sera exposée comme une composante nécessaire aux recherches en biologie.¹⁵

2. Projet de la biologie évolutive-développementale¹⁶¹⁷

La biologie évolutive développementale (Évo-Dévo) est une sous-branche de la biologie évolutive qui cherche à comprendre l'histoire évolutive des espèces animales (phylogénèse) en

¹³ (Lenoir 1982, p. ix)

¹⁴ Le deuxième chapitre portera sur la conception mécaniste de l'évolution de la forme qu'on retrouve chez le biologiste contemporain Sean B. Carroll, tandis que le troisième chapitre portera sur la conception téléologique du changement de la forme qu'on retrouve chez la biologiste contemporaine West-Eberhard, qui sera vue sous la lunette philosophique de Denis Walsh.

¹⁵ Le troisième chapitre portera sur la conception téléologique du développement au sein de la biologie actuelle. C'est précisément le même genre de téléologie qu'Aristote postule comme étant propre au monde naturel qui sera étudié dans ce dernier chapitre.

¹⁶ Pour une perspective globale plus détaillée de la biologie évolutive développementale (Évo-Dévo) vous pouvez consulter l'introduction de l'ouvrage *From embryology to Evo-Devo* dans (Laubichler et Maienschein 2017).

¹⁷ Afin de dresser ce profil général de la biologie évolutive développementale je m'inspire de quelques manuels de biologie (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005) (Wolpert et all. 2017), d'articles écrits par des philosophes de la biologie tels que Manfred Laubichler, biologiste et philosophe de la biologie, Jane Maienschein, philosophe et historienne de la biologie (Laubichler et Maienschein 2017), de Brian Hall, biologiste et philosophe de la biologie

étudiant le développement des organismes (ontogenèse).¹⁸ En effet, l'évolution de la forme animale est conçue comme un changement dans l'ontogenèse.¹⁹ Pour que la forme adulte de l'animal change, il doit y avoir un changement dans son développement. En Évo-Dévo, on cherche à comprendre comment ce changement apparaît. Même si la biologie évolutive développementale peut être considérée comme une discipline d'un caractère plutôt hétérogène car elle n'a pas un agenda de recherche et une méthodologie qui lui soient propres,²⁰ certains soutiennent que le sujet d'étude du Évo-Dévo serait l'évolvabilité²¹, c'est-à-dire la capacité des organismes à produire des variations (changements légers du phénotype), tandis que d'autres conçoivent le Évo-Dévo comme l'étude des altérations des mécanismes du développement embryonnaire.²² Néanmoins, la biologie évolutive développementale tente de manière générale, à comprendre comment le changement de la forme, observé au niveau de la phylogenèse, est relié à un changement dans l'ontogenèse de l'organisme et comment ces changements ont lieu.

On peut également penser que le Évo-Dévo a comme but d'ouvrir la *boîte noire* du développement, qui relie le génotype, c'est-à-dire le patrimoine génétique d'un individu, et le

(Hall 2003a)(Hall2003b)(Hall 2012), Ingo Brigandt, philosophe de la biologie (Brigandt 2015) de l'ouvrage de Carroll étudié dans le deuxième chapitre (Carroll 2005b) ainsi que d'un de ses articles (Carroll 2005a). Cette compréhension de la biologie évolutionnaire développementale semble être largement rependue dans la littérature, tel qu'il sera illustré au long de cette section. Elle correspond également à la compréhension de l'évolution de la forme qu'offre Sean B. Carroll qui sera exposée dans le deuxième chapitre.

¹⁸ (Laubichler et Maienschein 2017)

¹⁹ Pour certains, la nouveauté évolutive est le sujet central du Evo-Devo qui nous permet de relier développement et évolution. C'est lorsque nous tentons d'expliquer la nouveauté évolutive que nous avons de la difficulté à concilier la biologie développementale avec la biologie évolutive (Laubichler et Maienschein2017) (Brigandt 2015) (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005) Dans ce mémoire, nous n'allons pas nous intéresser à la définition du concept de nouveauté évolutive sur lequel on peut trouver une abondance de littérature. Lorsque je parle de nouveauté, j'entends qu'il y a eu un changement dans la forme de l'animal. Dans ce mémoire nous n'allons-nous intéresser qu'aux différentes explications du changement de la forme. Pour une analyse du concept de nouveauté, vous pouvez consulter (Racovsky 2018).

²⁰ (Laubichler 2007, p. 13) (Laubichler et Maienschein 2017)

²¹ (Brigandt 2015)

²² (Hall 2003a, p. 184)

phénotype, l'ensemble des caractères individuels correspondant à une réalisation du génotype.²³²⁴ Dans ce cas, on cherche à comprendre comment, à travers le développement, un caractère arrive à se former partant de l'information qui est contenue dans le génome jusqu'à la forme adulte du caractère. En d'autres mots, on cherche à identifier les gènes, les mécanismes et les principes de développement qui sont à l'œuvre dans le déroulement développemental. Suivant une logique de *démontage* et d'*assemblage*, on tente de « démonter » le développement afin de comprendre les parties qui y sont impliquées et de « réassembler » ces parties afin de comprendre comment le corps est produit.²⁵²⁶ Ces gènes, mécanismes et principes seraient communes à toutes les espèces. Lorsqu'un nouveau gène est découvert chez une espèce on tente de vérifier si des gènes de la même famille sont présents chez d'autres espèces.²⁷ Par exemple, le gène Pax-6 est responsable du développement de l'œil chez la plupart des espèces animales, de la mouche à fruit jusqu'aux êtres humains.²⁸ Ce gène nous permettrait alors de tracer des liens entre différentes espèces et de comparer le développement de l'œil sous une base commune. Pax-6 est un gène homologue à de nombreuses espèces. Il en va de même pour les autres gènes du développement qui semblent être présents chez la plupart des espèces animales. On peut alors comparer les développements chez des espèces différentes et comprendre ce qui est commun et ce qui est différent selon l'espèce. On pourrait ainsi dire qu'en biologie développementale on superpose le développement de différentes espèces animales et l'on cherche à retenir ce qui est commun, pareil, ce qui se ressemble.

Les résultats de ces recherches sont alors très pertinents afin de comprendre l'évolution. L'Évo-Dévo considère que ces bases communes du développement existent car les différentes

²³ (Hall 2003b)(Hall 2012)

²⁴ Cette conception du développement comme « boîte noire » est propre à la perspective mécaniste, laquelle sera exposée dans le deuxième chapitre.

²⁵ En effet, on cherche à comprendre l'architecture des organismes et les mécanismes développementaux qui les forment et qui ont été assemblés par l'évolution (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005).

²⁶ (Carroll 2005b)

²⁷ (Wolpert et al. 2017)

²⁸ (Wolpert et al. 2017) (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005) (Carroll 2005)

espèces proviennent du même ancêtre commun.²⁹ La similitude des gènes et des mécanismes du développement serait le résultat de l'évolution.³⁰ En effet, on considère que le phénotype, le corps ou une partie du corps de l'organisme, se forme à partir d'instructions génétiques qu'on retrouve dans le génome.³¹ Le génome contiendrait en lui un programme d'instructions générateur, c'est-à-dire un programme qui nous instruit comment fabriquer un objet, qui commande le comportement des cellules dans la construction du corps.³² Ces instructions pourraient être comparées à des instructions de construction d'un origami, l'origami représentant le corps de l'organisme. Les instructions sont un mode d'emploi qui nous renseigne et nous guide afin de plier la feuille de papier de façon à obtenir la forme de l'origami souhaitée. Ce serait de la même manière que le programme d'instructions générateur guide les cellules, le corps dans la formation de ses parties et du tout.³³ Or, des modifications dans ces instructions affectent le développement du corps. Au cours de l'évolution, ces instructions ont subi d'innombrables modifications. La biologie évolutive développementale tente de retracer l'histoire de ces modifications convergeant vers un ancêtre commun. En effet, on suppose que les nombreuses espèces qui ont existé sur la Terre et qui existent encore aujourd'hui se seraient séparés en de multiples branches partant d'un ancêtre primitif nommé *Urbilateria*.³⁴ Si plusieurs espèces ont des gènes en commun c'est parce qu'elles partagent des ancêtres communs. Ainsi, lorsqu'on reconstruit l'histoire de l'évolution, on obtient une forme d'arbre. Chaque nouvelle branche garde en elle l'héritage de la branche de laquelle elle est issue.³⁵

Dans le même ordre d'idées, en Évo-Dévo on utilise une « logique déductive ».³⁶ Cela signifie qu'on utilise l'information génétique des organismes actuels afin de faire des

²⁹ (Wolpert et al. 2017) (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)

³⁰ (Wolpert et al. 2017, p. 33)

³¹ (Wolpert et al. 2017) (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)

³² (Wolpert et al. 2017)

³³ (Wolpert et al. 2017, p. 31)

³⁴ (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)(Carroll 2005)

³⁵ (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)

³⁶ (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005, pp. 104-105)

extrapolations sur le passé.³⁷ Par exemple, si l'on suppose que l'espèce fictive A possède les gènes fictifs x, y, z et que l'espèce fictive B possède les gènes fictifs t, y, z, le fait que les deux espèces aient en commun les gènes y et z nous permettent de déduire que l'espèce A et l'espèce B ont un ancêtre en commun, qui possédait ces gènes. Ainsi, on peut postuler que l'espèce C possédant les gènes y et z est l'ancêtre commun des espèces A et B. Quelque chose se serait produit, comme un changement environnemental, qui a contribué à la séparation en espèces A et B de l'espèce C. Les espèces A et B auraient des phénotypes différents car elles ont un bagage génétique différent. L'espèce A possède le gène y, tandis que l'espèce B ne le possède pas, mais possède le gène t.³⁸ C'est suivant cette logique qu'on peut affirmer que les organismes actuels sont comme des « fossiles vivants » de leurs ancêtres.³⁹ Ils conservent en eux l'héritage génétique de leur évolution. En mettant côte à côte les programmes génétiques des espèces actuelles on obtient une base à partir de laquelle on peut déduire le passé.

Or, à chaque modification de ce programme génétique correspond des changements dans le développement de l'organisme. Tel que mentionné plus haut, le changement de la forme adulte est accompagné par des changements au niveau de l'ontogenèse, c'est-à-dire des changements qui apparaissent pendant le développement de l'organisme jusqu'à sa forme adulte. Une nouvelle forme adulte (comme dans le cas d'une nouvelle espèce) implique une ontogenèse différente, qui implique un programme génétique générateur différent. Le changement dans le programme génétique produit des changements au niveau des mécanismes développementaux qu'il dirige.⁴⁰ Dans cette perspective mécaniste de l'évolution de la forme, privilégiée au sein du Évo-Dévo⁴¹, ces changements apparaissent comme le résultat de la sélection naturelle agissant sur des petites variations produites par les organismes, qui s'avèrent avantageuses dans les nouvelles conditions environnementales.⁴² S'il y a une perturbation de

³⁷ (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)

³⁸ Cet exemple est une simplification grossière servant à comprendre de façon générale comment fonctionne la « logique déductive » en Évo-Dévo.

³⁹ (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)

⁴⁰ (Wolpert et al. 2017)

⁴¹ (Brigandt 2015) (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)(Wolpert et al. 2017)(Hall 2003b)

⁴² (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005) (Carroll 2005b)(Carroll 2005a)

l'environnement, une sélection des ontogénèses se produit. Les formes adultes les mieux adaptées à leur environnement, c.à.d. les formes qui survivent dans les nouvelles conditions environnementales, qui impliquent un nouveau programme génétique générateur seront sélectionnées. L'histoire de ces changements génétiques représente la trace de l'évolution. Ainsi, le génome d'une espèce contient l'histoire de son évolution, qui devient intelligible lorsqu'on compare le génome de cette espèce aux génomes des autres espèces. En Évo-Dévo on cherche à comprendre l'histoire de l'évolution d'une espèce par les changements dans l'ontogénèse, on cherche à expliquer le changement de la forme animale qui a eu lieu d'innombrables fois durant l'évolution. On cherche à expliquer la phylogénèse par l'ontogénèse.

3. L'ontogénèse

3.1. Historique

Si l'on tente de retracer l'origine des questionnements sur la forme animale, on peut remonter jusqu'à Aristote, qui fût également le père de la philosophie de la biologie, que ce dernier appelait plutôt philosophie de la nature, le terme « biologie » n'étant apparu qu'à la fin du 18^e siècle.⁴³ Aristote s'intéressa à cette question en distinguant la relation entre la forme et la matière dans le monde naturel, chez les organismes, et dans le monde artificiel des artefacts. En effet, dans le premier cas, la forme et la matière seraient interreliées, tandis que dans le deuxième cas la forme est imposée de l'extérieur à une matière, comme lorsqu'on impose la forme de table de chevet au bois par exemple. Dans le cas des organismes, qui nous intéresse davantage ici, la forme serait identique au processus de formation du corps de l'organisme dans son passage vers une différenciation se réalisant par le métabolisme, la croissance et la reproduction. Dans leur ouvrage *The philosophy of biology*, Marjorie Grene et David Depew écrivent:

« The form of an organism is identical with its end-oriented process and pattern of formation, its movement from its potentiality of undifferentiated, generic matter to its actualization as a functionally differentiated, or ensouled, substance,

⁴³ (Grene, Depew 2004)

which retains its substantial identity by processing matter through itself by way of metabolism, growth and reproduction. »⁴⁴

D'autres philosophes se sont également intéressés à la question du développement avant Aristote, mais ce-dernier fût celui qui accorda une importance particulière à la formation des différentes parties de l'embryon et il proposa de l'interpréter à l'aide d'un processus qu'il nomma « épigénèse ». Ce processus serait téléologique, orienté vers un but. Les théories épigénétiques sont souvent opposées ou en conflit avec les théories préformationnistes car elles soutiennent des postulats contradictoires.⁴⁵ Le préformationnisme postule la préexistence de la forme adulte d'un organisme avant son développement. Par exemple, dans ce courant de pensée qui connût une renaissance au 17^e siècle, certaines théories postulaient qu'un homme miniature (*homoncule*) était recroquevillé dans la tête de chaque spermatozoïde.⁴⁶ Or, contrairement au préformationnisme, l'épigénèse postule que la forme adulte n'existe pas dès le départ, mais que des nouvelles structures apparaissent progressivement pendant le développement.

La biologie évolutive développementale sera née de la fusion entre l'embryogenèse et la génétique.⁴⁷ Des découvertes scientifiques ont contribué au développement de cette nouvelle discipline. Des études sur le développement de l'embryon ont mené à des découvertes nous indiquant son fonctionnement. À la fin des années 1880, Wilhelm Roux⁴⁸ fût la découverte de la destinée des cellules qui se précise à chaque division cellulaire. Elles seraient programmées à prendre certaines formes spécifiques. D'autres part, Hans Driesch, en répétant l'expérience de

⁴⁴ (Greene et Depew 2004, p. 31)

⁴⁵ (Maienschein 2005)

⁴⁶ (Wolpert et al. 2017, p.3)(Maienschein 2005)

⁴⁷ (Wolpert et al. 2017, pp.8-9)

⁴⁸ En fait Wilhelm Roux tentait de vérifier l'hypothèse de Weismann selon laquelle le noyau du zygote contenait des facteurs déterminant du développement futur de l'embryon (Wolpert et al. 2017) D'ailleurs, Weismann était un préformationniste (Maienschein 2005). Il est également connu pour avoir postulé la séparation de la lignée germinale et le soma. Pour Nicholson, historien et philosophe de la biologie, cette perspective du développement serait à l'origine de l'éclipse de l'organisme de la théorie biologique et aurait contribué à la naissance d'une perspective du développement centré sur le programme génétique, qui déterminerait directement la fonction et la structure biologique (Nicholson 2014).

Roux, découvre la régulation, c.à.d. la capacité d'un embryon à atteindre sa forme, même si le développement est perturbé.⁴⁹ Roux avait piqué la moitié d'un embryon de grenouille au stade du développement où ce-dernier n'est formé que de deux cellules. Le résultat a été l'arrêt du développement de la moitié de l'embryon piquée alors que l'autre moitié a continué son développement prenant la forme d'un demi-embryon. Les cellules qui n'ont pas été affectées par la piqûre sont devenues ce qu'elles étaient sensées devenir malgré l'intervention. Driesch a tenté de réaliser la même expérience sur un embryon d'oursin, mais au lieu de piquer l'embryon il a séparé les deux cellules. L'une des cellules est morte tandis que l'autre s'est développée en un oursin normal mais de taille réduite. On voit dans cette dernière expérience la capacité de l'embryon à poursuivre le développement normal même avec l'ablation d'une partie importante. De plus, en 1924, Hans Spemann et son assistante Hilde Mangold découvrent l'organisateur Spemann-Mangold, une région responsable du contrôle du développement de l'embryon ou d'une partie de l'embryon.⁵⁰ Cette région commande aux cellules environnantes de prendre une forme spécifique. Finalement, la découverte de l'ADN fût un point marquant dans l'histoire de la biologie développementale car cela a permis aux biologistes de mieux comprendre le rôle des gènes dans le développement.

3.2. La biologie développementale

Le but de la biologie développementale consiste à comprendre comment un organisme passe d'une seule cellule, à sa conception, à la forme adulte. En effet, la question essentielle de la biologie développementale pourrait être celle-ci :

« Comment une cellule unique, le zygote, donne-t-elle naissance à un organisme pluricellulaire dans lequel un grand nombre de types cellulaires s'organisent en tissus et organes pour former un corps tridimensionnel? »⁵¹.

Tel que mentionné plus haut (section 1), en biologie développementale évolutive, on considère que les instructions de la formation d'un organisme d'une espèce particulière se

⁴⁹ (Wolpert et all. 2017)(Maienschein 2005)

⁵⁰ (Wolpert et all. 2017)

⁵¹ (Wolpert et all. 2017, p. 1)

retrouvent dans le génome, qui est transmis par les cellules germinales. Le génome contient également les gènes qui sont responsables du développement. Il est pertinent de mentionner que ce ne sont pas tous les gènes qui sont responsables du développement, mais uniquement des gènes spécifiques, d'autres gènes ayant d'autres fonctions. L'expression des gènes est très strictement régulée par des régions régulatrices qui sont organisées en modules.⁵² Ainsi, les gènes contrôlent le développement de manière très stricte commandant l'emplacement et le moment de l'expression génétique qui se fait en une cascade d'évènements hiérarchiquement coordonnés (voir section 2.4. Les Cartographies du destin). La biologie développementale cherche à comprendre comment ces évènements se produisent, quels sont les mécanismes qui sous-tendent l'expression génétique, on cherche à comprendre comment un organisme est construit. Bref, la biologie développementale s'intéresse à la manière dont les cellules arrivent à former des structures aussi complexes que des yeux ou des membres.

3.3. Le processus du développement

Le développement du corps d'un organisme est réalisé par l'entremise de différents processus qui s'intercalent.⁵³ D'abord, le développement semble se diriger, par de nombreuses divisions, du non-différencié vers le différencié, le spécifique. En effet, il y a d'abord la formation des champs primaires (*primary fields*) avant que les axes de symétrie soient développés, ensuite des champs secondaires (*secuandary fields*) unités discrètes du développement qui apparaissent à la suite de la définition des axes et qui donneront naissance à des appendices ou des organes. Au niveau des champs secondaires, les cellules se différencient encore par champs. Les cellules de chaque unité se forment de manière indépendante par rapport aux autres unités. Ces unités peuvent être encore divisées en champs tertiaires (*tertiary fields*) qui se délimitent par les bornes développementales. Un exemple de champs tertiaire sont les *compartiments*, qui contiennent des populations de cellules qui ont une restriction de lignée, les cellules d'un compartiment ne se mélangent pas avec les cellules d'un autre compartiment. Ainsi, le développement se dirige vers la spécialisation des parties se divisant de plus en plus en

⁵² Les modules sont des divisions formant des unités qui peuvent fonctionner de manière quasi-indépendante des autres.

⁵³ (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)

des sections à l'intérieur desquelles les cellules se reproduisent indépendamment des autres sections selon leur spécialité.

Le développement implique quatre processus qui sont l'émergence d'un patron de développement, la morphogenèse, la différenciation cellulaire et la croissance.⁵⁴ Ces processus révèlent la symétrie et la coordination du développement, qu'on pourrait croire « parfaite ». Le premier processus consiste à déterminer les axes selon lesquels l'organisme se développera. Il existe l'axe antéro-postérieur (tête-queue), l'axe dorso-ventral (haut-bas, ou pour l'humain animal bipède cela se traduit par devant-derrrière), l'axe proche loin (du corps) et l'axe de symétrie bilatérale (gauche-droite), lorsque nous étudions les bilatériens. Le corps ainsi que ses différents organes se développent et croissent selon ces axes. Cette organisation se déploie également à l'intérieur de l'organisme. Par exemple, le cœur humain est placé toujours à gauche. Le développement selon les axes de symétrie assure que les différentes parties du corps, comme les membres, les organes etc., se trouvent toujours au même endroit chez tous les individus d'une même espèce. La morphogenèse quant à elle, deuxième processus développemental, correspond à la modification de la forme des parties au sein de l'embryon. Ce processus est interdépendant de la différenciation cellulaire, processus par lequel les cellules deviennent fonctionnellement et structurellement différentes. D'ailleurs, tous ce processus sont toujours dépendants du patron. Dans le cas des bras et des jambes par exemple, la différenciation cellulaire est la même, mais c'est en vertu du patron que la structure finale de ces parties est différente.

Dans le même ordre d'idées, la modularité est une question cruciale en biologie du développement.⁵⁵ Durant le développement, les parties se divisent et se sous-divisent en d'autres parties qui se développent à leur tour de manière quasi-indépendante des autres parties. La modularité est présente à plusieurs niveaux dont le niveau génétique, au sein des régions régulatrices ou *cis*-régulatrices.⁵⁶ Ces régions contrôlent le moment et l'endroit de l'expression génétique. C'est en raison de l'organisation en modules des régions régulatrices que les

⁵⁴ (Wolpert et all. 2017)

⁵⁵ (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005) (Wolpert et all. 2017) (Carroll 2005b)

⁵⁶ (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005)

différentes parties du corps peuvent se développer de manière quasi-indépendante des autres. Cette organisation permet un contrôle très strict du développement. C'est ce qui permet l'harmonisation des cascades d'évènements qui arrivent ultimement à former le corps adulte. Un gène peut avoir plusieurs modules de régions régulatrices, plusieurs gènes ne peuvent en avoir qu'un ou des gènes peuvent partager qu'une partie d'un module. L'expression génétique est ainsi très délimitée et restreinte par le pouvoir d'action des régions régulatrices qui sont organisées en modules. La biologie développementale cherche à comprendre et à expliquer cette complexité et pluralité des processus qui sont à l'œuvre dans le développement, du zygote jusqu'à la formation du corps adulte.

3.3.1. Les cartographies du destin

Les cartographies du destin (*fate maps*) sont un outil crucial en biologie développementale qui permet de tracer la progression du développement des parties dans l'embryon.⁵⁷ Il est pertinent d'en parler dans cette section car elles illustrent bien l'étude actuelle du développement et contiennent la tension entre le cadre conceptuel mécaniste et la téléologie mentionnée plus tôt et dont il sera question dans les sections suivantes. Les cartographies du destin sont en fait une tentative d'identifier l'origine des structures adultes et de les étiqueter dans un embryon précoce à l'aide de teinture afin de suivre leur développement.⁵⁸ Il s'agit d'une superposition du destin éventuel de l'expression génétique sur une représentation de l'embryon précoce. Afin de repérer les évènements qui se produisent pendant le développement de la structure étudiée, on utilise des coordonnées équivalentes à celles du globe terrestre. En fait, on divise l'embryon comme un globe terrestre, en y identifiant deux pôles, un pôle animal et un pôle végétal, une séparation médiane équivalente à l'équateur ainsi que des lignes orthogonales semblables aux lignes de longitude et de latitude. Les cartographies du destin servent à illustrer le devenir de groupes de cellules. Elles illustrent la « dynamique » du développement.

Cet outil de la biologie développementale implique la tension entre le mécanisme et la téléologie car tout en se situant dans un cadre conceptuel mécaniste, les cartographies du destin

⁵⁷ (Carroll, Grenier et Weatherbee 2005) (Wolpert et all. 2017)(Gilbert 2007)

⁵⁸ (Gilbert 2007)

impliquent la téléologie au sens aristotélicien de manière implicite.⁵⁹ En effet, tel que le souligne Ariew, philosophe des sciences et de la biologie dont les écrits seront discutés davantage dans le troisième chapitre, le développement d'un organisme est pour Aristote une activité dirigée vers un but au même titre que la réalisation d'un artefact.⁶⁰ Durant ce processus, différentes étapes développementales qui se produisent par séquence mènent à un état final. C'est ce que les cartographies du destin tentent d'étudier. Cette nature téléologique du développement est confirmée lorsque l'une des étapes développementales n'a pas lieu. Dans ce genre de cas, l'état final est modifié et l'on assiste alors à la production de monstres. Le développement est ainsi dépendant du bon déroulement des étapes développementales qui mènent à la réalisation de l'état final. De plus, on parle de cartographies du *destin* car le développement d'un embryon est infaillible.⁶¹ Les processus décrits plus haut peuvent se réaliser par des multiples voies. En effet, l'embryon possède la capacité de poursuivre son développement malgré certaines perturbations qui peuvent survenir, comme des perturbations internes telles que les perturbations génétiques ou les perturbations externes, telles que le changement de l'environnement. Cette capacité se traduit par la *redondance*, c'est-à-dire l'existence de différents gènes ou voies biologiques qui peuvent se substituer les uns aux autres au cours du développement.⁶² Grâce à cette capacité de réaliser les processus développementaux par des moyens différents, l'embryon peut continuer son développement malgré les perturbations. Les cartographies du destin nous permettent de tracer ces voies.

4. La phylogénèse

4.1. Historique

La phylogénèse pourrait se définir comme l'histoire évolutive d'un groupe taxonomique.⁶³ À la distinction de la biologie évolutive développementale, où l'on étudie les organismes sur

⁵⁹ La téléologie aristotélicienne sera discutée plus en détail dans le troisième chapitre.

⁶⁰ (Ariew 2002, p. 16-17)

⁶¹ (Wolpert et al. 2017, p. 32)

⁶² (Wolpert et al. 2017, p. 32)

⁶³ (Gittleman 2016)

une seule génération, la phylogenèse étudie les organismes sur plusieurs générations. L'outil qui nous permet de construire l'histoire évolutive d'une espèce est l'arbre phylogénétique qui représente le phylum de l'espèce étudiée partant de l'ancêtre le plus éloignée et illustrant à chaque fois les espèces qui ont divergé du chemin qu'a suivi l'espèce étudiée. Ce genre d'arbre phylogénétique⁶⁴ est utilisé en taxonomie systématique (ou cladistique)⁶⁵, un genre de classification qui se base sur les caractères homologues des espèces, c'est-à-dire sur les caractères qui sont similaires chez différentes espèces en raison de leur descendance d'un ancêtre commun.⁶⁶ L'homologie est à distinguer de l'analogie, là où les caractères sont similaires sans descendre d'un même ancêtre commun, s'agissant alors d'une similitude superficielle.⁶⁷ Le type de phylogenèse qui nous intéresse dans ce mémoire implique uniquement l'utilisation des caractères dérivés qui infèrent la monophylie. Il s'agit de l'étude de l'histoire d'une espèce en particulier. Par exemple, la phylogenèse de l'être humain nous renvoie ainsi à un primate très primitif, en passant par l'Australopithèque, l'*Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*. C'est en étudiant l'histoire de l'espèce humaine également que nous pouvons affirmer que les orangs-outans, les gorilles, les chimpanzés et les bonobos ont un ancêtre en commun avec l'être humain. Tous ces primates appartiendraient à la même famille des *Hominidae*.⁶⁸ C'est l'étude des caractères homologues qui nous permet d'affirmer cela.

4.2. La biologie évolutive

La biologie évolutive s'intéresse à l'origine et au maintien de la diversité biologique et représente une enquête portant sur les processus évolutifs, c'est-à-dire les processus menant à l'origine de nouvelles espèces.⁶⁹ Elle est une science relativement récente qui est toujours en

⁶⁴ Il s'agit de construire l'arbre de la vie. Cet arbre s'appelle une phylogenèse (Ayala 2019)

⁶⁵ En ce sens, la cladistique se distingue de la phénétique, où l'on classe les animaux selon leurs similitudes indépendamment de l'histoire évolutive de ceux-ci (Gittleman 2016).

⁶⁶ (Gittleman 2016)

⁶⁷ (Ayala 2019) (Hall 2003a)

⁶⁸ (Tikkanen 2014)

⁶⁹ (Smocovitis 2016, p. 32)

constante évolution elle-même. C'est en 1946 dans l'état de Missouri, États-Unis, que fût créée la Société des études sur l'évolution (*Society for the study of evolution*), qui a lancé le premier journal international portant sur l'étude de l'évolution, intitulé *Evolution*.⁷⁰ À cette époque, notre compréhension de l'évolution se basait sur le concept de la sélection naturelle qu'on retrouve chez Darwin et la biologie mendélienne. Ces deux éléments ont été combinés par Dobzhansky dans son ouvrage *Genetics and the Origin of Species (1937)* qui visait l'intégration de la génétique mendélienne (des populations) au sein de la théorie darwinienne.⁷¹ Or, en raison de l'attention centrée sur la « sélection naturelle », la théorie de l'évolution a laissé dans l'ombre de nombreuses disciplines comme l'embryologie, la biologie développementale ou la paléontologie. Ainsi, ce n'est que depuis les années 1990 que l'on a introduit le rôle du développement dans l'étude de l'évolution et que la biologie évolutive développementale a pu prendre essor.⁷²

La biologie évolutive cherche ainsi à comprendre comment la vie a évolué sur la Terre et reconstruire son histoire. Comme science, elle se distingue par sa particularité. Elle sort du cadre habituel de la science, mais apporte néanmoins un pouvoir explicatif considérable.⁷³ Tandis qu'en science on tente habituellement de rechercher les mécanismes proximaux afin de comprendre le phénomène étudié déterminant des modèles (physico-chimiques) formalisés mathématiquement qui cherchent à prédire la réalité observée, en biologie évolutive on cherche plutôt à comprendre « pourquoi » les choses sont comme elles sont.⁷⁴ Ainsi, la science se situe généralement dans la sphère du « comment » alors que la biologie évolutive inclut également la sphère du « pourquoi ». ⁷⁵Par exemple, en biologie évolutive, on peut se demander « pourquoi l'ours polaire est-il blanc ? » ou « pourquoi l'éléphant a-t-il des défenses ? ». Les mécanismes proximaux qui rendent compte de cette observation sont très importants et ils font partie de

⁷⁰ (Smocovitis 2016, p. 35-36)

⁷¹ (Smocovits 2016, p. 35)

⁷² (Smocovitis 2016)

⁷³ (Lefèvre, Thomas, Raymond 2010, p. xix)

⁷⁴ (Lefèvre, Thomas, Raymond 2010, p. xix)

⁷⁵ (Lefèvre, Thomas, Raymond 2010, p. xix)

l'explication. Néanmoins, ils ne répondraient à la question « pourquoi ». Les explications en biologie évolutive se détachent du cadre physico-chimique et inclut d'autres aspects du phénomène tels que les flux migratoires ou la chasse.

4.3. L'homologie⁷⁶

Dans cette section je définis de manière générale l'homologie car je juge cela nécessaire à la compréhension du débat central de ce mémoire. L'homologie est nécessaire afin de comprendre le phénomène de l'évolution de la forme car c'est par une comparaison de l'évolution des caractères homologues que nous pouvons tracer l'évolution des espèces. Le concept de l'« homologie » est un concept central en théorie de l'évolution qui a une très longue histoire.⁷⁷ En effet, le terme aurait été défini pour la première fois par Richard Owen en 1843. Selon ce dernier, un organe homologue⁷⁸ est le même organe chez des animaux différents sous toute variation de forme et de fonction.⁷⁹ L'homologie est à distinguer de l'*analogie*, se définissant comme une partie ou un organe chez un animal ayant la même fonction qu'une autre partie ou organe chez un animal différent.⁸⁰ Ainsi, lorsqu'on parle d'homologie on fait référence à un même organe chez des animaux différents peu importe sa forme ou sa fonction. On identifie cet organe par sa position dans le corps de l'organisme. Dans le cas de l'analogie, on parle d'une partie ou organe chez un organisme qui a la même fonction qu'une autre partie chez un organisme d'une espèce différente du premier. Le critère fondamental qui nous permettait et

⁷⁶ Pour une analyse détaillée de l'histoire de l'homologie et de la morphologie, l'étude de l'histoire de la forme animale, vous pouvez consulter l'ouvrage de Stéphane Schmitt *Histoire d'une question anatomique : la répétition des parties* (Schmitt 2004).

⁷⁷ (Hall 2003a) (Schmitt 2004) (Amundson 2005, p. 238-244) (Brigandt et Griffiths 2007) (Brigandt 2011)

⁷⁸ Lorsqu'on parle d'homologie on fait généralement référence à des parties de l'anatomie qui seraient homologues. Depuis le 20^e siècle, on peut également parler d'homologie au niveau des gènes ou des protéines (Brigandt et Griffiths 2007). L'exemple du gène Pax 6, cité dans la section 2. Projet de la biologie évolutive développementale en est une illustration.

⁷⁹ « same organ in different animals under every variation of form and function. » (Hall 2003a)

⁸⁰ « a part or organ in one animal which has the same function as another part or organ in a different animal. » (Hall 2003a)

nous permet encore aujourd'hui de distinguer entre l'homologie et l'analogie (homéoplasie⁸¹) est la descendance d'un même ancêtre commun des espèces qui détiennent le trait étudié.⁸² L'homologie peut également se définir comme l'apparition continue d'un même trait chez deux organismes qui descendent d'un même ancêtre commun possédant le trait en question. En effet, l'homologie peut se confondre avec la *synapomorphie*, terme désignant un trait dérivé (d'un trait appartenant à un ancêtre commun) partagé.⁸³

C'est en taxonomie que l'on effectue une classification de tous ces traits révélant l'histoire évolutive des espèces.⁸⁴ En effet, la taxonomie est une science de classification qui nous permet de développer une nomenclature commune reconnue intentionnellement dans le monde académique et qui permet la communication entre différents chercheurs.⁸⁵ Ainsi, les plantes et les animaux ont des noms spécifiques, ce qui nous permet de nous assurer que nous parlons de la même espèce de plante ou d'animaux. La taxonomie a été fondé originairement par Aristote et servait à classer les animaux selon leur essence, c'est-à-dire en vertu des caractères profonds par opposition à des caractères superficiels. En effet, la classification comporte plusieurs niveaux, allant du général au spécifique (monde vivant, domaine, règne, embranchement, classe, ordre, famille, genre, espèce). L'être humain et le cheval sont les deux des mammifères, c'est-à-dire qu'à un niveau général, il se situent sur le même palier, mais ne sont pas du même ordre

⁸¹ Terme actuel de l'*analogie* de Owen.

⁸² (Hall 2003a)

⁸³ Selon Brigandt et Griffiths, en Evo-Evo on assiste à la naissance d'une nouvelle manière d'étudier l'homologie. En étudiant la répétition des parties chez les animaux, on tente de comprendre les mécanismes développementaux qui sont à l'œuvre dans le développement de ces parties (Brigandt et Griffiths 2007). Tel qu'on l'a vu dans la section 3.3. Les processus du développement et qu'on le verra dans le chapitre suivant, la modularité est une notion très importante en biologie évolutive développementale. On s'intéresse à la manière dont différentes parties du corps évoluent de manière quasi-indépendante. D'ailleurs, pour Brigandt, l'homologie sera l'unité de l'évolvabilité. Ainsi, la biologie évolutive développementale chercherait à comprendre comment un caractère peut rester le même en même temps que changer pendant l'évolution. La modularité est ce qui permet aux parties de changer sans affecter les autres (Brigandt 2011). Selon Brigandt, ce serait sur la base de l'homologie qu'on peut établir le lien entre développement et phylogénie (Brigandt 2007).

⁸⁴ (Cain 2018)

⁸⁵ (Cain 2018)

ou de la même famille. Plus on recherche les différences spécifiques, plus on voit les distinctions entre les différents animaux et plantes. À son origine, la taxonomie servait seulement à classifier les animaux, mais à la suite de la théorie de l'évolution au 19^e siècle, on a réalisé que les affinités prises en compte dans la classification s'expliquaient par une relation de descendance évolutive.⁸⁶ Ainsi, la taxonomie révèle l'arbre phylogénétique des espèces. Ce qui commun ou différent dans les structures des différentes espèces animales dépend de leur histoire évolutive. Les structures profondes qui sont partagées par les animaux et les plantes s'expliquent par leur descendance d'un ancêtre commun.

5. L'ontogenèse et la phylogenèse

5.1. Historique

La correspondance qu'établit la biologie évolutive développementale entre le développement des organismes (ontogenèse) et l'histoire des espèces (phylogenèse) n'est pas une idée nouvelle.⁸⁷ Depuis le 19^e siècle, des biologistes ont tenté de trouver dans l'ontogenèse une porte vers la connaissance de l'histoire évolutive des espèces. On peut penser à Ernst Haeckel, surnommé également « apôtre de Darwin » en Allemagne ou le « Darwin allemand »⁸⁸, qui connaissait personnellement Darwin et qui a contribué grandement à la popularisation de la théorie de l'évolution en Europe continentale. Haeckel aurait eu beaucoup d'influence sur la manière de comprendre l'évolution dans la postérité.⁸⁹ D'autre part, il est pertinent pour ce mémoire de mentionner les débats du 18^e siècle, antérieurs à la théorie de l'évolution, au sein des différentes conceptions de la physiologie. En effet, il existait de nombreux débats en Europe sur le rôle de la téléologie quant à l'explication des phénomènes physiologiques.⁹⁰ Peut-on comprendre les êtres vivants dans un cadre théorique mécaniste propre aux sciences physiques

⁸⁶ (Cain 2018)

⁸⁷ (Laubichler et Maienschein 2007) (Gould 1977) (Hall 2003b) (Hall 2012) (Amundson 2005) (Laubichler 2007) (Schmitt 2004)

⁸⁸ (Kutschera, Levit et Hossfeld 2019)

⁸⁹ (Richards 2009) (Gould 1977)

⁹⁰ (Duchesneau 1982)

et chimiques ou a-t-on besoin de concepts propres au monde biologique? Dans cette section, je vais m'arrêter sur ces deux questions, le parallèle entre l'ontogenèse et la phylogenèse et les débats épistémologiques autour d'une bonne compréhension de la physiologie, car ce sont des pistes importantes qui nous permettront de mieux comprendre et de situer le sujet de ce mémoire.

5.2. La morphologie évolutive

Les questions et difficultés actuelles de la biologie évolutive développementales nous ramènent à l'étude l'évolution au 19^e siècle. Depuis l'émergence de la biologie évolutive développementale dans les années 1990, on assisterait à un retour au but explicatif de la morphologie évolutive.⁹¹ En effet, la morphologie évolutive est une science qui cultiva un intérêt pour l'histoire évolutive des espèces en Europe peu après la parution de l'*Origine des espèces* (1859) de Charles Darwin. Cette science visait alors à expliquer la forme⁹², l'évolution de la forme animale, incluant des études de la phylogenèse. C'était son but explicatif. La morphologie évolutive peut ainsi être considérée comme la première biologie évolutive. Il exista plusieurs cohortes de morphologistes, chacune avec leurs particularités théoriques.⁹³ Ernst Haeckel fait partie de la quatrième cohorte de la morphologie évolutive qui se caractérise par un rejet du recours à des forces immatérielles, avec lequel est expulsée du même coup la téléologie.⁹⁴ Les plaques auraient tourné au 20^e siècle en ce qui regarde l'étude de l'évolution. Il s'est effectué alors un retournement vers l'étude la génétique qui a pris de plus en plus d'importance.⁹⁵ Aux yeux du généticien très influent Theodosius Dobzhansky, la phylogenèse n'avait pas de pouvoir explicatif, il ne s'agissait que d'une étude historique de l'évolution des espèces.⁹⁶ Pour lui, la

⁹¹ (Amundson 2005)

⁹² (Amundson 2005)

⁹³ Dans le cadre de ce mémoire, je cherche à soulever l'importance de cette période de l'histoire afin de « mettre la table » aux questions soulevées dans les chapitres suivants. Ainsi, je ne procèderais pas à une analyse détaillée des particularités théoriques des différentes cohortes de la morphologie évolutive. Pour une telle analyse, veuillez voir Nyhart *Biology takes form*.

⁹⁴ (Nyhart 1995)

⁹⁵ (Amundson 2005)

⁹⁶ (Amundson 2005, p. 118)

phylogénèse n'aidait qu'à déterminer la trame historique de l'évolution des espèces, mais elle serait stérile quant à la compréhension et l'explication de cette évolution. Bref, l'étude la phylogénèse serait propre au 19^e siècle. Elle aurait été laissée derrière au 20^e siècle en tant que source d'explication de la diversité animale. Mais elle reviendrait aujourd'hui au 21^e siècle. Afin de donner un aperçu des théories et débats évolutifs au 19^e siècle, je choisis de m'intéresser ici à Ernst Haeckel et à la critique qu'adresse von Baer à ce-dernier et à la théorie de l'évolution.

5.2.1. L'ontogénèse récapitule la phylogénèse

À la suite du décès de sa bien-aimée, Ernst Haeckel a consacré sa vie à la popularisation de la théorie de l'évolution en Allemagne.⁹⁷ Même si son interprétation de la théorie darwinienne n'était pas si fidèle à ce que Darwin proposait⁹⁸, il a néanmoins exercé une influence importante sur notre manière de comprendre l'évolution. Dans sa compréhension de la théorie de Darwin, il combine la science de l'embryologie avec l'idée de l'évolution des espèces, où le mécanisme de la sélection naturelle est central.⁹⁹ En fait, désillusionné par Dieu, Haeckel cherche à expulser toute notion de téléologie¹⁰⁰ de sa théorie et développe une perspective strictement mécaniste de l'évolution. En fait, il élimine même la chance, élément important dans la théorie de Darwin, afin de n'y conserver que la notion de nécessité. L'évolution des espèces ne serait que le résultat de la nécessité mécanique. Il proposera la loi biogénétique fondamentale selon laquelle l'ontogénèse (le développement individuel) récapitule la phylogénèse (le développement de l'espèce). Pour Haeckel, la phylogénèse est la cause mécanique de l'ontogénèse.¹⁰¹ Chez ce-dernier, évolution est analogue de développement individuel.¹⁰² Chaque stade du développement représente une étape de l'évolution de l'espèce.

⁹⁷ (Richards 2009)

⁹⁸ Haeckel aurait légèrement modifié la théorie de l'évolution de Darwin afin de la rendre cohérente avec ses propres croyances (Nyhart 1995, p. 132).

⁹⁹ (Nyhart 1995)

¹⁰⁰ Selon Nyhart, certains penseurs remettent en question la compréhension de la téléologie chez Haeckel. (Nyhart 1995, p. 138)

¹⁰¹ (Gould 1977)

¹⁰² (Nyhart 1995, p. 133)

En effet, tel qu'on le rencontre chez Darwin, pour Haeckel, la vie sur la Terre n'a qu'une seule origine.¹⁰³ Pour le biologiste allemand, on peut même considérer tout le royaume animal était un seul individu.¹⁰⁴ Ainsi, depuis l'apparition de la vie sur la planète, le développement des individus est une accumulation de stades de développement auxquelles correspondent des espèces anciennes et des adaptations qui sont transmises par l'hérédité. À chaque nouvelle espèce, il y a un stade de développement qui est ajouté.¹⁰⁵ C'est en vertu de l'adaptation et de l'hérédité que de nouvelles espèces se forment. Pour Haeckel, la sélection naturelle de Darwin est expliquée par deux lois, celle de l'adaptation, conséquence de la poussée (*drive*) des organismes à se nourrir et de l'hérédité, conséquence de la reproduction. La variation n'est pas ici le produit de la chance comme peut l'être chez Darwin, mais il s'agit également d'une chaîne d'évènements nécessaires qui se produisent, soit dans l'œuf, soit en réponse à l'environnement. Ainsi, Haeckel propose une conception de l'évolution qui combine des lois mécaniques à la notion de nécessité, au sein de laquelle, la téléologie serait soumise aux lois mécaniques, c'est-à-dire où la cause finale est soumise à la cause efficiente.¹⁰⁶

Pour Haeckel, le développement des espèces est progressif.¹⁰⁷ Ce qui lui permet d'affirmer cela et d'informer la théorie de l'évolution de l'embryologie fût une étude comparative entre le développement embryologique et le développement paléontologique.¹⁰⁸ À la suite d'études comparant les différents stades développementaux de différents espèces animales (poulet, tortue, cochon, être humain...), Haeckel remarqua qu'à des stades précis, les embryons comportaient beaucoup de ressemblances entre-deux, quasiment comme s'ils étaient de la même espèce. Pour Haeckel, ces ressemblances étaient des indices qui nous aidaient à comprendre l'évolution de ces espèces. En effet, dans la théorie de la récapitulation, les stades développementaux représentent les formes adultes d'espèces ancestrales. Ainsi, dans le

¹⁰³ (Lenoir 1982)

¹⁰⁴ (Nyhart 1995, p. 133-134)

¹⁰⁵ Parfois certains stades peuvent également être effacés.

¹⁰⁶ (Nyhart 1995, p. 131)

¹⁰⁷ (Nyhart 1995) (Gould 1977)

¹⁰⁸ (Richards 2009) (Schmitt 2004)

développement individuel (l'ontogenèse), les formes adultes des ancêtres de ces espèces (phylogénèse) sont récapitulées. L'ontogenèse apparaît alors comme une version abrégée de l'histoire des espèces.¹⁰⁹

5.2.2. Critique de von Baer

Karl Ernst von Baer rejetait la théorie de la récapitulation de Ernst Haeckel et critiquait la théorie de l'évolution de Charles Darwin, en reconnaissant néanmoins les apports d'une telle hypothèse.¹¹⁰ L'un des points sur lesquels von Baer critique à la fois Haeckel et Darwin est le postulat de l'origine unique de la vie. Afin de soutenir cette critique von Baer s'attaquait au mécanisme de la sélection naturelle, qu'il trouvait trop simpliste et soulignait une incohérence de la théorie de l'évolution de Darwin avec les preuves empiriques.¹¹¹ En effet, von Baer ne nierait pas qu'une succession de formes aient émergées au cours de l'histoire, ni que les formes les plus récentes aient évolués à partir des formes les plus anciennes. Cependant, selon ce dernier les différentes classes d'animaux doivent avoir des origines différentes. Il en distinguait quatre : Vertebrata, Radiata, Mollusca, Articulata.¹¹² Il y aurait donc au moins quatre origines distinctes de la vie sur la Terre.¹¹³ Pour Haeckel, l'évolution est forcément unilinéaire et ne peut se déplacer que vers l'avant ou vers l'arrière, avancer ou reculer.¹¹⁴ Von Baer proposait une version améliorée de la théorie de l'évolution, selon laquelle l'évolution pourrait prendre plusieurs voies, elle était une différenciation et non pas un développement progressif.¹¹⁵ Pour

¹⁰⁹ Selon Georges Canguilhem, comparatiste, en raison de l'importance accordée à la recherche de ressemblances entre les développements embryonnaires de différentes espèces, paralléliste, en raison de la relation étroite tracée entre la phylogénèse et l'ontogenèse, et perfectionniste, car le développement est un perfectionnement, les formes les plus récentes traversant plus rapidement les stades ancestraux (Canguilhem 1985 (1962), p. 42).

¹¹⁰ (Lenoir 1982)

¹¹¹ (Lenoir 1982)

¹¹² (Gould 1977, p. 57)

¹¹³ (Lenoir 1982)

¹¹⁴ (Gould 1977)

¹¹⁵ (Lenoir 1982)

ce-dernier le sens de l'évolution de même que celui du développement allait du général vers le spécifique.¹¹⁶

D'autre part, von Baer postulait la nécessité de la téléologie afin d'expliquer le développement.¹¹⁷ En effet, ce-dernier ne niait pas qu'il existe un lien entre les différents stades successifs du développement dans la vie d'un organisme individuel et l'apparence successive des différentes formes animales sur la Terre, tel que le postule Haeckel, mais ce lien n'est pas dû à une nécessité aveugle.¹¹⁸ Pour von Baer, les phénomènes biologiques requièrent des principes supplémentaires par rapport aux lois de la physique et de la chimie. La biologie a besoin de principes qui peuvent expliquer l'auto-régulation et la nature téléologique des organismes (*goal-directedness*). Ainsi, pour ce-dernier, les principes de la physique et de la chimie devraient être sous le guide d'un ensemble architectonique de principes qui ne peuvent pas être réduits.¹¹⁹

5.2.3. Le mécanisme se confronte à la téléologie

Tel que nous le rappelle Lenoir, la compréhension mécaniste en biologie est en conflit avec la téléologie depuis très longtemps.¹²⁰ En effet, ce conflit a également intéressé le grand philosophe Emmanuel Kant (1724-1804) dans la *Critique de la faculté de juger* (1790). Ce-dernier aurait proposé un programme de recherche propre à la biologie qui cherche à faire dialoguer la téléologie et le mécanisme.¹²¹ D'ailleurs, la théorie de von Baer, mentionnée plus haut suit la direction de ce programme.¹²² En effet, ce programme de recherche serait à l'arrière-plan de nombreux débats sur la biologie au 18^e et 19^e siècle, notamment des débats portant sur le développement ou le fonctionnement du corps.¹²³ Il s'agirait d'un ensemble-guide pour le

¹¹⁶ (Lenoir 1982) (Gould 1977)

¹¹⁷ (Canguilhem 1985 (1962), p. 21)

¹¹⁸ (Lenoir 1982)

¹¹⁹ (Lenoir 1982, p. 274)

¹²⁰ (Lenoir 1982)

¹²¹ (Lenoir 1982) (Walsh 2006b) (Walsh 2017) (Walsh 2008) (Huneman 2007) (Huneman 2008)

¹²² (Lenoir 1982)

¹²³ (Lenoir 1982)

développement d'une théorie spécifique qui comprendrait des suppositions de base qui mettent de l'avant les principes de base d'une approche de la nature, et un guide heuristique pour le développement des modèles spécifiques qui simulent la réalité.¹²⁴ Dans la *Critique de la faculté de juger*, Kant souligne la nécessité d'introduire en biologie un principe téléologique afin d'expliquer les êtres naturels qui sont conçus comme des fins en soi, des fins naturelles. Ainsi, il ne nie pas la pertinence de la mécanique afin de nous permettre de comprendre les êtres vivants, mais il affirme qu'après un certain point, le mécanisme devient insuffisant et nous devons introduire la notion de finalité, à laquelle est soumis le mécanisme.¹²⁵

Néanmoins, on ne peut pas non plus tout expliquer par la finalité. On ne peut choisir d'utiliser exclusivement une approche ou l'autre (mécanisme ou téléologie) sans que cela implique des difficultés et des absurdités au niveau théorique (que la nature soit le produit du hasard ou qu'elle soit l'œuvre d'un être surnaturel). Il s'agirait de conserver les deux malgré leur contradiction apparente.¹²⁶ Dans cette contradiction, la raison se donne une loi à elle-même

¹²⁴ (Lenoir 1982, p. 13)

¹²⁵ Selon Richards, pour Kant nous devons faire « comme si » nous pouvons réduire les phénomènes organiques aux lois mécanistiques autant qu'on le peut, mais cela ne sera jamais complètement possible. Un principe téléologique s'impose comme une nécessité épistémique (Richards, pp. 230-231)

¹²⁶ En effet, Kant soulève une antinomie de la raison qui oppose deux thèses : a. Tous les produits de la nature matérielle et leur forme doivent être jugés possibles uniquement en termes des lois mécanistiques et b. Quelques produits de la nature matérielle ne peuvent pas être jugés uniquement en termes des lois mécanistiques (les juger implique une loi causale différente, celle des causes finales). Ces deux positions sont respectivement, celle de la compréhension mécaniste de la biologie et celle de la compréhension téléologique de la biologie. Grene et Depew soulignent que pour Kant, cette antinomie apparaît à répétition lorsque nous cherchons à comprendre les phénomènes biologiques car la raison cherche à répondre à une question qui va au-delà de ses capacités. C'est en raison de notre faiblesse cognitive que nous devons faire « comme si » les produits de la nature s'organisaient selon une finalité. C'est également cette difficulté à concilier ces deux positions qui auraient poussé des philosophes et biologistes passés à choisir soit une soit l'autre. Pour Kant, le fait de choisir l'une de ces positions et nier l'autre mène à postuler des absurdités. On ne peut pas nier complètement la téléologie, comme on ne peut pas l'embrasser complètement. Ceux qui nient la téléologie sont obligés à dire que la nature est le produit du hasard, ce qui est absurde selon Kant et ceux qui adoptent la téléologie mais qui y subvertissent la nature à celui-ci postulent soit que la matière est vivante (ex. : hylozoïsme), position que Kant considère athéiste et non pas très différente du fatalisme

qui lui sert de fil conducteur dans la quête de connaissance portant sur le monde naturel. La loi qui nous permet de comprendre les être naturels n'est pas une loi extérieure, telles les lois de la physique, mais on fait « comme si » elle était intérieure à ces êtres. C'est pourquoi la biologie en tant que science doit suivre un programme de recherche qui inclut un principe téléologique afin de pouvoir rendre compte de son objet d'étude, les êtres vivants. Je reviendrai dans le troisième chapitre sur la *Critique de la faculté de juger* afin de distinguer davantage le type de téléologie propre aux êtres vivants selon Kant. Pour ici, il n'est important de retenir que la présence de ce conflit, entre mécanisme et téléologie, et la solution, le développement d'un programme de recherche qui se fonde sur un dialogue entre ces deux perspectives conflictuelles.

La connaissance des êtres naturels serait ainsi un jeu entre la faculté de juger déterminante et la faculté de juger réfléchissante. Tandis que la première consiste à appliquer des règles *a priori* aux objets étudiés, la deuxième crée des nouvelles règles *a posteriori*. Kant compare les deux facultés en utilisant l'exemple des *nomothètes*, citoyens d'Athènes qui révisaient des lois déjà existantes.¹²⁷ La faculté de juger réfléchissante serait nomothétique, elle révisé les catégories, subsume sous des lois qui ne sont pas encore données, elle travaille sur les concepts, tandis que la faculté de juger déterminante applique les catégories.¹²⁸ Ainsi, dans le cas de la faculté de juger déterminante, les lois et règles sont données *a priori* et elles sont appliquées, tandis que dans le cas de la faculté de juger réfléchissante il consiste à réviser ces lois et règles, qui ne sont pas données *a priori*, mais qui sont issues de l'expérience. Pour Kant, le principe téléologique propre aux êtres naturels appartient à la faculté de juger réfléchissante. C'est en cela qu'il se distingue également des principes ou lois de la physique ou de la géométrie, qui sont données avant l'analyse du problème ou du phénomène.

de Spinoza ou de la compréhension démocratéenne de la nature où tout est le produit du hasard, ou d'adopter de manière non-critique l'analogie entre les artéfacts et les organismes (Théisme). Ces positions sont toutes des erreurs pour Kant (Grene et Depew 2004b)

¹²⁷ (Kant 2000, p. 313)

¹²⁸ (Kant 2000, p. 313)

La physiologie du 18^e siècle est traversée par ce conflit conceptuel.¹²⁹ D'une part, le cadre théorique nous offre des principes qui guident les expériences scientifiques, de l'autre, l'expérience rend visible l'insuffisance de tels principes et laisse inexpliqués, inaccessibles à la connaissance, des choses qui sont pourtant essentiels à la compréhension du phénomène étudié. La téléologie s'inscrit en plein milieu de ce décalage entre théorie et pratique, qui au 18^e siècle ouvre la porte au développement de nombreuses hypothèses qui cherchent à expliquer l'ordre de la nature, l'harmonie dans laquelle fonctionnent les différentes parties du corps qui semble inconcevable dans un cadre théorique mécaniste.¹³⁰ C'est dans ce contexte théorique de tension que voient le jour des théories vitalistes ou animistes, qui font appel à une force vitale, ou à un être supérieur responsable d'un tel ordre.¹³¹ Il s'agit d'un problème qui est d'ordre conceptuel. Cherchant à expliquer cet ordre de la nature, des corps, on remarque, par l'expérience que l'appareillage conceptuel mécaniste nous laissent dépourvus. L'expérience, qui pose une résistance au cadre conceptuel mécaniste, force les chercheurs à remettre en question l'appareillage conceptuel de base. Afin d'illustrer cette problématique, François Duchesneau utilise l'exemple des théories du 18^e siècle cherchant à expliquer l'irritabilité des corps vivants, comme celle de Haller. En effet, il écrit :

« Haller se sert de l'incapacité à se représenter géométriquement et mécaniquement les propriétés élémentaires des constituants de la fibre vivante, pour reporter l'explication au niveau spécifique et plus global des phénomènes vitaux. Ce type de jonction entre théorie et pratique va permettre la constitution de la doctrine physiologique dominante au siècle des Lumières mais ce type de jonction entre théorie et pratique va aussi laisser le champ libre au développement d'hypothèses plus vastes, organicistes ou vitalistes [...] »¹³²

Certains tenterons d'expliquer le vivant dans un cadre uniquement mécaniste. D'autres, soulevant l'insuffisance de cadre, postulerons des principes téléologiques auxquels seront soumis la vision mécaniste du corps. Par exemple, Ernst Stahl, vitaliste du 18^e siècle, postulera une téléologie vitale responsable de l'ordre de la nature, des fins de l'organisme qui sont révélées

¹²⁹ (Duchesneau 1982)

¹³⁰ (Duchesneau 1984)

¹³¹ (Duchesneau 1982) (Duchesneau 1984)

¹³² (Duchesneau 1984, p. 152)

par l'expérience. Chez ce-dernier, l'origine de cet ordre serait un ingénieur bienveillant.¹³³ En effet, il existe plusieurs types de téléologie. Dans le cadre de ce mémoire, on ne s'intéressera pas à ce genre de téléologie qui fait appel à un être supérieur. Dans le troisième chapitre, il sera question de la téléologie en considérant ses vertus conceptuelles contribuant à notre compréhension du développement des êtres naturels. Il s'agira de la téléologie telle que la conçoit Aristote et Kant. D'ailleurs, ce dernier précise dans la *Critique de la faculté de juger*, que la téléologie propre aux êtres naturels sert justement à éviter ce recours à un être supérieur comme un ingénieur bienveillant ou Dieu.¹³⁴¹³⁵

6. Conclusion

Dans ce chapitre nous avons exposé les enjeux philosophiques soulevés par l'explication évolutive de la forme en biologie évolutive développementale (Evo-Devo). Nous avons dressé un profil de la compréhension actuelle de la biologie développementale qui est mécaniste. On a également souligné que cette perspective semble parfois se trahir elle-même, car elle use d'une logique téléologique tout en niant la présence d'un tel concept. On a vu dans la dernière partie de ce chapitre, que ce conflit qui transparait aujourd'hui en biologie développementale évolutive existe depuis très longtemps. Kant avait postulé dans *La critique de la faculté de juger* la nécessité d'un programme téléomécaniste des recherches en biologie qui implique une compréhension mécaniste et un principe téléologique. Il s'agissait d'un programme recherche propre à la biologie, différent de celui que l'on trouve dans les sciences physico-chimiques. De plus, on a vu que le parallèle qu'établit la biologie évolutive développementale entre le

¹³³ Dans le cadre de ce mémoire, il s'agit de s'intéresser davantage aux conflits sur le plan épistémologique entre une conception mécaniste et une conception téléologique de l'évolution de la forme. Pour des fins de rigueur et simplicité argumentative, je ne m'intéresserai pas particulièrement aux théories physiologiques du 18^e siècle. Pour une analyse détaillée de ces théories, il est possible de consulter l'ouvrage de François Duchesneau *Physiologie des Lumières*.

¹³⁴ (Kant 2000, pp. 309-311)

¹³⁵Greene et Depew soulignent que pour Kant, introduire Dieu pour expliquer l'ordre dans la nature est un cercle vicieux. Même si Kant a beaucoup de respect pour l'argument du dessein intelligent, il soutient qu'il ne peut pas y avoir d'argument du dessein intelligent (*argument from design*) si on ne sais pas pourquoi les choses seraient fabriqués comme des artefacts (*argument to design*) (Greene et Depew 2004b, p 98-99).

développement des organismes individuels et l'évolution de l'espèce n'est pas si actuel. En effet, il s'agissait du renouvellement d'une idée qui a déjà existé au 19^e siècle, qu'on retrouvait chez Ernst Haeckel et chez Karl Ernst von Baer. Dans le deuxième chapitre il sera question de voir comment le changement de la forme est expliqué dans un cadre théorique mécaniste, alors que dans le troisième chapitre on verra comment ce même changement de forme peut s'expliquer dans un cadre théorique incluant un concept téléologique qui sert de guide dans l'explication développementale intrinsèquement reliée à l'explication évolutive.

Chapitre 2

1. Introduction

Ce chapitre portera sur l'explication mécaniste de l'évolution de la forme. Nous allons plus particulièrement nous intéresser aux travaux du biologiste contemporain Sean B. Carroll. Ce dernier offre une explication inspirée des biologistes français François Jacob et Jacques Monod, qu'il enrichit de découvertes récentes en biologie évolutive développementale. Cette explication implique une conception mécaniste du développement. Nous allons dégager une analyse critique de cette explication à la lumière des écrits de Michel Morange, philosophe et historien des sciences ainsi que s'intéresser à l'explication mécaniste telle qu'elle est décrite par Craver, Darden et Machamer, philosophes et historiens des sciences. Dans la section 2, nous allons offrir une perspective globale de l'explication de la forme chez Carroll. La section 3 portera sur la spécificité de l'explication mécaniste qui est implicite dans la perspective de la nouveauté et de l'évolution de Jacob et Monod présentée dans la section 4.

2. Explication de la forme chez Sean B. Carroll

Sean B. Carroll est un biologiste américain très reconnu qui a réalisé des documentaires et écrit de nombreux ouvrages et articles, à la fois désignés au monde académique qu'au public général, portant sur la manière dont on comprend l'évolution en biologie évolutive développementale. Il a également gagné des prix pour ses travaux, dont le prix Stephen Jay Gould pour la vulgarisation scientifique portant sur l'évolution. Dans ses écrits, dont les ouvrages *From DNA to diversity*, qu'il a coécrit avec Jennifer K. Grenier et Scott D. Weatherbee et *Endless form most beautiful*, version vulgarisée du premier ouvrage, Carroll offre une explication mécaniste de l'évolution de la forme. Sa compréhension de ce phénomène correspond avec celle qui a été exposée dans le premier chapitre. Dans son ouvrage *Endless forms most beautiful*, il rend explicite les fondements de la conception actuelle du développement et de l'évolution (Évo-Dévo) qui se trouvent, dans les livres de biologie, submergés de détails scientifiques, que j'épargnerai ici. Le cadre conceptuel dans lequel Carroll situe ses recherches en biologie, se compose d'une conception mécaniste du développement et

d'une actualisation du projet de recherche de François Jacob et Jacques Monod, biologistes français notoires.

Comme Jacob et Monod, l'évolution de la forme chez Carroll est une question de hasard et de nécessité. Au sein de cette conception, la notion de finalité est expulsée ou illusoire. Cette conception cadre avec une perspective mécaniste du développement. L'évolution de la forme est due à l'évolution des changements au niveau des éléments cis-régulateurs.¹³⁶ Carroll sépare l'évolution de la forme en deux niveaux : le niveau génétique et le niveau morphologique (la forme).¹³⁷ Les changements au niveau génétique ont des répercussions sur la forme de l'animal. Si ces changements sont bénéfiques, alors ils peuvent être sélectionnés et ils seront reproduits aux prochaines générations. Pour Carroll, l'évolution de la forme est aveugle. Les changements au niveau génétique se produisent au hasard, sans avoir une direction déterminée à l'avance. Carroll reprend la métaphore du programme génétique de Monod et la relie à une conception mécaniste actuelle du développement, l'informant des nouvelles découvertes en biologie moléculaire. Chez Carroll, tel que chez Jacob et Monod, la nouveauté (l'évolution de la forme) sera définie comme une recombinaison de matériaux qui sont déjà en place.

2.1. Un exemple commun¹³⁸ : l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*)

L'exemple de l'épinoche est commun dans les débats portant sur l'évolution de la forme en biologie. En effet, l'épinoche est une espèce de poisson qui comporte plusieurs formes (phénotypes) dans des habitats différents. Il y a la forme qui comporte une structure pelvienne complète et des formes qui comportent une structure pelvienne réduite. Chez Carroll, cette divergence phénotypique s'explique par l'expression ou l'absence d'expression du locus Pitx1. Cette différence est due à des mutations au niveau des éléments cis-régulateurs. Chez la forme

¹³⁶ (Carroll 2008)

¹³⁷ (Carroll 2005a)

¹³⁸ Dans le troisième chapitre je vais expliquer l'existence de morphologies différentes de l'épinoche selon la perspective téléologique. Il ne s'agit pas de la même explication. Comparer les deux nous permet de mieux voir la distinction entre les deux cadres théoriques (mécaniste et téléologique).

qui possède la structure pelvienne réduite, l'expression génétique du locus *Pitx1* a été abolie pendant le développement à la suite de la sélection :

« The only explanation consistent with these observations [il s'agit d'une référence à l'expression et à l'absence d'expression du locus *Pitx1* respectivement chez la forme à structure pelvienne complète et la forme à structure pelvienne réduite] is that regulatory mutations in a cis-regulatory governing expression in the pelvic fin precursors has selectively abolished *Pitx1* expression in this one part of the developing animal, while gene expression elsewhere is not affected. »¹³⁹

Ainsi, la présence de cette divergence morphologique chez l'épinoche à trois épines s'explique par une mutation au niveau génétique qui a une influence isolée (Voir section 3.3. Le processus du développement, Chapitre 1, modularité) sur la forme du poisson. Il y a donc changement de la forme car il y a une mutation au niveau génétique qui a été avantageuse et sélectionnée.

3. Une explication mécaniste du développement

3.1. L'explication mécaniste

Pour Craver, Darden et Machamer, expliquer le monde autour de nous en termes de mécanismes est une idée centrale des recherches scientifiques datant du 17^e siècle, l'époque de Galilée.¹⁴⁰ Depuis, la science se serait développée selon une perspective mécaniste qui cherche à comprendre comment fonctionne le monde. Il s'agit d'une recherche de nouvelles entités et activités, postulant des critères afin de les identifier, les reconnaître et afficher les modèles (*patterns*) par lesquels ces-dernières forment un mécanisme. Les trois philosophes et historiens affirment que la documentation de telles entités et activités est devenue la substance de l'histoire des sciences : « Documenting such new entities and activities allows us to map out the changes that become the substance of the history of science. »¹⁴¹ Craver et Darden ont également co-écrit un ouvrage dans lequel ils se consacrent spécifiquement sur la recherche des mécanismes en biologie intitulé *In search of mechanisms : Discoveries across the Life Sciences* qui me servira de guide dans cette section afin de décrire l'explication mécaniste.

¹³⁹ (Carroll 2005a)

¹⁴⁰ (Craver, Darden et Machammer 2000, p. 15)

¹⁴¹ (Craver, Darden et Machammer 2000, p. 15)

Dans ce livre, ainsi que dans leur fameux article cité plus haut, les auteurs cherchent à fournir une définition de « mécanisme », concept abondamment utilisé en sciences sans qu'il existe selon eux, une analyse adéquate de ce que sont les mécanismes et comment ils fonctionnent en sciences. La définition qu'ils fourniront est la suivante : « mechanisms are entities and activities organized such that they are productive of regular changes from start or set-up to finish or termination conditions. »¹⁴² Dans cette section, je m'engage à dresser un portrait de l'explication mécaniste selon Craver, Darden et Machamer en accordant une attention particulière aux éléments qui seront pertinents dans les sections suivantes afin de comprendre la place de ce type de perspective au sein des explications évolutives données en biologie évolutive développementale, notamment chez Sean B. Carroll.

3.1.1. L'explication mécaniste et la science

Tel que mentionné plus haut, Craver, Darden et Machamer soulignent tant dans l'ouvrage ainsi que l'article cités plus haut, l'importance de l'explication mécaniste en sciences, dans son histoire, mais également à l'époque actuelle, qui nous intéresse davantage ici.¹⁴³ En effet, selon

¹⁴² (Craver et Darden 2013)

¹⁴³ Nicholson n'est pas complètement en accord avec la définition des mécanismes qu'offrent Craver et Darden. En effet, ce dernier souligne une confusion sémantique entre les termes « mécanisme » et « mécanicisme » qui seraient utilisés de manière interchangeable chez Craver et Darden sans que ces derniers en effectuent une distinction. Selon Nicholson, en biologie on est à la recherche des mécanismes causaux, c'est-à-dire d'une explication étape par étape d'un mode d'opération d'un processus causal qui donne naissance à un phénomène qui nous intéresse. Le « mécanicisme » serait plutôt une perspective du monde qui implique des postulats ontologiques. Il s'agit de la position des philosophes de l'époque de la Révolution scientifique, comme Newton. Selon cette perspective, les organismes sont des machines. La confusion entre ces deux termes nous fait perdre de vue la distinction entre le domaine ontologique et le domaine épistémologique du terme « mécanisme ». D'ailleurs, Jacques Monod aurait été un mécaniciste. Nicholson le cite : « la cellule est une machine ». Néanmoins, Nicholson souligne qu'à l'heure actuelle l'utilisation du terme « mécanisme » se fait sur le plan épistémologique. Il propose cette distinction sémantique entre « mécanisme » et « mécanicisme », qui n'existerait pas dans la littérature en anglais, afin de mieux définir le concept de « mécanisme ». Cette distinction nous empêche également, contrairement à ce qu'affirment Craver, Darden et Machamer, de situer la nouvelle philosophie mécaniste dans la continuité historique de la philosophie mécaniste de la révolution scientifique (Nicholson 2012).

les philosophes et historiens, la popularité de l'explication mécaniste serait justifiée par le fait que ce type d'explication réponde aux principaux buts de la science : la prédiction, l'explication et le contrôle.¹⁴⁴ Avec une connaissance des mécanismes qui nous permettent de comprendre « comment » le monde fonctionne, on peut prédire le comportement des entités et des activités qui les composent et les contrôler. En effet, la recherche commence toujours par l'identification d'un phénomène qu'on cherche à expliquer, et ainsi, par le fait d'identifier les entités et les activités qui y sont à l'œuvre et tenter de comprendre par quel mécanisme ils interagissent ensemble.¹⁴⁵ Les entités sont définies selon Craver, Darden et Machamer comme des choses qui s'engagent dans des activités, ces-dernières se définissant comme les producteurs de changement.¹⁴⁶ Les mécanismes hypothétiques sont ensuite testés et confrontés à des tests empiriques afin de déterminer leur exactitude.

En effet, la description d'un mécanisme contient des conditions de départ (*set-up conditions*), des conditions finales (*termination conditions*) et des activités intermédiaires (*intermediate activities*). De manière générale, l'explication mécaniste cherche à comprendre comment on passe du point A au point B, ce qui se produit entre une situation de départ et son point d'arrivée. Le début d'un mécanisme est toujours une description idéalisée des conditions de départ. Par « idéalisée » on entend que le début d'un mécanisme est toujours une représentation d'une tranche de temps.¹⁴⁷ Ainsi, pour Craver, Darden et Machammer, lorsqu'on choisit d'expliquer un certain phénomène et qu'on réalise le schéma d'un mécanisme, il s'agit toujours d'une instanciation, une découpe dans le temps.¹⁴⁸ Dans la réalité, les mécanismes sont

¹⁴⁴ (Craver et Darden 2013)

¹⁴⁵ (Craver et Darden 2013) (Craver, Darden et Machamer 2000)

¹⁴⁶ (Craver, Darden et Machammer 2000, p. 3)

¹⁴⁷ (Craver, Darden et Machammer 2000, pp. 11-13)

¹⁴⁸ Concernant la notion de temporalité dans les explications mécanistes, Antonine Nicoglou adresse une critique intéressante. Dans un chapitre intitulé *The timing of development*, la philosophe de la biologie souligne l'absence de la notion de temporalité développementale au sein des explications centrées sur la recherche des mécanismes en biologie.¹⁴⁸ Selon Nicoglou, s'axer sur la recherche des mécanismes en biologie nous fait prendre de vue l'échelle temporelle propre au développement. Elle nous fait remarquer qu'au développement et à l'évolution ne correspondent pas les mêmes genres de temporalité. En ce qui concerne le développement, il s'agit d'une échelle

toujours actifs¹⁴⁹, le début et la fin d'un mécanisme étant délimités par les intérêts des chercheurs. Dans le même ordre d'idées, le début d'un mécanisme comprend les entités et leurs propriétés structurelles, les relations spatiales, l'orientation, qui nous permettront de comprendre comment les mécanismes réalisent des activités à la première étape du mécanisme. Les conditions finales représentent également un état ou des paramètres idéalisés qui décrivent un point final privilégié selon les intérêts des chercheurs. Cet état final peut représenter quelque chose qu'on tente de comprendre ou de créer. Il peut être un état de repos, d'équilibre, l'élimination de quelque chose ou la production d'un produit etc.¹⁵⁰ Les activités intermédiaires tentent de décrire les entités et les activités qui interviennent pendant les stades des mécanismes, qui les affectent et à travers lesquels le mécanisme effectue les actions des stades successifs.¹⁵¹

Afin de proposer un schéma mécaniste qui explique le phénomène à l'étude, le processus de recherche passe à travers plusieurs phases. Craver et Draden postulent qu'au départ, on commence toujours avec une esquisse du mécanisme, qui se définira de plus en plus à la suite des recherches et viendra à être un schéma mécaniste comprenant une description assez riche en détails. Les deux auteurs décrivent le processus de découverte du schéma mécaniste à travers une gradation de transparence. L'esquisse est un schéma embryonnaire qui peut contenir des parties, des éléments dont on ne connaît ni les composantes, ni les fonctions. On peut dire de cette esquisse qu'elle contient des « boîtes noires » (*black boxes*) car on ne voit pas entièrement

temporelle qui se situe sur une seule génération et représente la trajectoire d'un individu jusqu'à la forme adulte. Dans le cas de l'évolution, il s'agit d'une temporalité se situant sur plusieurs générations. Traçant l'histoire de la biologie développementale, elle soutient que la perte de la notion de temporalité développementale (stades développementaux) s'est produite en raison d'un glissement d'une étude du développement centrée sur les stades développementaux à une étude du développement axée sur les caractères, qui aurait perduré jusqu'à nos jours. Dans une telle perspective, que Nicoglou appelle généto-développementale, le développement des caractères est expliqué par la génétique et les mécanismes du développement, la temporalité développementale n'étant pas étudiée en détail (Nicoglou 2017).

¹⁴⁹ En effet, dans leur ouvrage Craver et Darden effectuent une distinction entre une « machine » et un « mécanisme ». Tandis que la « machine » peut être allumée ou éteinte, donc active et passive, le « mécanisme » se distingue de cela en ce qu'il est toujours actif.

¹⁵⁰ (Craver, Darden et Machammer 2000, pp. 11-12)

¹⁵¹ (Craver et Darden 2013)

le mécanisme à l'œuvre. Il y a ensuite les schémas qui contiennent des « boîtes grises » (*gray boxes*) qui ont un niveau de transparence supérieur aux premières car les fonctions des composantes sont spécifiées. Le schéma mécaniste complètement articulé contient des « boîtes en verre » (*glass boxes*), c'est-à-dire qu'on voit complètement à travers. La transparence est quelque chose de recherché au sein de l'explication mécaniste, l'augmentation du degré de transparence étant associée à une meilleure compréhension. Ainsi, pourrait-on dire, qu'une explication mécaniste recherche toujours la clarté.

Dans le même ordre d'idées, à travers les phases du processus de recherche, la détermination d'un schéma mécaniste commence par des schémas « possibles » (*how-possibly schema*) qui impliquent des conjectures vaguement contraintes sur le fonctionnement du mécanisme afin d'arriver à des schémas « actuels » (*how-actually schema*), schémas qui satisfont la plupart ou la totalité des conditions du mécanisme. Entre ces deux types de schémas, il y a une pluralité de schémas *plausibles* (*how-plausibly schema*), qui diminuent en nombre lorsqu'elles sont confrontées à des nouvelles données. En d'autres mots, la recherche du mécanisme qui explique le phénomène à l'étude commence toujours par un plus grand nombre de schémas *possibles*, *plausibles* pour n'arriver qu'à un seul par élimination des schémas qui ne correspondent pas au fonctionnement du mécanisme à la suite de tests empiriques. Plus on se rapproche du schéma « actuel », plus on accumule des connaissances sur le fonctionnement du mécanisme et plus le nombre de schémas *possibles* et *plausibles* diminue. Un schéma *possible* décrit comment le mécanisme pourrait fonctionner, un schéma *plausible* décrit comment le mécanisme pourrait fonctionner d'une manière qui est cohérente avec les connaissances à un moment donné dans le temps. Finalement, le schéma *actuel* décrit comment le mécanisme fonctionne en réalité, selon les intérêts de recherches à cet instant.¹⁵² Lorsque les prédictions qui ont été élaborées sur la base du schéma mécaniste ne fonctionnent pas, on vérifie si l'expérience a été conduite correctement. Si l'erreur se reproduit on vérifie si les conditions de départ sont en règle. S'il ne s'agit pas d'un problème à ce niveau, on cherche alors à réviser le schéma hypothétique. On peut complètement abandonner le mécanisme ou réviser uniquement une partie de ce-dernier.

¹⁵² (Craver et Darden 2013, p. 94)

Craver, Darden et Machamer soulignent le rôle polyvalent des schémas mécanistiques au sein des théories scientifiques. Ils peuvent être évalués, découverts et révisés à mesure que la science avance.¹⁵³ Ils peuvent être utilisés afin de décrire, prédire ou expliquer un phénomène, afin de créer des expériences ou afin d'interpréter des résultats d'expériences. Des schémas mécanistes peuvent fournir un « plan type » (*blueprint*) pour concevoir des protocoles de recherche. Les trois philosophes expliquent qu'un schéma mécaniste peut être utilisé dans une expérience en choisissant des instanciations physiques des entités ou des conditions de départ et en laissant le mécanisme fonctionner. Le chercheur peut ensuite intervenir et altérer certaines parties du mécanisme, observer les changements qui se reflètent dans les conditions terminales et comprendre ce que le mécanisme fait. De tels changements nous permettent de comprendre et de produire de preuves pour le schéma mécaniste hypothétique.¹⁵⁴ Cette méthode de recherche est particulièrement intéressante dans le cadre de notre étude car c'est la manière dont les biologistes étudient le développement embryonnaire. Je reviendrai sur cet aspect dans la section suivante afin de donner plus de détails du côté de la biologie et sur la manière dont la perspective mécaniste prend forme au sein des recherches en biologie développementale.

3.1.2. Le test « construisons-le »

L'explication mécaniste a également des liens étroits avec l'ingénierie. La perspective mécaniste semble être une manière de comprendre le monde au sein de laquelle on cherche à saisir de façon minimale le fonctionnement des phénomènes à expliquer pour ensuite les recréer artificiellement afin de continuer à les étudier en interagissant avec, comme dans l'exemple mentionnée plus haut, ou, de les utiliser à des fins humaines, créer des artefacts et les améliorer. Les schémas mécanistiques peuvent être utilisés afin de faire des plans (*blueprints*) à partir desquels on construit un mécanisme de ce type. Il s'agit du « built it test » que je traduis ici par le test « construisons-le ». Ce test nous permet de vérifier la complétude du schéma mécaniste. Les schémas incomplets ne fonctionneraient pas. Ainsi, si l'on réussit à construire un mécanisme qui fonctionne à partir d'un plan fourni par un schéma mécaniste, cela signifie que le schéma a un niveau de complétude qui assure son fonctionnement. Un exemple de cela serait l'utilisation

¹⁵³ (Craver, Darden et Machammer 2000, pp. 16-17)

¹⁵⁴ (Craver, Darden et Machammer 2000, p. 17)

du schéma mécaniste de la photoréception rétinienne afin de construire des transducteurs artificiels qui reçoivent de la lumière à travers des caméras et génèrent des signaux qu'un système visuel peut utiliser pour distinguer entre différentes formes, tailles et degrés de lumière.¹⁵⁵ Il s'agit ici de l'utilisation d'un mécanisme provenant de la biologie afin de construire un artéfact. Le fonctionnement de ces transducteurs prouve la complétude du schéma mécaniste. Si le schéma avait été incomplet, le transducteur n'aurait pas fonctionné.

Dans cet exemple, on voit que dans la compréhension mécaniste du monde, il y a cette manière de fonctionner selon laquelle l'imitation du phénomène à expliquer nous permet de vérifier ainsi que d'améliorer notre connaissance du mécanisme. Craver et Draden confirment cette idée en soutenant ce genre d'exemple est la marque du progrès de la compréhension humaine des mécanismes qui se vérifie également par la possibilité de concevoir des plantes et des animaux modifiés génétiquement, par le fait que nous soyons en mesure de concevoir de la vie humaine en laboratoire ou de cloner des moutons.¹⁵⁶ On revient ainsi à l'idée mentionnée au début de cette section selon laquelle l'explication mécaniste du monde correspond aux buts de la science qui sont ceux d'expliquer, de prédire et de contrôler. Le fait de pouvoir créer le transducteur, cloner des animaux, modifier génétiquement des plantes, des animaux et des humains montre une compréhension des mécanismes à l'œuvre, une capacité de prédire le résultat du mécanisme, par exemple : lorsqu'on modifie génétiquement un être vivant, on le fait car on connaît et on souhaite obtenir un certain résultat, comme avoir les yeux bleus ou ne pas développer une certaine maladie. Et, du même coup, on contrôle le développement de l'organisme, l'usage ou l'utilité de l'artéfact etc.

3.1.3. Caractéristiques des mécanismes

Les descriptions des mécanismes sont des abstractions qui font référence au fonctionnement de quelque chose. La construction d'un schéma peut mobiliser des analogies entre deux phénomènes qui seraient reliés par leur mode de fonctionnement. Un schéma mécaniste qui explique un certain phénomène peut être dissocié de ce phénomène et appliqué à

¹⁵⁵ (Craver et Darden 2013, pp. 92-93)

¹⁵⁶ (Craver et Darden 2013, p. 93)

un autre phénomène si nous pouvons prouver qu'il a une valeur explicative. La théorie de l'évolution des espèces de Darwin nous en fournit un exemple. En effet, ce dernier s'est inspiré du mécanisme à l'œuvre dans la sélection artificielle afin de comprendre l'évolution des espèces. Darwin a remarqué que quelque chose de semblable se produisait dans les deux cas, à l'exception que dans le premier cas, c'est l'homme qui effectue la sélection selon ses intérêts tandis que dans le deuxième, la sélection s'effectue naturellement, en raison de la lutte pour l'existence des espèces dans la nature. Il a ainsi proposé d'expliquer l'évolution des espèces par le mécanisme de la sélection naturelle, en empruntant l'idée de la lutte pour l'existence de Malthus afin de remplacer l'humain. Dans ce cas, on trace des liens entre l'analogie et la cible, le phénomène à expliquer, néanmoins on peut également combiner différents modules explicatifs, ce que Darden et Craver appellent le « sous-assemblage modulaire » (*modular subassembly*). Dans ce cas, plusieurs mécanismes peuvent être utilisés afin d'expliquer un phénomène. Sans rentrer dans les détails, on peut penser à la théorie des caractères acquis de Lamarck où l'on combine le mécanisme de l'hérédité avec celui de la rétrotranscriptase, phénomène dans lequel l'information peut être transmise de l'environnement vers l'ADN par une transcription inversée de l'ADN. Bref, on voit comment le schéma mécaniste est centré sur le fonctionnement de quelque chose. Ainsi, lorsqu'un schéma est utilisé pour expliquer un certain phénomène, il peut également être utilisé pour expliquer un autre phénomène. En d'autres mots, on entend que si quelque chose fonctionne de « cette façon », alors quelque chose d'autre peut fonctionner de « cette façon » aussi.

Il est très important que les mécanismes rendent compte d'un phénomène du début à la fin déterminés car c'est ce qui les rend intelligibles et c'est ce qui nous permet de tester leur exactitude (*correctness*). En effet, l'une des caractéristiques des mécanismes est leur régularité, le fait de fonctionner de manière similaire ou identique sous des conditions similaires ou identiques.¹⁵⁷ Cette régularité est ce qui révèle la continuité productive entre les différents stades du mécanisme, ce qui rend compte de sa complétude. Craver et Darden affirment :

¹⁵⁷ (Craver et Darden 2013, p. 19)

« A complete description of a mechanism reveals its productive continuity; that is, it shows how each stage of the mechanism allows, prevents or produces the next stage, without significant gaps, from beginning to end. »¹⁵⁸

La continuité productive permet de situer le mécanisme dans l'espace et le temps et c'est ce qui le rend intelligible. L'intelligibilité ne se définit pas selon l'exactitude du schéma, mais elle émerge d'une relation elucidante entre l'*explanans*, les conditions initiales et activités intermédiaires et l'*explanandum*, la condition terminale du phénomène à expliquer. Pour l'exactitude des mécanismes, il s'agit plutôt d'une question de degré. Il devrait être comprise comme une cartographie (*mapping*) établissant des liens entre les éléments descriptifs du schéma mécaniste et les activités, entités et caractéristiques organisationnelles du mécanisme lui-même.¹⁵⁹ Elle peut également être décrite comme de l'adéquation empirique (*empirical adequacy*). Le niveau d'exactitude du schéma mécanistique correspond aux stades du développement des schéma mécanistiques mentionnés plus haut, c'-à-d. schéma *possible*, schéma *plausible* et schéma *actuel*, et elle est toujours une question de degré, car elle ne sera jamais parfaite. Craver et Darden écrivent : « it is more appropriate to talk of a schema being correct enough rather than correct full stop. »¹⁶⁰

3.2. L'explication mécaniste du développement chez Sean B. Carroll

Sean B. Carroll explique le développement des organismes sur un fond mécaniste. Tel que nous l'avons vu dans la section précédente, l'explication mécaniste cherche à comprendre ce qui se passe entre les conditions de début et les conditions terminales du mécanisme. Dans le cas du développement, ce que l'on cherche à expliquer est la forme adulte de l'organisme. Comment sommes-nous arrivés à cette forme à partir du matériel génétique qui a été transmis par les parents? Ainsi, le point de départ se situe au niveau génétique, et l'état final à expliquer est la forme adulte de l'organisme. Carroll accorde beaucoup d'importance aux gènes et particulièrement aux Gènes Hox, les gènes de la « boîte à outils » génétique (*toolkit genes*), gènes responsables du développement, dans lesquelles se trouverait la clef qui nous permet de

¹⁵⁸ (Craver et Darden 2013, p. 93)

¹⁵⁹ (Craver et Darden 2013, p. 94)

¹⁶⁰ (Craver et Darden 2013, p. 95)

comprendre le développement et l'évolution. Le développement s'expliquerait par l'expression de ces gènes qui reçoivent des instructions différentes selon l'espèce, ce qui explique la différence dans la forme adulte. Le développement serait ainsi une cascade d'évènements qui se superposent et s'interposent tout en étant parfaitement coordonnées, comme un orchestre génétique, qui a son point de départ dans le génome et aboutit ainsi par ces activités à construire le corps d'un organisme. Dans le chapitre 4 de son livre, qui s'intitule *Making babies : 25000 genes, Some Assembly Required*, dans la section *The Making of a Fly* Carroll écrit :

« Viewed in ordinary light, the freshly laid egg belies none of the dramatic events unfolding within it. Tool kit genes, stirred into action by fertilization, are starting to mark out the geography of the developing embryo. While all cells in the growing embryo contain the same DNA (and the same genes), the tool kit genes become active only in parts of the embryo and only at particular times in development. We can see their on/off patterns with powerful technologies that light up their RNA or protein products within embryos and developing body parts. These patterns reflect the order and logic of the making of the animal. »¹⁶¹

Tel qu'on le remarque dans le titre du chapitre et de la section d'où cette citation est tirée, Carroll parle du développement comme d'un processus de fabrication (*making*) ou de construction. À la fin de ce chapitre il écrit :

« Just as in the construction of a building, where there is an order to the sequence of steps – the foundation is poured, the supporting walls and beams erected, the floors laid, major ducts placed, plumbing, electricity, drywall installed, etc.- there is an order to *building animals*, from *the making of the basic body plan* to the fine detailing of the individual body parts. And, from the logic of this order, we then understand how monstrosities result when the operation of a tool kit gene is damaged by mutation. When a step is omitted, all dependent steps are abnormal. »¹⁶² [mes italiques]

L'analogie entre développement et la construction (*construction, building*) est fréquemment utilisée dans son ouvrage. La formation du corps de l'organisme traverse plusieurs étapes, de la formation des axes de symétrie, à la formation des tissus, aux sous-divisions du cerveau, à la formation des parties, des membres et des os, jusqu'à la détermination des détails, comme les motifs qu'on retrouve sur les ailes des papillons (voir Chapitre 1). Pendant le

¹⁶¹ (Carroll 2005b, pp. 91, 94)

¹⁶² (Carroll 2005b, p. 106)

développement, on remarque ainsi une complexification croissante qui s'effectue à travers la différenciation au niveau des cellules (voir chapitre 1). Or, le « moteur » de cette différenciation continue qui travers les différentes étapes du développement jusqu'à la forme adulte se situe au niveau des « commutateurs génétiques » (*genetic switches*) qui agissent sur les gènes Hox, qui sont formés de « séquences signature » (*signature sequence*), déterminant la manière dont ils sont exprimés. Ces commutateurs contrôlent les modèles (*patterns*) selon lesquels les gènes Hox s'expriment pendant le développement. Bien entendu, il ne faut pas oublier des caractéristiques spécifiques du développement animal, comme la modularité qui contribue à la spécialisation, la spécification des parties du corps de manière quasi-indépendante. Pour Carroll, l'expression entière des gènes de la boîte à outils est la somme de l'expression de plusieurs parties, de parties individuées qui sont contrôlées par les commutateurs¹⁶³ : « the building of bodies and body parts is accomplished by the sum of operations governed by individual switches. »¹⁶⁴

C'est alors une perspective mécaniste du développement qui nous permet de comprendre comment toutes ces activités se réalisent afin de former un organisme adulte. Comment les gènes, les cellules « savent » -elles quoi faire afin de permettre la construction d'un corps animal spécifique? Carroll répondra qu'il y a au niveau des gènes, qui semblent être considérées comme des entités dans ce cas, des espèces d'instructions qui leur permet de diriger le développement. Afin de pouvoir observer cela, il crée une analogie avec le système GPS (*global positioning system*), un dispositif qu'on retrouve dans les automobiles, les bateaux ou les avions qui nous permet d'obtenir un repère de positionnement en intégrant de multiples entrants (*inputs*). Ainsi, tel un GPS, les commutateurs intègrent des données par rapport à leur positionnement dans l'embryon tenant compte des indicateurs géographiques de positionnement comme la longitude, la latitude, l'altitude la profondeur, et ils dictent ainsi aux gènes où ils doivent s'activer (*on*) ou se désactiver (*off*).¹⁶⁵ Pour observer cela, on utilise la technique des cartographies du destin mentionnée dans le Chapitre 1. À l'aide de teinture, on marque les parties du corps qui nous intéressent, ce qui nous permet d'observer leur développement depuis le début, à la fertilisation,

¹⁶³ (Carroll 2005b, p. 123)

¹⁶⁴ (Carroll 2005b, p. 124)

¹⁶⁵ (Carroll 2005b, p. 114)

jusqu'à la forme adulte. De cette manière, on peut également faire des modifications pendant que les processus développementaux sont en train de se déployer afin d'observer comment cela affecte les conditions terminales, dans ce cas-ci, le phénotype adulte. Effectuer de telles modifications nous permet de mieux comprendre le rôle des entités observées ainsi que les activités qui sont à l'œuvre dans le développement.

D'ailleurs, lorsque le phénotype adulte ne ressemble pas à ce qui est obtenu habituellement, on considère qu'il y a eu une mutation pendant les stades du développement. Il est ainsi du cas de l'*antennapedia*, une mutation observée chez la mouche à fruit qui mène au développement des pattes à l'endroit des antennes. En effet, dans cet exemple, il y a une expression ectopique des gènes responsables du développement, ils s'expriment au mauvais endroit. De même, une autre mutation chez la mouche à fruits, sur le gène *Ultrabithorax* ou *Ubx*, peut mener à un dédoublement des ailes sur la cage thoracique de la drosophile. Le phénotype adulte de la mouche à fruit aura ainsi une paire supplémentaire d'ailes. Ces mutants se nomment des « mutant homéotiques » et ils ont joué un rôle important dans la découverte des gènes Hox. On voit ainsi, comment des altérations au niveau du phénotype adulte peuvent être tracées à des mutations au niveau des gènes Hox. Le lien entre les mutations génétiques et les changements au niveau phénotypiques est souligné par Carroll dans son article *Evolution on two levels : On genes and on form*, où il soutient que l'évolution de l'anatomie animale est gouvernée par des changements régulatoires dans l'expression génétique.¹⁶⁶ En d'autres mots, le changement au niveau de la forme animale durant l'évolution serait expliqué par des changements au niveau de l'expression génétique. Ce sont les deux niveaux, le niveau génétique et le niveau du phénotype adulte.

Ainsi, si de manière simplifiée on conçoit le génotype comme un entrant (*input*) et le phénotype comme un (*output*), le développement étant ce qui se passe entre ces deux points, ce qui nous permet de passer de l'un à l'autre, alors ce sont des changements au niveau de l'entrant et durant le développement qui permet d'expliquer l'obtention du phénotype adulte. Cette manière de concevoir le développement, et à travers cela l'évolution de la forme animale, s'inscrit dans la perspective mécaniste qui a été décrite dans la section précédente. Ce que l'on

¹⁶⁶ (Carroll 2005a)

cherche à expliquer est l'obtention du phénotype adulte, ainsi que le changement de forme chez ce-dernier. Afin de réaliser cette tâche, l'on détermine des conditions initiales, de départ et des activités qui ont lieu pendant le développement nous permettant de passer d'un stade à un autre du développement. Des modifications au sein de ces conditions mènent à des modifications dans les conditions terminales, affectant ainsi sa régularité. Les conditions changent et par conséquent le résultat change aussi.

Les commutateurs sont composés de séquences génétiques qui peuvent se combiner de manière aléatoire à l'infini. Ces séquences influencent l'expression génétique des gènes Hox. Si les séquences signature qui composent les commutateurs génétiques changent en se recombinant, la manière dont les gènes qui en sont influencés s'expriment, change également. Ces séquences signature et les commutateurs sont à la base du développement. Ce sont les commutateurs qui enclenchent les différentes étapes du processus développemental, qui s'en suivent jusqu'à la réalisation de la forme adulte. Ils mettent à *on* ou à *off* l'expression d'un certain gène. Par exemple, pour fabriquer des lignes sur la fourrure d'un animal, les parties où il y a la ligne, le gène est activé, alors que les parties où il n'y a pas de ligne le gène est inhibé. L'expression génétique suit les coordonnées qui sont captées par les GPS génétiques, par exemple : il y a expression de 0° W à 60° W, inhibition de 40° à 60° W et inhibition de 30° W à 30° E. L'expression du gène formera une ligne en suivant la combinaison de toutes ces coordonnées. S'il y a un changement au niveau des commutateurs, les coordonnées changent et la ligne sur la fourrure sera différente.

4. L'évolution est une bricoleuse

4.1. Actualisation du projet de Jacob et Monod

Sean B. Carroll effectue une actualisation de la conception de l'évolution que proposaient Jacob et Monod. En effet, les découvertes de Jacob et Monod ont permis le développement d'une nouvelle discipline : la biologie moléculaire. Il s'agit d'une nouvelle vision du vivant pour l'époque, qui tente de chasser toute trace de vitalisme et d'explication finaliste, introduisant des concepts jusqu'alors étrangers à la biologie, comme celui d'« information » ou celui de « code

». ¹⁶⁷ Leur découverte du modèle de l'opéron, ensemble de gènes regroupés sur un chromosome et soumis à une même régulation, est venue répondre à une paradoxe soulevé par les généticiens des années 30 : comment des cellules qui portent les mêmes gènes peuvent-elles avoir des fonctions différentes? Le modèle de l'opéron nous a permis de comprendre le rôle des gènes dans la détermination des caractéristiques structurales et fonctionnelles des organismes vivants. Cependant, un autre paradoxe a été soulevé : Comment expliquer la différenciation cellulaire si toutes les cellules d'un animal complexe ont le même nombre de chromosomes et portent les mêmes gènes? Cette question nous rappelle la question essentielle de la biologie développementale qui a été mentionnée dans le chapitre précédant (Voir section 3.2. La biologie développementale, Chapitre 1). C'est à ce paradoxe que Carroll tentera de répondre en faisant appel à des découvertes récentes en biologie moléculaire, plus précisément les gènes Hox.

Carroll tente de comprendre comment on peut arriver à des physiologies différentes en partant des mêmes gènes. En effet, la découverte des gènes de la boîte à outils génétique nous a permis de comprendre que ce sont à peu près les mêmes gènes qui sont à l'œuvre dans le monde animal. Tel qu'expliqué dans le premier chapitre, les gènes nous permettent également de retracer l'histoire évolutive de l'espèce. Le fait de trouver les mêmes gènes à travers le règne animal vient confirmer l'origine commune de ces espèces. Pour Carroll, ce sont des différences dans la manière d'utiliser les mêmes gènes qui nous permet de comprendre et d'expliquer la complexité croissante des morphologies animales dans l'histoire de l'évolution. C'est en ce sens que le biologiste américain affirmera que l'évolution n'est qu'une question de vieux gènes qui apprennent de nouveaux « trucs » : « Evolution of form is very much a matter of teaching very old genes new tricks! » ¹⁶⁸ La nouveauté est une recombinaison de matériaux qui sont déjà en place. Les différences aux niveau physiologique sont dues à des modifications aléatoires des commandes qui sont envoyés aux gènes et qui déterminent leur expression.

L'exemple de l'évolution de l'œil est très utile afin de comprendre cette idée. En effet, avant la découverte des gènes Hox, on pensait que l'œil avait été réinventé à nouveau chez tous les animaux qui en possèdent, comme si les yeux des humains, ceux des chats, ceux des insectes,

¹⁶⁷ (Morange 2002, pp. 12-14)

¹⁶⁸ (Carroll 2005b, p. 136)

ceux des pétoncles et ceux des nautilus, qui sont tous des types d'yeux différents, avaient été inventés à nouveau pour chaque espèce et avaient évolué séparément. Or, depuis la découverte des gènes Hox, on sait qu'il s'agit du même gène qui est impliqué dans le développement de l'œil, plus spécifiquement le gène Pax6. Chez tous les animaux qui possèdent des yeux, le gène Pax 6 est présent et il est responsable du développement de l'œil. Lorsque ce gène est absent ou défectueux, il y a également une absence d'yeux ou une malformation à ce niveau. Cette découverte change notre perception de l'évolution car elle suggère que l'œil ne soit pas réinventé à nouveau pour chaque animal, l'évolution de l'œil aurait la même origine pour tous les animaux qui possèdent des yeux. Les différences physiologiques entre les différents types d'yeux s'expliquent par des différences dans la manière dont le gène Pax 6 et les autres gènes responsables du développement de l'œil, sont utilisés. Comme on trouve les gènes Hox à travers différentes espèces animales, ils ont une importance évolutive cruciale. L'explication de l'évolution de la forme animale qu'offre Carroll vient ainsi répondre au paradoxe de la diversité animale, soulevé par les découvertes de Monod et Jacob, l'enrichissant des découvertes récentes en biologie moléculaire. La perspective de Carroll est une actualisation de l'hypothèse qu'ont développée Jacob et Monod dans les années 70.

4.2. Le secret de la vie

Jacob et Monod, ainsi que André Lwoff, ont tous reçu le prix Nobel de médecine et physiologie en 1965 pour leurs découvertes sur la régulation de l'expression des gènes, pour la découverte du modèle de l'opéron, mentionné plus haut, et pour le développement de la théorie allostérique, étroitement liée au modèle de l'opéron.¹⁶⁹ Or, pour Monod la théorie allostérique représentait la découverte du deuxième « secret de la vie », le premier étant la découverte de la structure en double hélice de l'ADN.¹⁷⁰ Il s'agit d'une théorie qui explique la régulation allostérique, c'est-à-dire la manière dont une molécule, une hormone, un métabolite, une petite protéine peuvent se fixer à une autre protéine et en modifier les propriétés en la déformant.¹⁷¹

¹⁶⁹ (Morange 2002, pp. 50-51, p. 96)

¹⁷⁰ (Morange 2002, pp. 50-51)

¹⁷¹ (Morange 2002, p. 51)

Pour Monod, cette théorie expliquait la possibilité indéfinie de régulation qui serait la source des capacités extraordinaires de régulation et d'adaptation des êtres vivants.¹⁷² Les protéines allostériques seraient porteuses du pouvoir téléonomique des êtres vivants, c'est ce qui nous permet de comprendre l'apparence de finalité de leurs comportements.¹⁷³ Cette théorie nous permet de lever le voile de la téléologie, qui empêchait les biologistes de comprendre le fonctionnement des êtres vivants.

En effet, Monod avait une conception particulière des recherches en biologie. Pour lui, ainsi que pour beaucoup de biologistes moléculaires, le type d'explication recherchés en biologie devrait se concevoir en miroir avec le type d'explication que l'on retrouve dans les sciences physiques et chimiques. La biologie devait faire ce que les sciences physiques ont fait à l'époque de Newton et de Galilée lorsqu'elles ont rejeté la physique aristotélicienne.¹⁷⁴ En ce sens, la conception de la biologie de Monod semble se situer dans la même veine que la science chez Craver, Darden et Machammer qui traçaient une continuité historique de la science à partir de la révolution scientifique jusqu'à aujourd'hui. D'ailleurs, la biologie devait éliminer toute explication téléologique pour Monod. Le recours à la téléologie n'était justifié qu'en raison d'un manque de connaissance ou d'observations. Ainsi, le progrès scientifique en biologie serait associé à la réduction des phénomènes biologiques aux lois de la physique et de la chimie, et ainsi à l'élimination graduelle de la téléologie.¹⁷⁵ Ce qu'on expliquait par la téléologie en biologie pourrait ultimement être expliqué par des lois de la physique ou de la chimie, il n'est qu'une question de progrès des connaissances. Ce n'est que notre ignorance à ce sujet qui nous oblige de faire recours à la téléologie. Monod reconnaît qu'il existe une tendance des êtres vivants à se diriger vers un but et que cela peut effectivement sembler étonnant, mais il ne s'agit que d'une illusion. Cette tendance des êtres vivants n'est qu'une conséquence du hasard et de la nécessité, piliers conceptuels de sa conception de l'évolution.

¹⁷² (Morange 2002, p. 52)

¹⁷³ (Morange 2002, p. 52)

¹⁷⁴ (Morange 2015, p. 381)

¹⁷⁵ (Lenoir 1982, pp.7-8)

Ainsi, le modèle de l'opéron et la théorie allostérique, qui nous offrent une explication de la régulation génétique, nous dévoilent le « secret de la vie » selon Monod, car elles nous permettent de comprendre et d'expliquer le fonctionnement des organismes sans avoir recours à la téléologie. Ce sont les activités des protéines, agents moléculaires essentiels qui nous permettent d'expliquer les performances téléologiques des organismes.¹⁷⁶ Les protéines ont des propriétés qui permettent de créer un réseau cybernétique, c'est-à-dire un réseau de relations, d'interactions qui contrôlent le développement de l'organisme. Pour Monod, les organismes sont des machines dans lesquels se déploient des cascades d'évènements chimiques en une unité fonctionnelle, cohérente et intégrée, qui se construit elle-même à travers ces interactions constructives internes. La science peut rendre compte de ce réseau cybernétique sans faire appel à des forces qui dépasseraient son domaine.¹⁷⁷ Il serait ainsi possible maintenant, d'expliquer ce caractère téléologique des êtres vivants en ayant recours seulement à des lois de la physique et de la chimie.

Monod témoignait une grande admiration pour la physique, est c'est probablement ce qui a influencé sa conception du progrès scientifique en biologie également. Néanmoins, selon Morange, Monod tentait de construire une biologie non sous le modèle de la physique, mais sous le modèle d'une représentation qu'il avait de la physique, comme il n'était pas si familier avec cette discipline.¹⁷⁸ Cette représentation impliquait une idée de ce qu'est une bonne science. Il s'agit d'une science qui a comme vertus la simplicité et la généralité. On remarque cela dans son approbation de la phrase : « ce qui est vrai pour l'E. coli est également vrai pour l'éléphant »¹⁷⁹. L'importance accordée aux mécanismes génétiques respectent la vertu de simplicité, alors que la valabilité de ces mécanismes pour une grande partie du règne animal, respecte la vertu de la généralité. Ainsi on peut étudier les mécanismes régulateurs chez l'E. coli ou la mouche à

¹⁷⁶ (Monod 1970)

¹⁷⁷ Dans *Hasard et Nécessité*, lorsque Monod parle de téléologie, il semble faire référence au type de téléologie qu'on retrouve dans les conceptions vitalistes ou animistes du monde.

¹⁷⁸ (Morange 2015, p. 382)

¹⁷⁹ Monod ne serait pas l'auteur de cette phrase, mais il l'acceptait complètement. Elle reflétait fidèlement ses pensées (Morange 2015).

fruits et transposer nos connaissances aux autres animaux, comme aux éléphants et aux êtres humains. Les mécanismes régulateurs sont partagés par l'ensemble du règne animal. Étudier l'évolution c'est étudier les mécanismes régulateurs.¹⁸⁰ Il y a chez Monod une réduction du niveau macro de la biologie au niveau micro. Pour expliquer la physiologie des organismes, il faut étudier les mécanismes régulateurs. Cette réduction sera davantage discutée dans la section suivante. D'ailleurs, l'évolution a pour Monod une saveur de progrès. Elle est progressive en termes de complexité, qui se reflète au niveau des mécanismes régulateurs.¹⁸¹

En effet, Monod avait adopté une épistémologie inspirée de celle d'Auguste Comte¹⁸², qui propose une classification des sciences, à la tête de laquelle se retrouve la physique. La biologie, ainsi que les sciences humaines auraient encore du chemin à faire jusqu'à temps d'arriver au même degré de rationalité que la physique. Dans ce modèle, qui devient un guide des recherches scientifiques pour Monod, la physique est un phare. Cette adhésion à l'épistémologie de Comte est également compatible avec le rejet de la téléologie et de la religion que prescrit Monod. Pour Comte, la métaphysique et la religion, auxquelles on associe la téléologie, sont des stades primitifs de la connaissance que nous devons maintenant abandonner car nous en sommes arrivées à un stade supérieur.

4.3. Hasard, nécessité et hérédité

Pour Jacob et Monod, les concepts clefs afin de comprendre l'évolution de la forme sont le hasard, la nécessité et l'hérédité. Les deux premiers concepts seront étudiés davantage par Monod, surtout dans *Hasard et nécessité*, tandis que le troisième sera étudié par Jacob dans *La logique du vivant*. C'est cette perspective de l'évolution qu'adoptera Carroll. (Voir section 2.1. Un exemple commun : l'épinoche à trois épines).

¹⁸⁰ Selon Morange, il s'agit effectivement d'une vision assez réductrice de l'évolution, à laquelle on peut adresser quelques critiques. En effet, elle ne semble pas prendre en compte la dimension contextuelle de l'évolution et pourrait être considérée panglosienne au sens de Gould et Lewontin (voir *Spandrels of San Marco* dans la bibliographie)(Morange 2002)

¹⁸¹ (Morange 2015, pp. 383-384)

¹⁸² (Morange 2002, p.90)

Selon Monod, la science étudie les *invariants*. En biologie, cette *invariance* se retrouve au niveau de l'ADN. Grâce à des mécanismes de reproduction de haute fiabilité, l'ADN est copié très fidèlement d'une génération à une autre et transmis par l'hérédité. L'invariance reproductive est d'ailleurs, l'une des caractéristiques essentielles du monde vivant selon Monod. La mutation est un mauvais fonctionnement de ce mécanisme, une erreur qui survient et qui est recopiée par le même mécanisme. Cette mutation apporte un changement dans les instructions appartenant à une séquence d'ADN, qui change le programme développemental de l'organisme et ainsi sa forme. Adhérant au dogme central de la biologie moléculaire, Monod postule que l'information ne peut aller que de l'ADN vers l'extérieur et jamais en sens inverse, de l'extérieur (ex : l'environnement) vers l'ADN. En ce sens, tout changement de forme doit provenir de l'ADN et ne peut provenir d'un changement induit par l'environnement. Ainsi, le changement de la forme à travers l'évolution est relié à un changement dans le programme d'instructions de l'espèce et de l'organisme qui est, au départ, dû à une erreur dans la reproduction du matériel génétique. L'erreur survenue au hasard devient une nécessité : « le hasard capté, conservé, reproduit par la machinerie de l'invariance est ainsi converti en ordre, règle, nécessité. »¹⁸³

La perspective de Monod du développement animal peut également se comprendre comme une posture réductionniste en biologie car, selon lui, le niveau macroscopique, celui de l'organisme et de ses parties (ex : organes), se réduit ou doit être considéré comme le produit des activités des protéines qui se situent au niveau microscopique, c'est-à-dire au niveau des molécules. Il écrit :

« Il est donc possible que les propriétés *cognitives*¹⁸⁴ des cellules ne soient pas la manifestation directe des facultés discriminatives de quelques protéines, mais n'expriment ces facultés que par voies fort détournées. Il n'en reste pas moins que la construction d'un tissu ou la différenciation d'un organe, phénomènes macroscopiques, doivent être considérés comme la résultante intégrée d'interactions microscopiques multiples dues à des protéines. »¹⁸⁵

¹⁸³ (Monod 1970, p. 128)

¹⁸⁴ Les « propriétés cognitives » sont les propriétés qui nous donnent l'impression que le développement se dirige vers un but.

¹⁸⁵ (Monod 1970, pp. 118-119)

Ainsi, le corps de l'organisme est un produit des activités de protéines, des instructions, de l'information, qui sont inscrites dans les gènes. De plus, Monod conçoit le corps comme « une interprétation univoque d'un message *a priori* partiellement équivoque. »¹⁸⁶ La construction du corps ne serait pas une *création* mais plutôt une *révélation*. Au départ, le corps contiendrait en potentiel plusieurs formes animales. Mais ce potentiel devient de plus en plus limité à mesure que le développement avance. En d'autres mots, plus le développement avance, plus le potentiel de formes que peut prendre l'organisme devient limité. Certaines structures sont éliminées afin de n'en laisser transparaître qu'une. C'est en ce sens qu'on peut dire que la forme de l'animal n'est pas spécifiée à travers le développement, mais elle est *révélée* par élimination d'autres formes possibles. Sean Carroll adoptera cette notion de « potentiel » de Monod. Pour ce dernier, l'ancêtre commun de tous les animaux bilatériens, l'organisme primitif *Urbilateria*, possédait en lui le potentiel de toutes les formes animales qui ont évolué par la suite. Bref, l'organisme est le résultat de l'activité d'un réseau cybernétique au niveau des protéines (niveau microscopique) et ce résultat, la forme du corps adulte, n'est pas quelque chose qui se crée en additionnant de l'information au cours du développement, mais il s'agit de quelque chose qui se délimite par l'élimination des autres possibilités.

Toutefois, il est important de souligner que pour Monod, postuler la réduction du macroscopique au microscopique n'est qu'une stratégie théorique. Selon lui :

« [La] *réduction au microscopique* des phénomènes de la morphogenèse ne constitue pas [...] une théorie de ces phénomènes. Il s'agit plutôt d'une position de principe qui spécifie seulement les termes dans lesquels une théorie devrait être formulée pour qu'on puisse la considérer comme apportant plus qu'une simple description phénoménologique. Ce principe définit le but à atteindre, mais n'éclaire que faiblement la voie à suivre pour y parvenir. »¹⁸⁷

La réduction du macroscopique au microscopique ne serait qu'une extrapolation théorique qui n'a pas elle-même été vérifiée par la science, mais qui semble, du moins, être une stratégie prometteuse afin de continuer à accumuler des connaissances sur la construction des corps des animaux.

¹⁸⁶ (Monod, p. 125)

¹⁸⁷ (Monod, p. 119)

De François Jacob, Carroll reprend la conception de la nouveauté (la nouvelle forme) ainsi que la métaphore de l'évolution comme « bricoleuse » (*tinkerer*). Le biologiste français dépeindra l'évolution comme une bricoleuse afin de s'opposer à une autre métaphore plus vieille, celle de l'évolution comme ingénieure. Il soutient que l'évolution de la forme a ses racines dans l'imperfection et n'est pas aussi parfaite, tel que peut nous laisser entendre la deuxième métaphore. En effet, lorsqu'un ingénieur construit quelque chose, il conçoit un plan, en choisissant les meilleurs matériaux afin d'arriver à fabriquer un produit qui est à la pointe de la perfection selon la technologie disponible à un certain moment dans le temps. François Jacob s'oppose explicitement à cette idée selon laquelle l'évolution tendrait vers la perfection. Il donne à plusieurs reprises des exemples, et insiste sur la présence d'imperfections au sein du monde naturel. Par exemple, dans certaines populations humaines, la moitié des conceptions résulte en un avortement spontané qui a lieu pendant les trois premières semaines de la grossesse, en raison d'un nombre impair de chromosomes, qui résulte à une mauvaise performance de certaines fonctions.¹⁸⁸

L'idée de l'évolution comme bricoleuse est intrinsèquement liée à la définition de la nouveauté comme recombinaison de matériaux qui sont déjà en place. Bricoler c'est prendre des objets disponibles et les agencer de manière à former un tout fonctionnel.

« It [l'évolution par voie de sélection naturelle] works like a tinkerer – a tinkerer who does not know exactly what he is going to produce but uses whatever he finds around him whether it be pieces of string, fragments of wood, or old cardboards; in short it works like a tinkerer who uses everything at his disposal to produce some kind of workable object. »¹⁸⁹

Les nouvelles formes animales résultent d'une recombinaison aléatoire de matériaux qui sont déjà en place : « novelty came from previously unseen association of old material. To create is to recombine. »¹⁹⁰ La reproduction sexuelle, dans laquelle la moitié du matériel génétique de chaque parent se combine en une unité afin de produire des organismes similaires mais pas identiques à leurs parents est une source infinie de variation en raison de laquelle chaque

¹⁸⁸ (Jacob 1977, p. 1165)

¹⁸⁹ (Jacob 1977, p. 1163)

¹⁹⁰ (Jacob 1977, p. 1163)

individu est différent des autres. Cette recombinaison constante du matériel génétique fournit un grand potentiel d'adaptation. Les mutations qui ont lieu peuvent être associées à la cassure d'un chromosome, l'inversement d'un segment d'acide nucléique ou la modification d'un radical chimique.¹⁹¹ Tel que chez Monod ces mutations sont aléatoires et ainsi, il n'y a pas de lien entre les causes de la mutation et ses effets. La mutation ne se produit pas en vertu de l'effet, si l'effet de la mutation est avantageux, ce n'est qu'une contingence.

Les différences dans la forme animales reflètent des différences dans la manière dont les gènes sont utilisés. La recombinaison ne se produit pas au niveau des gènes eux-mêmes, mais au niveau des instructions qui sont appliquées à ces gènes, au niveau de la régulation. C'est une différence des circuits régulatoires et non pas une différence dans les structures chimiques. C'est également en ce sens que Carroll soutiendra que l'évolution de la forme est une question d'apprendre de nouveaux « trucs » à de vieux gènes (voir section 3.1. Actualisation du projet de Jacob et Monod) Tel que chez Monod, pour Jacob, les organismes primitifs, ancêtres des organismes actuels, contenaient en eux le potentiel des formes animales qui ont évolué par la suite :

« [...] Par-delà la diversité des formes et la variété des performances, tous les organismes emploient les mêmes matériaux pour effectuer des réactions similaires. Comme si, dans son ensemble, le monde vivant utilisait toujours les mêmes ingrédients et les mêmes recettes, n'apportant de fantaisie que dans la cuisson et les condiments. Force est donc d'admettre qu'une fois trouvée la recette qui se révélait la meilleure, la nature s'y est tenue au cours de l'évolution. »¹⁹²

Dans la perspective de Jacob, une fois que la vie a commencé sur Terre, sous la forme d'un organisme primitif capable de se reproduire, l'évolution qui a suivi s'est faite par une altération des composantes qui étaient déjà en place.¹⁹³ Les « blocs de construction » (*building blocks*) du monde vivant existaient déjà chez un organisme primitif, comme les bactéries. La convergence vers un même ancêtre commun des êtres vivants est prouvée par la relation d'homologie (voir section 4.3. L'homologie, Chapitre 1) qu'on retrouve au niveau génétique. Des segments importants d'information génétique sont communs à des espèces

¹⁹¹ (Jacob 1970, p. 11)

¹⁹² (Jacob 1970, p. 22)

¹⁹³ (Jacob 1977, p. 1164)

phylogénétiquement éloignées. Cette information a été conservée après la divergence des espèces d'un même ancêtre commun.

Chaque espèce aurait un programme génétique différent. Pour Carroll, chaque espèce animale a des instructions différentes inscrites dans son génome. Les instructions différentes contribuent à la construction d'espèces différentes.¹⁹⁴ C'est le changement au niveau de ses instructions, au niveau du programme génétique, qui produit un changement dans la forme. La métaphore du programme génétique fut proposée par Jacob afin d'expliquer comment le corps est construit à partir de l'information génétique. Morange définit le programme génétique comme une succession d'états de différenciation chacun étant caractérisé par un patron spécifique d'expression génétique contrôlé par un ensemble de gènes régulateurs.¹⁹⁵ Cette métaphore vise à rendre compte de la cascade d'évènements qui se produisent pendant le développement et qui mènent à la formation du corps de l'organisme en question. Elle s'inspire de la logique des programmes informatiques (dans ce cas, le programme Fortran) et des programmes de lancement de fusées, qui impliquent un compte à rebours et une suite d'étapes nécessaires à la réalisation d'un processus, dans lequel certaines étapes doivent être réalisées afin que celles qui suivent puissent être enclenchées.¹⁹⁶

Malgré toutes les similitudes soulevées entre François Jacob et Jacques Monod concernant l'explication évolutive de la forme, Jacob se distingue de Monod sur le plan épistémologique en ce qui concerne la science. En effet, même si dans *La logique du vivant*, Jacob partage la même perspective rationaliste et optimiste que Monod par rapport à l'avancement de la science, il aurait subi un désillusionnement désabusé et pessimiste dans son deuxième ouvrage majeur *Le jeu des possibles*.¹⁹⁷ Suite à l'échec d'un des modèles biologiques sur lequel il travaillait, Jacob aurait abandonné l'idée selon laquelle la science serait une connaissance progressive visant à une meilleure compréhension du monde extérieur. Dans le deuxième ouvrage, écrit à la suite de cet échec, il place la science au même niveau que les autres activités humaines, comme les arts

¹⁹⁴ (Carroll 2005b, p. 35)

¹⁹⁵ (Morange 2000)

¹⁹⁶ (Morange 2000, p. 405)

¹⁹⁷ (Morange 2000, pp. 408-409)

et la fabrication de mythes. Toutes ces activités feraient appel à l'imagination humaine. Dans les arts, comme dans la science ou dans les mythes, l'être humain recombine des pièces de la réalité afin de créer de nouvelles structures, des nouvelles situations ou des nouvelles idées. La science est une manière ancienne de raffiner la perception publique du monde et de fournir une perspective plus compréhensive de la réalité.¹⁹⁸ Bref, la hiérarchie des sciences de Comte s'effondre pour Jacob et fait tomber la science au même rang que d'autres activités humaines. C'est en ce sens qu'on peut affirmer que Jacob ne partage pas le même optimisme par rapport à la science que témoignait son partenaire Monod.

5. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons vu l'explication évolutionnaire de la forme de Sean B. Carroll. Il s'agissait d'une explication qui combine un modèle minimaliste selon lequel il y a un lien direct entre les phénomènes du niveau micro (mutations génétiques) et les phénomènes du niveau macro (changement de la forme) auquel se rajoute une explication mécaniste du développement. Selon cette explication, la forme de l'animal évolue lorsque des changements se produisent dans le programme génétique de l'organisme qui déterminent son développement et modifient sa forme. Carroll affirme effectuer une actualisation du projet de Jacob et Monod, biologistes français des années 70. Ces derniers offrent une explication évolutive réductionniste où le changement de la forme s'effectue au hasard. Voulant émanciper de la religion, en adoptant l'épistémologie d'Auguste Comte, ils rejettent la téléologie, qui serait la marque du manque de connaissances en biologie. Dans l'explication du développement qu'offre Carroll, celui-ci est compris dans un cadre théorique mécaniste, qu'on a étudié à la lumière des travaux de Craver, Darden et Machamer, et qui se caractérise par la recherche des mécanismes à l'œuvre

¹⁹⁸ « Some human activities such as the arts, mythmaking, or the natural sciences may even be viewed as cultural developments in the same direction. The arts constitute, in a sense, efforts to communicate by various means certain aspects of a private representation of the world. Mythmaking aims, among other things, at integrating bits and pieces of information about the world into a coherent public picture. The natural sciences, which received a new impetus at the end of the Renaissance, represent an ancient way of refining the public representation of the world and providing a more comprehensive view of reality. All these activities call on human imagination. All operate by recombining pieces of reality to create new structures, new situations, new ideas (Jacob 1981, Engl. ed., 60). » Citation tirée de (Moranges 2000).

entre un point de départ et un point d'arrivée, ce que l'on cherche à expliquer. Dans ce cas, les gènes seraient un point de départ (*input*) et le phénotype, le point d'arrivée (*output*). Les activités intermédiaires des mécanismes développementaux nous permettraient de passer de l'un à l'autre.

Or, cette manière d'expliquer l'évolution de la forme est centrée sur la génétique. On ne s'intéresse qu'aux mécanismes régulateurs dans lesquels on tente d'ancrer tout phénomène développemental. On peut ainsi se demander si cette réduction des phénomènes biologiques aux phénomènes moléculaires, cette réduction du niveau macroscopique au niveau microscopique, n'est pas une perspective trop étroite. Tel que l'avais souligné Michel Morange, le contexte est crucial lorsqu'on parle d'évolution. Réduire le changement de la forme aux changements dans les mécanismes régulateurs nous fait perdre de vue cet aspect. On pourrait se demander si l'on ne surestime pas la valeur explicative de ces mécanismes régulateurs concernant l'évolution de la forme, sans pour autant réduire leur importance. Les découvertes de Jacob et Monod sont indéniablement essentiels à la compréhension des phénomènes biologique et représentent une contribution capitale pour la biologie. D'autre part, si l'on revient à l'idée du programme explicatif téléomécaniste de Kant, mentionné dans le Chapitre 1, on voit bien comment la perspective mécaniste du développement présentée dans ce chapitre s'y inscrit. Elle comble la partie mécaniste de ce programme. L'organisme est conçu sur le modèle d'un artéfact, comme un produit de l'ingénierie. On apprend sur le fonctionnement des mécanismes développementaux pour ensuite tenter de recréer en théorie le processus développemental. Néanmoins, on pourrait dire qu'il manque toujours quelque chose. On fait souvent usage d'analogies, de métaphores pour expliquer le développement des organismes. On dit que le développement de l'organisme fonctionne *comme* ceci ou *comme* cela. Mais qu'est-ce qu'un organisme? La biologie n'est-elle pas la science des êtres vivants? Et en ce sens, ne doit-elle pas également définir l'objet de son étude? Dans le chapitre 3, on s'intéressera à la téléologie.

Chapitre 3

1. Introduction

Ce chapitre porte sur l'explication téléologique de la nouveauté évolutive (changement de la forme). À la différence de l'explication donnée dans le chapitre précédent, où le développement était compris et expliqué dans un cadre théorique mécaniste, une compréhension téléologique du développement sera exposée dans ce chapitre. Selon de nombreux philosophes, dont Aristote, Kant et Denis Walsh, comprendre et expliquer la nature des organismes nécessite un principe téléologique. Le cadre conceptuel mécaniste ne serait pas suffisant pour cela. Dans ce chapitre nous allons nous intéresser au philosophe de la biologie Denis Walsh qui propose un pluralisme explicatif comprenant les deux types d'explication. Ce dernier argumente en faveur de la pertinence de l'explication téléologique en biologie évolutive développementale s'inspirant des travaux de la biologiste contemporaine Mary-Jane West Eberhard. Dans ce chapitre on verra que la compréhension aristotélicienne des organismes, même si elle a ses origines dans la Grèce Antique, à une époque très différente de la nôtre où la biologie telle qu'on la connaît aujourd'hui n'existait même pas, est néanmoins très pertinente en biologie contemporaine. Le cadre théorique est toujours d'actualité.

La deuxième section aura comme but de bien cerner la spécificité de la téléologie aristotélicienne. Ceci est essentiel afin de mieux comprendre l'explication téléologique actuelle en biologie. Nous allons également nous intéresser à la distinction entre organismes et artéfacts qu'effectue le philosophe Emmanuel Kant dans la *Critique de la faculté de juger*. Ceci est pertinent ici, car c'est par cette distinction que se dégage la particularité des recherches portant sur les organismes et avec cela, la nécessité du principe téléologique pour leur compréhension et leur explication en biologie. Dans cette section nous allons suivre l'analyse d'Aristote et de Kant qu'effectuent André Ariew, philosophe des sciences et de la biologie, de Marjorie Grene, philosophe des sciences et de la biologie, de David Depew, philosophe et historien des sciences et de James Lennox, philosophe de la biologie, spécialiste à la fois d'Aristote et de Darwin. Dans la section 3, nous allons nous intéresser aux travaux de Denis Walsh, philosophe de la biologie, qui postule la nécessité actuelle de l'explication téléologique en biologie

développementale et biologie évolutive. Dans la section 4, nous allons encore nous intéresser à Denis Walsh, mais cette fois, à l'essentialisme évolutif qu'il propose, une sorte d'actualisation de l'essentialisme d'Aristote à la lumière de l'interprétation faite par James Lennox.

2. La téléologie

2.1. La téléologie aristotélicienne

Avant de procéder à une analyse plus détaillée de l'explication téléologique en biologie, il est important de commencer par la distinguer de la téléologie platonicienne afin d'éviter d'éventuelles confusions qui se seraient d'ailleurs produites dans le passé.¹⁹⁹ Parfois ce sont les philosophes eux-mêmes, qui, se disant aristotéliciens incorporent des éléments platoniciens. Dans ce chapitre, c'est plutôt la téléologie aristotélicienne qui nous intéresse. Il est ainsi pertinent de souligner la distinction entre les deux types de téléologie, avant de plonger dans les détails concernant l'actualité de l'explication téléologique en biologie.

Tout d'abord, la téléologie platonicienne et celle aristotélicienne se distinguent par le type de cosmologie qu'elles impliquent.²⁰⁰ La source du mouvement des choses dans l'univers, incluant celui des êtres naturels, n'est pas conçue de la même manière dans les deux cas. Même si pour les deux le mouvement des choses tend vers le bien, chez Platon la source de ce mouvement se trouve à l'extérieur des choses elles-mêmes, chez un être supérieur, tandis que chez Aristote, la source du mouvement est immanente aux êtres naturels.²⁰¹ En effet, pour Platon, l'univers est un artéfact, ainsi que les choses qui s'y trouvent, incluant les êtres naturels. Ces derniers sont les produits de l'art d'un artisan supérieur, le Démonstrateur. Si les choses de la nature sont telles qu'elles sont c'est parce qu'un être intelligent, le Démonstrateur, a placé âme et intelligence dans les choses du monde changeant.²⁰² C'est cette intelligence qui guide et ordonne

¹⁹⁹ Selon Lennox, Leibniz en serait un exemple. Il adopte un langage aristotélicien tout en divisant la nature en deux domaines selon les causes efficientes et les causes finales. (Lennox et Kampourakis 2013, p. 432)

²⁰⁰ (Ariew 2002, p. 11)

²⁰¹ (Ariew 2002)

²⁰² (Lennox et Kampourakis 2013, p. 426)

les choses de la nature afin de produire le meilleur monde naturel possible selon un standard du bien ayant une origine divine.²⁰³ C'est également parce que l'univers lui-même est un artéfact qu'on peut affirmer qu'il existe une priorité de l'art sur la nature selon la téléologie platonicienne.²⁰⁴ La nature se comprend sous le modèle de l'art car la nature elle-même est le produit de l'art. D'ailleurs, la téléologie platonicienne sera présente chez des penseurs créationnistes, dont un des plus notoires est Paley, défenseur de la théologie naturelle.²⁰⁵ La perfection et l'ordre de la nature sera vue comme la preuve de l'existence d'un être supérieur, ingénieur du monde.²⁰⁶

De l'autre côté, la téléologie aristotélicienne est naturaliste et présuppose une priorité de la nature sur l'art.²⁰⁷ Chez Aristote, la nature peut se comprendre sous le modèle de l'art humain, mais elle n'est pas elle-même un artéfact. Ce qui est bien dans la nature ne dépend pas du plan d'un agent rationnel qui lui soit extérieur, mais c'est ce qui est en accord avec la nature. Ainsi, la morphologie d'un animal est la meilleure morphologie que cet animal peut avoir, mais ce n'est pas parce qu'elle a été produite selon le plan d'un agent rationnel, c'est ce qui est mieux pour ce type d'animal en vue de sa survie. C'est cette morphologie qui permet à l'animal de performer ses activités vitales, comme la locomotion par exemple, en vue de s'auto-préserver en tant qu'individu et en tant qu'espèce.²⁰⁸ La téléologie aristotélicienne est une téléologie immanente, elle ne provient pas de l'extérieur. Tel que le souligne Ariew, le développement des

²⁰³ (Lennox et Kampourakis 2013, p. 426)

²⁰⁴ (Lennox et Kampourakis 2013)

²⁰⁵ (Lennox et Kampourakis 2013) (Amundson 2005, p. 54)

²⁰⁶ En effet, l'argument de Paley comporte l'analogie entre les organismes et les artéfacts, l'inférence d'un ingénieur (*designer*) en présence d'un artéfact ayant une organisation particulière et l'idée selon laquelle plus la complexité de l'artéfact est élevée, plus l'ingénieur est complexe. Ainsi, comme les organismes sont des choses qui présentent une certaine complexité dans leur organisation et le fonctionnement de leurs parties comme les artéfacts, et que cette complexité est super-extraordinaire comparativement à celle des artéfacts humains, un ingénieur doit les avoir créées et cet ingénieur doit être d'une intelligence proportionnelle au degré de complexité de ces artéfacts, ce ne peut être que Dieu. (Ariew 2002, pp. 24-25)

²⁰⁷ (Lennox et Kampourakis 2013)

²⁰⁸ (Lennox et Kampourakis 2013)

organismes est une activation d'une potentialité particulière relevant de l'espèce à laquelle l'organisme appartient. Cette activation est un principe interne de changement.²⁰⁹ C'est à ce mouvement qui provient de l'organisme lui-même que fait référence la téléologie aristotélicienne.

D'autre part, chez Aristote, expliquer l'existence des différentes morphologies animales convoque un type d'investigation qu'il nomme *historia*.²¹⁰ Cette investigation implique de supposer que la nature ne fait rien en vain. Selon ce principe, toutes les parties d'un animal ont une utilité pour l'animal. Il n'y a rien qui ne soit pas utile dans le corps d'un animal. Ainsi, la téléologie pour Aristote est toujours reliée à la fonction, à l'utilité. Lorsqu'on donne une explication téléologique, on parle toujours en termes d'utilité pour l'organisme qui possède le trait. Il s'agirait ainsi d'une utilité intrinsèque à l'animal et non pas une utilité extrinsèque pour un être rationnel. Kant abonde dans le sens d'Aristote lorsqu'il souligne la nécessité de postuler un tel principe:

« On sait que ceux qui dissèquent les végétaux et les animaux, pour étudier leur structure et pour pouvoir saisir pour quelles raisons et en vue de quelles fin de telles parties leur ont été données, et pourquoi aussi une telle disposition et une telle liaison de ces parties et précisément cette forme interne admettent comme absolument nécessaire cette maxime : dans une telle créature rien n'est inutile, et ils donnent à cette maxime la même valeur qu'au principe de la science générale de la nature : rien n'arrive au *hasard*. »²¹¹

Pour Grene et Depew, l'une des sources de la confusion entre les deux types de téléologie pourrait être l'interprétation qu'offre Galen, écrivain médical des plus influents pour un millénaire et demi après Aristote.²¹² Ce dernier ne ferait pas de distinction entre un trait qui vient à être dans un but et un trait qui vient à être à travers des causes matérielles mais qui devient utile par la suite. Il aurait transformé le principe selon lequel la nature ne fait rien en vain, en une conviction *a priori* selon laquelle une utilité peut être trouvée pour chaque trait. Selon cette interprétation, on perd l'idée selon laquelle l'utilité des traits est reliée à une cohérence interne

²⁰⁹ (Ariew 2002, p. 11)

²¹⁰ (Lennox et Kampourakis 2013)

²¹¹ (Kant 2000(1790), p. 301)

²¹² (Grene et Depew 2004a, p. 34)

des organismes. De plus, lorsque la téléologie aristotélicienne est confondue avec la téléologie platonicienne, les rapports entre art et nature sont inversés. Dans la perspective aristotélicienne, l'art imite la nature. Si la téléologie aristotélicienne est confondue avec la téléologie platonicienne, ce serait la nature qui imite l'art. La médecine est art, son but est de rétablir la santé chez la personne malade se basant sur la connaissance du fonctionnement du corps. Lorsque le médecin soigne le malade il imite la nature et se substitue à elle pour rétablir la cohérence interne du corps du malade.²¹³ On fait comme si l'organisme est un artéfact, mais il s'agit d'une imitation, alors que si l'on confond ce genre de téléologie avec la téléologie platonicienne, l'organisme devient véritablement un artéfact. Ainsi, la confusion entre ces deux genres de téléologie poserait des problèmes à la distinction entre les organismes et les artéfacts, car la téléologie d'Aristote est spécifique aux organismes et nécessaire à leur compréhension.

2.2. La distinction entre organisme et artéfact²¹⁴

Kant reprend la distinction entre organisme et artéfact que fait Aristote et soutient également la nécessité d'une téléologie spécifique aux organismes en biologie.²¹⁵ En effet, pour Kant, on ne peut pas comprendre et expliquer la nature des organismes que si l'on postule un principe téléologique comme une maxime de la pensée qui guide le chercheur dans l'étude des organismes. Tel que mentionné dans le premier chapitre, Kant propose un programme de recherche qui implique une analyse mécaniste, mais également un principe téléologique. Comme le souligne Philippe Huneman, il s'agit du programme téléomécaniste qui comprend un principe téléologique comme cadre heuristique pour les analyses mécanistes des processus causaux des organismes.²¹⁶ Il faut souligner que pour Kant, la téléologie est une nécessité épistémique sans que cela implique des postulats ontologiques sur les organismes.²¹⁷ Pour Kant

²¹³ (Grene et Depew 2004a)

²¹⁴ Dans cette section je me base sur l'analyse de Grene et Depew (Grene et Depew 2004b), de Philippe Huneman (Huneman 2008), de Denis Walsh (Walsh 2006) (Walsh 2008) ainsi que celle de Timothy Lenoir (Lenoir 1982).

²¹⁵ (Ariew 2002) (Walsh 2006b) (Walsh 2008)

²¹⁶ Pour une analyse détaillée de la notion de téléologie naturelle chez Kant, vous pouvez consulter *Understanding Purpose Kant and the Philosophy of biology*, ouvrage édité par Philippe Huneman (voir bibliographie).

²¹⁷ (Grene et Depew 2004b, pp. 101-102)

les organismes sont des finalités naturelles, mais cela ne se dit qu'en analogie avec le raisonnement humain en termes de finalités.²¹⁸ Ce n'est pas un postulat ontologique. D'ailleurs, tel que le souligne Denis Walsh, l'explication téléologique des organismes est en dehors du domaine de la science pour Kant.²¹⁹ Ce n'est qu'un principe de recherche, on fait *comme si* les organismes étaient des finalités naturelles, mais ce principe ne deviendra jamais un postulat scientifique.

Dans le même ordre d'idées, chez Kant comme chez Aristote, la téléologie propre aux organismes ne provient pas d'un agent rationnel extérieur et elle n'est pas déterminée *a priori*. Elle n'est pas comme la téléologie des figures géométriques ou comme la téléologie des artefacts.²²⁰ En effet, lorsque je trace une figure géométrique (ex. : un triangle équilatéral) la forme de cette figure est harmonieuse et les parties s'insèrent parfaitement dans cette forme (ex. : trois angles de 60 degrés; trois côtés égaux; le triangle peut encore être divisé en d'autres triangles respectant les règles de la géométrie). Il semble y avoir une finalité interne à la figure géométrique, mais cette finalité est une finalité formelle objective déterminée *a priori*. Avant de prendre forme dans l'espace (ex. dessin d'une forme géométrique), la finalité de la figure existe chez un être rationnel. Selon Kant, le monde extérieur à la représentation de la figure est indépendant de la finalité de cette figure qui ne se retrouve que chez l'agent rationnel. L'objet n'instruit en rien l'agent sur la finalité de cette figure²²¹, elle est complètement déterminée par ce dernier.

²¹⁸ C'est notre dépendance d'un raisonnement selon des finalités (moyens-fins) qui nous oblige à voir les organismes de la même manière. (Grene et Depew 2004b, pp. 101-102)

²¹⁹ (Walsh 2017, p. 9)

²²⁰ Selon Ariew, la conclusion de Kant est plus forte que celle d'Aristote. Kant ne suivrait Aristote qu'à moitié. Les deux s'accordent sur l'analogie entre l'art et la nature, c'est-à-dire que l'art explique l'organisation dans la nature. Cependant, l'analogie fonctionnerait dans les deux sens pour Aristote et seulement dans un sens pour Kant. Tandis que chez Aristote l'art est comme la nature et la nature est comme l'art, Kant soutiendrait seulement que la nature est comme l'art. C'est en ce sens que ce dernier postule la nécessité d'un principe téléologique selon lequel nous devons penser la nature *comme si* elle était fabriquée. (Ariew 2002, pp. 22-23)

²²¹ (Kant 2000(1790), p. 281)

Dans le cas des artéfacts, la téléologie provient également d'un agent rationnel. Les artéfacts sont toujours construits selon un plan et servent un but pour l'être humain. Ainsi, la téléologie est externe à l'artéfact (ex. : les montres sont fabriquées pour mesurer le temps). L'utilité de l'artéfact est ce qui détermine son existence, elle est la cause de l'artéfact. Mais, tel que mentionné plus haut, dans le cas des organismes, la téléologie n'est qu'un principe de connaissance. Elle appartient à la faculté de juger réfléchissante et non pas à la faculté de juger déterminante. Ainsi, il s'agit d'une maxime de la pensée, d'un principe qui guide les chercheurs, mais ce n'est pas un principe qui est tiré de l'expérience, ou qui peut être objectivement fondé. Il ne s'applique pas de manière déterminante à la causalité de l'objet comme dans les sciences physiques ou la technique humaine.²²² Il s'agit d'un principe régulateur. Comme chez Jacob et Monod, on retrouve également chez Kant l'agencement des notions de nécessité et de contingence des organismes. Et c'est justement en raison de la part de contingence qui est toujours présente chez les êtres naturels que le concept de fin naturelle ne peut pas s'appliquer de façon dogmatique aux organismes.²²³ La biologie, qui étudie les organismes, est différente de la physique, qui explique les phénomènes à l'étude par des lois extérieures. L'organisme nécessite un autre type d'intelligibilité que celui qui nous permet de comprendre et d'expliquer les lois de la gravitation.²²⁴

C'est en ce sens que Kant dira qu'il ne surgira jamais un quelque Newton qui pourra nous faire comprendre la production d'un brin d'herbe d'après des lois naturelles. Le brin d'herbe ainsi que les autres produits de la nature sont des phénomènes particuliers ayant des caractéristiques propres. En effet, la distinction fondamentale qui nous permet de comprendre et d'expliquer les organismes réside dans la relation de cause à effet. Tel que mentionné plus haut, pour les artéfacts, la cause se situe à l'extérieur de l'objet. L'organisme se distingue en cela que sa cause est en lui-même, il est cause et effet de lui-même.²²⁵ L'organisme ainsi que les autres produits de la nature ne se réduisent pas à leur utilité dans la nature, ou celle que les

²²² (Huneman 2008, p. 297)

²²³(Kant 2000(1790), p. 330, note 1)

²²⁴ (Huneman 2008)

²²⁵ (Huneman 2008)

êtres humains leur accordent. Kant soutient que même si l'on peut dire que l'herbe est pour le mouton, que les sucs de végétaux sont pour se farder ou que le cheval est pour se déplacer, etc., il ne s'agit dans ce cas que d'une utilité relative.²²⁶ Les produits de la nature peuvent effectivement être considérés ainsi, en vue de leur utilité externe, mais ils doivent également être considérés comme des finalités en soi. Les produits de la nature ont une utilité les uns pour les autres, ils sont interreliés dans une cohérence écologique, mais en même temps les uns ne peuvent pas exister sans les autres. Pour que les produits de la nature puissent exister, ils dépendent au moins de manière minimale des autres produits de la nature.²²⁷ Ainsi, on ne peut pas attribuer une finalité externe aux produits de la nature sans que ces produits ne soient d'abord des fins de la nature.

Une finalité naturelle est considérée comme cause et effet d'elle-même sur trois niveaux : de l'espèce, de l'individu et des parties par rapport au tout.²²⁸ L'organisme est cause et effet de soi-même selon l'espèce, car un organisme engendre un organisme de la même espèce. Un arbre engendre un arbre qui engendre un arbre de la même espèce et ainsi de suite. Cette caractéristique des organismes représente la capacité de (re)production²²⁹ des organismes²³⁰. Ici, les organismes sont cause et effet d'eux-mêmes, car il se produisent et se reproduisent eux-mêmes. Les organismes se distinguent également par leur capacité de croître en tant qu'individu, ce qui est différent de l'accroissement mécanique. Cette caractéristique représente la deuxième loi de l'organisation : la corrélation. Les organismes se forment eux-mêmes. Kant donne l'exemple de la plante :

« La plante donne tout d'abord à la matière qu'elle incorpore une qualité spécifique et particulière, que le mécanisme de la nature extérieure ne peut fournir,

²²⁶ (Kant 2000 (1790), p. 285-286)

²²⁷ (Kant 2000(1790), p. 285-286)

²²⁸ (Huneman 2008)

²²⁹ Il s'agit de la première loi de l'organisation.

²³⁰ Il est pertinent de souligner que la Critique de la faculté de juger ne serait pas une théorie de la vie, mais une théorie de l'organisation. Pour Kant, la vie est une analogie qui nous permet de mieux comprendre les organismes, au même titre que l'art (Kant 2000(1790), p. 298, note 3).

et par la suite la plante se forme elle-même, grâce à une substance qui en sa composition est son produit propre. »²³¹

Pour Kant, la capacité des organismes de se former est d'une telle originalité que nul art ne pourrait l'égaliser s'il tentait de décomposer et de reconstituer les êtres naturels.²³² C'est également dans la relation des parties par rapport au tout et vice versa que les organismes sont cause et effets d'eux-mêmes. Chez les organismes, les parties produisent les autres parties pour former le tout, contrairement aux artéfacts, où les parties sont également produites pour le tout, mais elles ne se produisent pas entre elles, un artisan les produit séparément avant de les assembler. On peut penser aux rouages d'une montre où les parties fonctionnent ensemble pour le tout, mais elles ne s'engendrent pas elles-mêmes.²³³ Cette relation fait référence à la troisième loi de l'organisation, la régulation. Ce phénomène est davantage perceptible lorsque le corps se répare lui-même à la suite d'une blessure. Lorsqu'une partie du corps subit une lésion et que cette partie est nécessaire à la conservation des parties voisines, ce manque est compensé par les parties voisines. Dans le même ordre d'idée, les organismes sont dotés d'une force formatrice, à la différence des artéfacts qui sont dotés d'une force motrice.²³⁴²³⁵ Cette force formatrice se trouve derrière ces trois lois qui s'unissent au sein du même phénomène,

²³¹ (Kant 2000(1790), p. 291)

²³² Ainsi pourrait-on conclure que le projet de la biologie évolutive développementale selon lequel on cherche à décomposer et recomposer le développement (voir Chapitre 1) ne pourrait jamais être complété pour Kant.

²³³ (Kant 2000 (1790), p. 297)

²³⁴ (Huneman 2008)

²³⁵ La force formatrice pour Kant est semblable à la *Buildungstrieb* de Blumenbach. L'ontogenèse pour Kant requière la causalité réciproque de l'organisme en tant que cause et effet de lui-même. Cependant, tel que le souligne Richards, il y a une distinction majeure entre Blumenbach et Kant. Pour le premier, cette force formatrice fournit les articulations architectoniques de la matière vivante, elle est une cause téléologique réelle qui peut être connue à travers les fins qu'elle accomplit (Richards 2002, pp. 220-221) Pour Kant, la *bildungstrieb* n'est qu'un concept régulateur de la connaissance. En ce sens, Richards affirme ne pas être en accord avec Lenoir car il y a une division entre Blumenbach et Kant. Le premier ne ferait pas de distinction entre un principe régulateur et un principe constitutif alors que pour le deuxième, il est impossible d'expliquer l'organisation biologique selon des principes non-mécanistes car on quitterait le domaine de la raison pour celui de la poésie. Chez Kant, nous faisons appel à un principe téléologique car les phénomènes organiques ne peuvent pas être réduits aux lois mécanistiques. (Richards 2002, pp. 230-231)

l'autoproduction de l'organisme. Ceci est différent d'une force motrice qui se dépense sans se renouveler soi-même.

3. L'explication téléologique

Pour le philosophe de la biologie Denis Walsh, l'explication téléologique est indispensable afin de comprendre le phénomène de l'évolution adaptative, sans pourtant nier l'importance de l'explication mécaniste. En effet, cette dernière est en mesure de rendre compte des mécanismes du développement nous permettant d'obtenir un effet spécifique, mais elle ne nous permet pas de comprendre pourquoi c'est cet effet et non pas un autre qui a été produit durant le développement. Le domaine de l'explication mécaniste serait celui du « comment » tandis que celui de l'explication téléologique est le « pourquoi ». Afin de pouvoir expliquer l'adaptation et par-là, l'évolution adaptative, nous devons être en mesure de rendre compte de la nature téléologique (*goal-directed*) des organismes qui cherchent constamment à s'autopréserver, maintenant leur survie et favorisant la reproduction. Les organismes maintiennent un état stable qui est considéré comme un but, la survie. En ce sens, l'adaptation est toujours biaisée, elle est à comprendre selon ce but, et n'est pas l'œuvre du hasard, tel qu'on peut le comprendre à la lumière de l'explication mécaniste. Pour Denis Walsh, ce n'est qu'en faisant appel à un cadre théorique essentialiste inspiré d'Aristote qu'on peut effectuer cette distinction qui est cruciale à notre compréhension de l'évolution. De plus, on ne peut rendre compte de la spécificité des organismes qu'en le considérant comme des *finalités naturelles*. Étudier l'évolution au niveau des organismes nous permet d'éclairer des aspects importants de l'évolution qui ne peuvent pas être considérés dans la cadre théorique de l'explication mécaniste. Il s'éloigne ainsi de l'explication qu'offrait Carroll. Denis Walsh justifie la pertinence de ses arguments pour la biologie s'informant de la perspective évolutive développée par Mary Jane West Eberhard, qui souligne l'importance de la plasticité des phénotypes pour l'adaptation et l'évolution. Dans un premier temps on s'intéressera au pluralisme explicatif (miscibilité) que propose Denis Walsh pour ensuite se concentrer davantage sur les distinctions entre l'explication téléologique et l'explication mécaniste.

3.1. Pluralisme explicatif

Afin de prouver la pertinence et l'importance de l'explication téléologique en biologie, Denis Walsh la distingue de l'explication mécaniste²³⁶ en soulignant la spécificité de chacun des deux types d'explication.²³⁷ L'explication téléologique ainsi que l'explication mécaniste sont les deux des explications complètes et autonomes, l'une ne pouvant pas être remplacée par l'autre sans que cela implique une perte au niveau explicatif.²³⁸ De plus, en biologie, les deux types d'explication seraient complémentaires et seraient dans une relation qu'il nomme « miscibilité », terme emprunté de la chimie analytique qui désigne la capacité de certains liquides à être mélangés, sans qu'il reste des résidus ou des frontières entre celles-ci, de manière à former un liquide homogène.²³⁹²⁴⁰ Les deux types d'explication nous permettent de rendre compte des régularités observées durant le développement. Or, le type de régularité qu'explique la perspective mécaniste ne serait pas le même type de régularité qu'explique la perspective téléologique.²⁴¹ Néanmoins, afin de comprendre le développement des organismes, nous devons rendre compte des deux types de régularité.²⁴² L'explication mécaniste rend compte des parties de l'organisme, tandis que l'explication téléologique rend compte de l'organisme comme un tout. À travers la lunette mécaniste, on comprend comment le tout dépend des parties, alors que sous la lunette téléologique, on comprend comment les parties dépendent du tout.²⁴³ Ainsi, pour rendre compte de la spécificité de l'explication téléologique, Denis Walsh défend la thèse de l'émergentisme explicatif, selon laquelle les propriétés des organismes complexes ont une

²³⁶ Il est pertinent de souligner que Denis Walsh se base sur l'explication mécaniste telle qu'elle est décrite par Craver, Darden et Machamer (voir chapitre 2) (Walsh 2012).

²³⁷ (Walsh 2012)

²³⁸ (Walsh 2012)

²³⁹ (Walsh 2013)

²⁴⁰ En effet, l'huile et l'eau ne sont pas des substances qui possèdent cette capacité, car elles ne peuvent pas être mélangées de manière à former un seul liquide homogène.

²⁴¹ (Walsh 2012)

²⁴² (Walsh 2012) (Walsh 2013)

²⁴³ (Walsh 2012)

autonomie explicative par rapport aux propriétés de leurs parties.²⁴⁴ Dans cette section, je vais me concentrer sur la distinction des deux types d'explication pour ensuite m'arrêter sur l'émergentisme explicatif.

La relation de miscibilité entre les deux types d'explication est ce qui permet de voir la pertinence et l'importance de l'explication téléologique en biologie. La critique la plus souvent adressée à l'explication téléologique souligne l'inutilité de ce type d'explication.²⁴⁵ En effet, on considère que l'explication mécaniste rend compte parfaitement du phénomène à expliquer et qu'elle est complète. L'explication téléologique viendrait alors s'y ajouter sans apporter rien de nouveau, elle serait superflue. Ce que l'explication téléologique peut expliquer, l'explication mécaniste peut également expliquer. En d'autres mots, l'explication téléologique pourrait être remplacée par l'explication mécaniste sans qu'il se produise aucune perte au niveau explicatif. Denis Walsh vient contrecarrer cette critique en défendant que l'explication téléologique ne puisse pas être remplacée par l'explication mécaniste sans qu'il y ait une perte au niveau explicatif.²⁴⁶ Les deux types d'explication seraient complets et autonomes, donc non remplaçables l'un par l'autre, s'unissant dans une relation de miscibilité :

« Mechanistic and emergent teleological explanations are miscible in the sense that where both apply, they do so over a single domain of phenomena, not over disjoint domains. There is no boundary between the phenomena to which emergent teleological explanations apply exclusively and the phenomena to which mechanical explanations apply. There are no gaps in the phenomena over which mechanistic explanations apply to be filled by emergent teleological explanations. »²⁴⁷

Dans la perspective mécaniste, une explication est qualifiée de complète lorsqu'elle rend compte d'une invariance et qu'elle fait preuve d'adéquation descriptive (*descriptive adequacy*).²⁴⁸ L'invariance est une sorte de régularité contre-factuelle dans laquelle une relation

²⁴⁴ (Walsh 2013)

²⁴⁵ (Walsh 2012)

²⁴⁶ (Walsh 2012)

²⁴⁷ (Walsh 2013, p. 58)

²⁴⁸ (Walsh 2013, p. 53-54)

entre une cause et un effet est identifiée.²⁴⁹ Si on réussit à expliquer l'effet en citant les causes, dans ce cas-ci, en élucidant les mécanismes à l'œuvre, alors on est en présence d'une explication complète. En d'autres mots, une explication complète, dans la perspective mécaniste serait une explication qui nous permet d'élucider comment un effet est obtenu en citant les causes mécanistes, les mécanismes à l'œuvre. L'invariance fait référence ici à la constance des causes mécanistiques par rapport aux conditions d'arrière-plan dans lesquelles le mécanisme fonctionne ainsi qu'à l'effet qui est obtenu. Cette explication est autonome s'il n'y a pas de perte explicative lorsqu'on la remplace par une autre. On peut dire qu'une explication est remplaçable par une autre dans le cas où une explication à un certain niveau d'organisation peut être remplacée par l'explication à un autre niveau. Une explication au niveau macro peut remplacer une explication au niveau micro, sans qu'il y ait une perte dans la force explicative du phénomène. Les deux explications sont complètes.²⁵⁰

Néanmoins, cela ne fonctionne que dans une perspective mécaniste. En effet, ce n'est qu'en regardant le phénomène sous une lunette mécaniste que des explications à différents niveaux peuvent être remplaçables sans qu'il y ait de perte explicative. Dans le cas des phénomènes relatifs au domaine biologique, plus spécifiquement celui des organismes, la même logique ne fonctionne pas si bien.²⁵¹ Les organismes requièrent, selon Denis Walsh, un niveau

²⁴⁹ (Walsh 2013)

²⁵⁰ (Walsh 2012)

²⁵¹ John Dupré abonde dans le même sens lorsqu'il défend l'émergentisme dans son article *It is not possible to reduce biological explanations to explanations in Chemistry and/or physics*. En effet, ce-dernier donne l'exemple de la fibrose kystique qui serait causée par une mutation sur une certaine séquence d'ADN. Il s'agit d'une explication réductionniste qui réduit l'explication de cette maladie à l'explication de phénomènes physiques et chimiques. Cependant, elle ne prend pas en compte le contexte biologique, qui détermine le degré de sévérité de la maladie. Cette explication serait une explication émergentiste qui ne réduit pas le phénomène à expliquer à la somme des parties. Ce genre d'explication serait nécessaire en biologie tandis que les explications réductionnistes seraient plutôt associées à la physique et à la chimie. Les explications émergentistes nous permettraient de voir comment le *tout* influence les parties tandis que les explications réductionnistes réduisent le *tout* aux activités des parties et sont associées à un cadre théorique mécaniste. De même, Dupré va à l'encontre de la perspective biologique selon laquelle le génome contiendrait en lui toute l'information nécessaire pour construire un organisme, qui a été étudiée dans le deuxième chapitre. Une telle explication ignore l'environnement selon ce-dernier, son

d'explication qui émerge en raison de la spécificité même des phénomènes à expliquer. Pour cela, il défend la thèse de l'émergentisme explicatif, qu'il définit comme il suit :

« *Explanatory emergentism* [...] is the thesis that the properties of complex entities figure in explanations that cannot be replaced, superseded or augmented by explanations that advert to the activities of the system's parts. »²⁵²

Ainsi, Denis Walsh défend une forme de pluralisme explicatif concernant le développement des organismes.²⁵³ C'est au sein de ce pluralisme que l'explication mécaniste et l'explication téléologique se retrouvent dans une relation de miscibilité. Contrairement au cas où l'on ne regarde des phénomènes que sous une lunette mécaniste, n'obtenant ainsi que des explications mécanistes mutuellement non autonomes, l'explication mécaniste et l'explication téléologique sont mutuellement autonomes. Tel que mentionné plus haut, dans la

influence et l'interaction entre l'organisme et l'environnement. (Dupré 2010). D'ailleurs, pour Dupré concevoir l'organisme comme un mécanisme induirait en erreur. C'est dans le même ordre d'idées que pour Denis Walsh, les explications émergentistes se retrouvent au niveau de l'organisme, au niveau du *tout*, qui ne peut pas être réduit à ses parties (Walsh 2013). Ainsi, dans cette perspective qui est commune à John Dupré et à Denis Walsh, la production du phénotype ne peut pas se réduire à l'information contenue dans le génome, il est produit par l'interaction du génome avec l'environnement. Cette perspective est la même que celle défendue par West-Eberhard en biologie développementale. En effet, cette dernière soutient que le débat *nature versus nurture* est un faux débat car il ne serait jamais possible de séparer les deux, compte tenu du fait qu'ils ont évolué réciproquement depuis les débuts de la vie sur la terre (West-Eberhard 2003). En biologie développementale, il existe plusieurs voies qui mènent au développement d'un phénotype. Ce-dernier n'est pas fixé génétiquement, mais il est produit grâce à la plasticité qui permet à l'organisme de conserver un état d'équilibre le menant vers un état final stable. Faire appel à la plasticité comme propriété de l'organisme est une explication émergentiste différente d'une explication qui réduit la production de phénotype à la présence ou à l'absence de certains gènes, mutations, séquences d'ADN etc. Les deux explications de la divergence phénotypique chez l'épinoche, dont la première qui se situe plutôt dans la perspective réductionniste a été étudiée dans le deuxième chapitre et dont la deuxième sera étudiée dans ce chapitre, illustre ces deux approches explicatives. En effet, tel qu'on l'a vu dans le premier cas, la divergence phénotypique chez l'épinoche est expliquée par une mutation au niveau génétique. Le niveau macro, celui de la forme s'explique par le niveau micro de la génétique. Dans le cas de West-Eberhard, il s'agit d'une explication émergentiste car elle fait appel à la plasticité de l'organisme afin d'expliquer la divergence phénotypique chez l'épinoche.

²⁵² (Walsh 2013, p. 50)

²⁵³ (Walsh 2013)

perspective mécaniste, une explication au niveau micro peut être remplacée par une explication au niveau macro, les deux explications étant complètes. Mais, dans les deux explications ne sont pas mutuellement autonomes. L'explication au niveau micro dépend de l'explication au niveau macro et vice versa, car s'il y a une intervention à l'un de ces niveaux, il y a un changement également à l'autre niveau. L'une rend compte de la réalisation au niveau macro d'un état qui est dû à une relation au niveau micro, alors que l'autre rend compte de la manière dont l'état micro réalise une relation au niveau macro : « One is simply the macro-state realization [...] of the micro-state relation [...]; the other is the micro-state realizer of the macro-relation. »²⁵⁴ Dans ce cas, les différents niveaux d'explication sont interreliés. L'intervention à un niveau affecte l'autre niveau. C'est en ce sens que les deux explications mécanistes, du niveau micro et du niveau macro sont mutuellement non-autonomes. Dans ce cas, même s'il y a différentes explications complètes, il ne s'agit pas d'un pluralisme explicatif, car on regarde toujours le phénomène sous une seule et même lunette, celle mécaniste.²⁵⁵

Dans le même ordre d'idées, le pluralisme explicatif entre en jeu lorsqu'on parle d'émergentisme explicatif dû à la nécessité explicative qu'impose la nature du phénomène étudié, dans ce cas-ci le développement de l'organisme.²⁵⁶ Dans le pluralisme explicatif que propose Denis Walsh il y a deux lunettes différentes, la lunette mécaniste et la lunette téléologique. Ces deux lunettes seraient comme deux feuilles d'acétate de différentes couleurs, qui se superposant forment une surface colorée homogène à travers laquelle on observe le phénomène à l'étude. Prises séparément ces lunettes nous dévoilent des aspects différents du phénomène, ce que l'on voit à travers la perspective mécaniste on ne voit pas à travers la perspective téléologique et vice-versa. Dans le cas des organismes, ces deux perspectives sont nécessaires afin d'expliquer le phénomène à l'étude. Par exemple, la respiration a une explication mécaniste, si je cite les mécanismes qui sont à l'œuvre, et une explication téléologique si je fais référence au but de la respiration pour l'organisme.²⁵⁷ Chaque type d'explication rend compte d'une relation d'invariance. Dans le cas de l'explication mécaniste,

²⁵⁴ (Walsh 2012, p. 177)

²⁵⁵ (Walsh 2012)

²⁵⁶ (Walsh 2013)

²⁵⁷ (Walsh 2013, p. 53)

c'est le mécanisme qui est constant et l'effet obtenu dépend des moyens qui le produisent, tandis que dans l'explication téléologique, ce qui est constant est le but, les moyens étant dépendants du but. Afin de comprendre des phénomènes organiques, nous devons rendre compte des deux types d'invariance. L'invariance relative au but des organismes et de leurs parties est intrinsèquement reliée à la nature des organismes qui exige un cadre théorique téléologique afin d'en obtenir une compréhension. Dans le cadre de la biologie, la spécificité de l'objet d'étude exige le pluralisme explicatif.

3.2. Distinctions entre l'explication mécaniste et l'explication téléologique

L'explication téléologique respecte les mêmes prérequis métaphysiques que l'explication mécaniste. À ce titre, son statut d'explication est aussi légitime que celui de l'explication mécaniste. En effet, dans un article Denis Walsh souligne ces prérequis métaphysiques :

« A causal mechanistic explanation comprises two things: (i) a change relating invariance relation between explanans, C, and explanandum, E [...]; (ii) a description, d, of the relation between C and E such that understanding d provides an understanding (elucidation) of why, under the circumstances, the occurrence of c produces e. The mark of causal-mechanistic explanation is invariance plus description. »²⁵⁸

Denis Walsh soutiendra que les deux types d'explication respectent ces conditions. La différence entre les deux réside dans le type d'invariance duquel il est question. Néanmoins, l'explication téléologique fournit également une compréhension adéquate du phénomène à l'étude. Dans les prochains paragraphes, je vais me concentrer sur les deux notions d'invariance faisant ainsi ressortir la spécificité de chaque type d'explication.

Pour commencer, l'invariance dans l'explication mécaniste est différente de celle qu'on retrouve dans l'explication téléologique, car dans le premier cas elle se situe au niveau des mécanismes, alors que dans le deuxième il s'agit d'une constance dans les buts du système.²⁵⁹ Dans l'explication mécaniste, on suppose qu'en présence de conditions contre-factuelles

²⁵⁸ (Walsh 2012, p. 175)

²⁵⁹ (Walsh 2012) (Walsh 2013)

différentes, les causes mécanistes seraient constantes menant à la réalisation de l'évènement. Ainsi, l'évènement qu'on cherche à expliquer est robuste si les causes mécanistes sont constantes, et cela indépendamment du fait que la production de cet évènement soit un but du mécanisme ou pas. On parle alors en termes d'effet. Si l'on intervient au niveau du mécanisme, il y a un changement dans l'effet. De l'autre côté, dans l'explication téléologique, l'invariance se situe au niveau du but. Ainsi, l'évènement étudié est toujours robuste, mais c'est le but qui est considéré comme constant, alors que les causes mécanistes dépendent de ce but. Le but est atteint, peu importe l'ensemble particulier de causes.²⁶⁰ C'est en ce sens que Denis Walsh peut affirmer que les mécanismes et les buts sous-tendent des relations d'invariance différentes. Dans le cas des explications mécanistes, l'effet produit dépend du mécanisme à l'œuvre, alors que dans le cas des explications téléologiques, ce sont les mécanismes déployés qui dépendent du but du système. Ainsi, dans le premier cas, s'il y a une intervention au niveau du mécanisme, il se produit un changement dans l'effet, alors que dans le deuxième cas, il y a un changement dans les mécanismes si l'on intervient au niveau du but. Ce sont deux types de relations d'invariance différents qui méritent une attention égale :

« Mechanistic and purposive invariance relations have the same structure. If the former enter into genuine explanations, the latter should too. Just as there are mechanical explanations that identify the change-involving relation between a mechanism and its effect, there should also be purposive explanations that identify the change-involving invariance relation that holds between a goal and the means to its attainment. »²⁶¹

Dans le même ordre d'idées, il existe un degré de relativité explicative entre les deux types d'explication.²⁶² Alors que l'explication mécaniste se centre sur le mécanisme et est aveugle au « but », l'explication téléologique se centre sur le but et reste indifférente par rapport aux mécanismes. Ainsi, comme la notion de « but » n'est pas compatible avec le cadre théorique de l'explication mécaniste, cette dernière considère tous les effets produits par le mécanisme comme accidentels, elle ne fait pas la distinction entre un effet survenu au hasard et un effet qui

²⁶⁰ (Walsh 2013, p. 52-53)

²⁶¹ (Walsh 2013, p. 53)

²⁶² (Walsh 2013)

relève d'un but.²⁶³ Afin d'illustrer cette distinction, Denis Walsh s'inspire d'un exemple qu'il reprend d'Aristote.²⁶⁴ Ce dernier nous parle d'un homme chargé de collecter des redevances, qui va au marché dans un but qui est différent de celui de son travail et rencontre une personne qui lui donne l'argent qu'il lui devait. Dans ce cas, la récupération de l'argent serait un effet qui est survenu par hasard, car l'homme n'allait pas au marché dans le but de récupérer cet argent. S'il était allé au marché dans le but de récupérer l'argent, alors le fait de récupérer l'argent ne serait pas un hasard, mais il s'agirait d'un effet qui respecte un but. Ainsi, « aller au marché » serait une analogie du mécanisme et « récupérer l'argent », une analogie du but. Si l'homme sait que la personne qui lui doit de l'argent est au marché, « aller au marché » est un moyen qui vise à atteindre le but « récupérer l'argent ». Et, si l'homme va au marché pour un autre but, par exemple se procurer des légumes, et il rencontre la personne qui lui paye sa dette, alors « récupérer l'argent » est survenu au hasard. Si l'on ne considère pas la notion de but, alors même dans le premier cas, où l'homme serait allé au marché afin de récupérer l'argent, l'effet serait produit au hasard.²⁶⁵

²⁶³ (Walsh 2012) (Walsh 2013) (Walsh 2017)

²⁶⁴ (Walsh 2017, p. 6)

²⁶⁵ Denis Walsh fait appel au type téléologique d'explication afin de parler de l'adaptation. En effet, tel qu'on a pu le voir avec l'exemple de l'épinoche dans le deuxième chapitre et tel qu'on le verra avec le même exemple dans ce chapitre, les deux cadres explicatifs donnent des explications différentes de l'adaptation. Tandis que dans le premier cas, l'adaptation, c.à.d. le phénotype adapté à l'environnement du poisson est le résultat du hasard, d'une mutation aléatoire, dans le deuxième cas, elle est due à une altération de la durée développementale grâce à la plasticité de l'organisme qui est une propriété téléologique pour Denis Walsh. Dans cet exemple, le but qui reste invariant est la survie de l'organisme. L'organisme peut prendre plusieurs voies afin d'atteindre ce but. La plasticité permet de maintenir la survie de l'organisme par différents moyens en fonction du contexte. Elle permet le déploiement des moyens qui assurent le maintien de ce but. Les deux nouvelles formes de l'épinoche (divergence phénotypique) permettent à l'épinoche de survivre (but) dans les environnements correspondants. Les différents mécanismes développementaux qui mènent à la réalisation du phénotype adaptatif lui permettant de survivre représentent les différents moyens par lesquels l'épinoche arrive à maintenir sa survie. L'explication téléologique remplit ainsi le premier critère métaphysique d'une explication. Il existe une relation d'invariance relative au changement entre un explanandum E et un explanans C. La survie de l'organisme (E) demeure invariable malgré le changement de

On voit alors comment introduire la notion de « but » nous permet de faire la distinction entre deux situations différentes et de donner une explication de l'évènement qui est plus adéquate. Sous la lunette mécaniste, la téléologie est invisible. Ainsi, si deux évènements se produisent, l'un par hasard et l'autre dans un but, les explications mécanistes vont considérer les deux comme étant le produit du hasard. Dans l'exemple cité plus haut, le fait que l'homme soit allé au marché pour collecter de l'argent ou qu'il soit allé dans un autre but ne change rien à l'explication. L'effet est le même, il a récupéré l'argent, et dans les deux cas, selon la perspective mécaniste il s'agit du hasard. Aristote proposait l'exemple de l'homme qui va au marché afin d'illustrer les déficiences des atomistes présocratiques quant à la compréhension du monde naturel. En effet, les atomistes croyaient que le monde était fait d'atomes et que l'ordre que l'on observe dans le monde serait le produit de hasard et de la nécessité. Selon cette perspective, qui est d'ailleurs empruntée par Jacob et Monod, l'évolution des formes animales est le produit du hasard. Aristote s'opposait à cette idée défendant que les organismes aient une nature téléologique, idée qui sera exposée dans les sections suivantes.²⁶⁶

L'explication mécaniste et l'explication téléologique remplissent ainsi le premier critère métaphysique de l'explication qui a été soulignée plus haut, la relation d'invariance entre les buts et les moyens étant la même dans les deux cas. Or, le deuxième critère est respecté également. L'explication téléologique fournit une compréhension éclairante de la production d'un certain effet, mais au lieu de montrer comment les causes mécanistes C produisent l'effet

phénotype suivant des adaptations différentes à l'environnement qui se produit grâce à la mise en marche de mécanismes développementaux différents (C).

²⁶⁶ Aristote introduit la téléologie pour parler des êtres de la nature afin de montrer que la coïncidence ne peut pas expliquer tous les phénomènes de la nature. Si la pluie détruit les récoltes, l'effet « détruire les récoltes » est effectivement une coïncidence, la pluie n'est pas tombée afin de détruire les récoltes d'une certaine personne. Cependant, dans le cas des organismes, on ne peut pas utiliser la même logique. Si l'on voit apparaître à répétition le même assemblage de dents chez un animal ce n'est pas une coïncidence. On remarque également que les animaux qui possèdent un certain assemblage de dents ont une tendance à survivre, alors que ceux chez qui cet assemblage est différent ont une tendance à ne pas survivre. Pour Aristote, il ne s'agit pas d'une coïncidence. L'organisme possède cet assemblage de dents car c'est ce qui est bon pour lui, Cet assemblage de dents est utile en raison de sa récurrence (Ariew 2002, p. 13).

E, on cherche à élucider pourquoi les causes mécanistes ont été mobilisées afin de produire l'effet à expliquer. Dans les deux cas il s'agit d'une relation causale, mais dans le cas de l'explication mécaniste on démontre comment C produit E, alors que dans l'explication téléologique on montre comment C conduit à E.²⁶⁷ À la différence de l'explication mécaniste, l'explication téléologique ne montre pas comment le mécanisme produit l'effet, mais pourquoi le mécanisme est requis par l'effet. Tel qu'il a été dit plus haut, dans l'explication téléologique, les moyens sont requis par le but (l'effet), alors que dans l'explication mécaniste, les moyens produisent l'effet (but). Ainsi, l'explication téléologique met en lumière qu'il existe plusieurs moyens de parvenir à une fin. Ce qu'elle explique est pourquoi ce sont ces moyens en particulier qui ont été mobilisés et non pas d'autres. Une telle explication est informative et éclairante, car elle montre qu'étant donné que E est un but, C est un moyen efficace de parvenir à E.²⁶⁸ C'est sous cet angle d'approche que fait ses preuves l'explication téléologique. Les deux types d'explications remplissent ainsi les deux critères métaphysiques requis afin d'accéder au statut d'explication.

3.2.1. La nécessité de l'explication téléologique en biologie évolutive

Pour Denis Walsh, l'explication téléologique est indispensable en biologie évolutive, car elle est le mode explicatif de l'adaptation et ainsi de l'évolution adaptative. Afin de soutenir cela, il s'inspire des travaux d'une biologiste contemporaine²⁶⁹, Mary Jane West Eberhard, qui souligne l'importance de la plasticité phénotypique des organismes la décrivant comme une capacité des organismes de répondre de manière adaptative à l'environnement.²⁷⁰ Or, pour Denis Walsh, la plasticité est une propriété téléologique des organismes, car elle permet de maintenir la fonction de l'organisme malgré les perturbations dans le but de garantir sa survie et sa reproduction.²⁷¹ Cette perspective sur l'évolution des espèces rappelle pour Denis Walsh,

²⁶⁷ (Walsh 2012)

²⁶⁸ (Walsh 2013, p. 178)

²⁶⁹ (Walsh 2018) (Walsh 2017) (Walsh 2013) (Walsh 2012) (Walsh 2008) (Walsh 2006a) (Walsh 2006b)

²⁷⁰ (West-Eberhard 2003)

²⁷¹ (Walsh 2018) (Walsh 2017) (Walsh 2013) (Walsh 2008) (Walsh 2006a) (Walsh 2006b)

l'idée des organismes en tant que substances naturelles originaire d'Aristote.²⁷² En effet, selon cette idée, les organismes seraient une unité interactive de matière et de forme qui, maintenue par l'âme de l'organisme qui assure le bon fonctionnement de l'organisme dans son environnement, son mode de vie, contribue à la survie et la reproduction.²⁷³ Dans cette section nous allons nous intéresser à l'importance de la plasticité dans l'explication la nouveauté évolutive selon Denis Walsh, et nous allons voir comment elle prend une forme téléologique.

3.2.2. La plasticité des organismes comme moteur de l'évolution

Contrairement à ce qu'on a vu chez Sean B. Carroll qui propose une approche centrée sur la génétique, où la nouveauté évolutive trouve son origine dans la mutation génétique, dans un changement des instructions du programme génétique, l'approche que défend West-Eberhard est centrée sur l'organisme.²⁷⁴ En effet, dans cette perspective on se situe au niveau individuel et ainsi au niveau de l'organisme.²⁷⁵ La plasticité est définie par la biologiste comme l'habileté d'un organisme de réagir à un entrant environnemental avec un changement dans la forme, l'état, le mouvement ou le ratio de l'activité.²⁷⁶ Pour la biologiste, la plasticité est la plus fondamentale des deux propriétés universelles du vivant, l'autre étant la modularité. Elle permet aux êtres vivants de se reproduire, caractéristique qui distingue leur spécificité.²⁷⁷ La plasticité phénotypique est une habileté des organismes qui leur permet de s'adapter à leur environnement en conservant la fonction de l'organisme ou de ses parties malgré les perturbations qui proviennent soit de l'intérieur, comme des mutations génétiques, soit de l'extérieur, c.-à-d. de l'environnement. Pour West-Eberhard, l'adaptation se fait toujours au niveau du phénotype et même s'il y a une mutation génétique qui mène au développement d'un nouveau trait, c'est la

²⁷² (Walsh 2018) (Walsh 2017) (Walsh 2013) (Walsh 2012) (Walsh 2008) (Walsh 2006a) (Walsh 2006b)

²⁷³ (Lennox 2009) (Lennox et Kampourakis 2013) (Lennox 2001a) (Lennox 2001b)

²⁷⁴ (West Eberhard 2003)

²⁷⁵ Daniel J. Nicholson, biologiste et philosophe de la biologie, souligne le retour de l'organisme en biologie (Nicholson 2014).

²⁷⁶ « Phenotypic plasticity [is] the ability of an organism to react to an environmental input with a change in form, state, movement or rate of activity. » (West-Eberhard 2003, p. 34)

²⁷⁷ (West Eberhard 2003, p. 34)

plasticité qui permet de conserver la fonction, l'intégrité et la viabilité de l'organisme malgré la perturbation. En effet, pour West Eberhard, les gènes sont le plus souvent des suiveurs et non pas des meneurs dans l'évolution.²⁷⁸ Ceci s'oppose directement à une approche qui ressemble à celle de Carroll où les gènes « gouvernent » le développement.

Denis Walsh soutient que la perspective sur l'évolution que nous offre West Eberhard répond à une cadre théorique téléologique.²⁷⁹ La plasticité, que West-Eberhard voit comme indispensable afin de comprendre l'évolution, aurait un mode d'explication téléologique. Ainsi, l'adaptation, que la plasticité explique ne peut se comprendre que sous un cadre théorique téléologique.²⁸⁰ L'adaptation est biaisée en fonction de la survie et la reproduction de l'organisme, ce n'est pas un hasard si le trait qui sera sélectionné contribue à la survie et à la reproduction. Afin de pouvoir expliquer l'adaptation et l'évolution adaptative, nous devons adopter un cadre théorique téléologique et considérer la notion de « but ». Pour Denis Walsh, si la plasticité est requise afin d'expliquer l'évolution, alors son mode d'explication l'est également. Le développement des organismes est irréductiblement téléologique. Ainsi, une biologie évolutive développementale, qui cherche à rendre compte de la nouveauté évolutive en étudiant le développement ne peut se passer de la téléologie. De manière plus spécifique, pour Denis Walsh, la plasticité explique :

« (i) the regularity of development, (ii) the nonrandomness of phenotypic novelties, (iii) the maintenance of phenotypic novelties in a population and (iv) the capacity of organismal development to produce a viable organism typical of its kind, despite the perturbations and genetic and environmental vagaries. »²⁸¹

La plasticité est :

²⁷⁸ (West Eberhard 2003)

²⁷⁹ (Walsh 2018) (Walsh 2017) (Walsh 2013) (Walsh 2012) (Walsh 2008) (Walsh 2006a) (Walsh 2006b)

²⁸⁰ Selon Nicholson, dans l'approche de la génétique moléculaire où le développement est le moyen terme entre le programme génétique et le phénotype, l'héritage, le développement et l'adaptation sont trois processus biologiques différents et autonomes. Une approche organismique se distingue de cela car ces trois processus sont unifiés parce qu'ils sont tous des conséquences des capacités distinctives des organismes comme la plasticité ou la robustesse (Nicholson 2014, pp. 348-349).

²⁸¹ (Walsh 2008, p. 20)

« a manifestation of the goal-directedness of organisms. It is the capacity of an organism to maintain stability by effecting adaptive, compensatory changes to its component developmental processes. »²⁸²

La plasticité est l'habileté des organismes à réguler les processus développementaux, c.-à-d. les causes mécanistiques qui sont étudiées dans la perspective mécaniste, de manière à maintenir la fonctionnalité des parties et du tout. C'est la nature téléologique des organismes qui explique « pourquoi » ces processus ont lieu. Durant le développement, de nombreuses perturbations se produisent, qu'elles soient génétiques ou environnementales. L'explication mécaniste peut certes expliquer les causes mécanistes du développement du phénotype, mais elle ne peut pas expliquer pourquoi ce sont certains phénotypes qui se développent et non pas d'autres. La téléologie explique la cohérence du développement malgré les différences des phénotypes, parmi différentes espèces ou même au sein d'une même population.

La notion d'invariance présente dans l'explication téléologique, dont il a été question plus haut, reflète la relation d'invariance qu'on observe pendant le développement. Le but de l'organisme est la survie et la reproduction.²⁸³ Or, selon Denis Walsh, la plasticité est la capacité des organismes de réguler les pouvoirs causaux de leurs parties composantes (modules) et processus pendant le développement d'une manière qui dirige l'organisme vers l'atteinte d'un état final stable et viable.²⁸⁴ Le but du développement est l'atteinte de cet état stable, viable, qui permet à l'organisme de survivre et de fonctionner dans son environnement et par là de se reproduire. C'est en ce sens que la plasticité nous permet de comprendre la régularité du développement. Peu importe le contexte dans lequel l'organisme se développe ou les mutations aléatoires qui peuvent perturber le développement, sa plasticité permet à l'organisme de conserver son intégrité, sa fonctionnalité.²⁸⁵ La plasticité permet ainsi à l'organisme d'effectuer

²⁸² (Walsh 2008, pp. 20-21)

²⁸³ En fait, tel qu'on le verra plus loin, dans l'essentialisme aristotélicien la survie, par la nutrition, et la reproduction servent en fait le même but, l'auto-préservation.

²⁸⁴ (Walsh 2008, p. 20)

²⁸⁵ Nicholson abonde dans le sens de West Eberhard et celui de Denis Walsh lorsqu'il affirme que la perspective organismique déloge le gène de sa position privilégiée, et restaure la position centrale de l'organisme (Nicholson 2014, p. 349). Dans une perspective génocentrée, il existe une asymétrie entre le rôle des gènes et le rôle de

des changements compensatoires dans le développement qui permettent à l'ontogenèse d'être fonctionnelle. Aussi contradictoire que cela puisse paraître, la plasticité est ce qui permet d'atteindre une certaine robustesse dans le développement ainsi que dans les traits des différentes espèces animales.²⁸⁶

Dans le même ordre d'idées, lorsqu'on étudie l'évolution des organismes au niveau individuel, on voit que l'adaptation ne se produit pas par hasard tel qu'on le supposait dans les explications mécanistes du développement. L'adaptation est toujours comme une espèce d'ajustement que l'organisme doit constamment effectuer en raison des perturbations extérieures dans le but de maintenir l'intégrité de l'organisme, sa survie et sa reproduction. Même dans le cas où il y a une mutation génétique à la source de la nouveauté c'est la plasticité de l'organisme qui permet à l'organisme d'intégrer cette mutation dans le but de produire un phénotype viable. L'adaptation est ainsi toujours biaisée selon ce but.²⁸⁷ La plasticité phénotypique dirige « l'enracinement » d'une nouveauté phénotypique. Selon Denis Walsh, une nouvelle variante du phénotype est toujours dirigée par la plasticité phénotypique.²⁸⁸ Tel que le souligne West-Eberhard, la plasticité de l'organisme est toujours à l'œuvre durant le développement, et l'organisme ne doit pas attendre l'apparition d'une mutation pour que le phénotype change afin d'être plus adapté à son environnement.²⁸⁹ Denis Walsh affirme: « Plasticity is a goal-directed capacity, the ability to bring about changes in form because they are conducive to survival. »²⁹⁰ Le changement dans la forme animale s'explique ainsi dans un cadre théorique téléologique. La nouveauté évolutive est toujours dépendante de sa fonction au sein de l'organisme et contribue à garantir sa survie.

l'environnement. Toute l'importance est accordée aux gènes. Pour West-Eberhard, l'environnement et la génétique ont le même poids dans l'explication du développement. Les deux sont des sources de perturbation pour le développement (West-Eberhard 2003).

²⁸⁶ (Walsh 2006a)

²⁸⁷ (Walsh 2013)

²⁸⁸ (Walsh 2013, p. 60)

²⁸⁹ (West-Eberhard 2003)

²⁹⁰ (Walsh 2013, p. 61)

3.2.2.1. Un exemple commun : l'épinoche à trois épines

Tel que promis dans le chapitre précédent, je vais introduire ici l'explication téléologique de la divergence phénotypique des deux phénotypes de l'épinoche, telle qu'elle est expliquée par West-Eberhard.²⁹¹ À la différence de l'explication offerte par Carroll, West-Eberhard ne traite pas la divergence phénotypique de l'épinoche comme un cas d'évolution parallèle. En effet, ce genre d'évolution suppose, comme chez Carroll, que les deux phénotypes aient évolué de manière indépendante par la sélection naturelle des populations sexuellement isolées. Pour West-Eberhard, les deux phénotypes de l'épinoche ont pu exister avant la spéciation en tant que variation intraspécifique.²⁹² Des recherches portant sur l'ancêtre des deux formes d'épinoche, qui est un poisson anadrome²⁹³, ont montré que ce dernier avait des formes très semblables aux deux phénotypes de l'épinoche à des moments différents de son cycle de vie. Jeune, l'ancêtre de l'épinoche avait une forme limnétique, plus petite avec de gros yeux et qui mange du plancton, et vieux, l'ancêtre de l'épinoche avait une forme benthique, plus grande et qui vit dans le fond de l'eau. La préexistence des deux formes chez l'ancêtre commun de ces deux phénotypes de l'épinoche suggèrerait que la divergence phénotypique ne soit pas le résultat de l'évolution parallèle, mais une altération de la durée développementale (hétérochronie). Ainsi, la petite forme de l'épinoche serait un adulte juvénile et la plus grande forme un adulte de taille normale. Comme l'épinoche est un poisson avec une morphologie très plastique et influençable par l'apprentissage, le retour interactif entre la morphologie, le choix de l'habitat et la spécialisation de la nourriture augmente la divergence entre les phénotypes. La divergence entre les deux phénotypes s'expliquerait ainsi par la plasticité de l'organisme, qui, en réponse aux

²⁹¹ (West-Eberhard 2005)

²⁹² La variation intraspécifique est de la variation phénotypique au sein de la même espèce sans isolement reproductif. Les insectes en sont un exemple. On peut penser aux différents phénotypes des fourmis, comme l'ouvrière et la reine, qui sont en soi très différents, mais qui se développent à partir des œufs identiques. Ce qui détermine la différence entre ces deux phénotypes est le type de nutrition que l'œuf reçoit pendant le stade larvaire. De plus, la sélection naturelle peut agir sur des phénotypes différents au sein de la même espèce en augmentant les différences entre ces phénotypes sans qu'ils soient génétiquement fixés. (West-Eberhard 2003)

²⁹³ Un poisson anadrome est un poisson qui vit et se reproduit dans deux environnements différents, il vit dans la mer, mais il retourne dans les rivières pour se reproduire.

conditions environnementales dans lesquelles l'organisme doit assurer sa survie, aurait favorisé la stabilité d'un phénotype au lieu d'un autre.

4. L'essentialisme évolutif

Denis Walsh inscrit sa défense de la téléologie en biologie dans un débat sur la nature des organismes, l'objet d'étude de la biologie, dont on peut tracer les origines jusqu'en Grèce Antique. Comme on l'a vu au début de ce chapitre, c'est Aristote qui posa les bases de la biologie distinguant la nature propre des organismes, qui ne peut pas s'expliquer strictement à partir de la matière (atomistes) et en les différenciant des artéfacts. Comprendre la nature des organismes requiert un type de téléologie qui leur soit propre. Denis Walsh marche dans les pas d'Aristote et de Kant, qui reprend également la distinction entre artéfact et organisme dans le but de distinguer la spécificité de la biologie par rapport à la physique, qui se traduirait justement par l'exigence d'un genre de téléologie qui est propre au monde naturel. Il effectue une actualisation de l'essentialisme aristotélicien, soulignant la pertinence de la notion de « substances naturelles » en biologie.²⁹⁴ Avant de procéder, il est pertinent de souligner que Denis Walsh conçoit l'essentialisme d'Aristote pour ses vertus explicatives :

« Aristotle's essentialism, then should be seen as an explanatory doctrine, rather than a taxonomic one. Organismal natures play a teleologically basic role in explaining why organisms have the traits they have and why they resemble one another in the ways they do. Natures do not play a role in demarcating natural kinds united by the common possession of structurally identical features. »²⁹⁵

Selon Walsh, les préoccupations auxquelles vient répondre l'essentialisme d'Aristote sont les mêmes que celles de la biologie évolutive développementale d'aujourd'hui. Plus spécifiquement, l'essentialisme cherche à comprendre : (i) la présence des traits, (ii) la récurrence des traits et (iii) la ressemblance parmi les organismes. Denis Walsh base son interprétation d'Aristote sur James Lennox²⁹⁶, spécialiste à la fois d'Aristote et de Darwin. Dans cette section, je vais montrer pourquoi Denis Walsh juge l'essentialisme d'Aristote pertinent

²⁹⁴ (Walsh 2006a)

²⁹⁵ (Walsh 2006a, p. 430)

²⁹⁶ L'article *Form, Essence and Explanation in Aristotle's biology* (Lennox 2009) offre un bon aperçu de l'essentialisme aristotélicien en biologie. Je m'y inspire d'ailleurs dans cette section.

pour la biologie évolutive développementale actuelle en suivant les trois axes explicatifs mentionnés plus haut.

À la différence des artefacts, où la forme et la matière peuvent exister de manière séparée, les organismes sont conçus par Aristote comme une « unité interactive » de forme et de matière.²⁹⁷ Tel que le rappellent Grene et Depew, pour un artefact, la forme (ex : table de chevet) existe avant la matière (ex : le bois) et, est imposée à la matière afin de produire l'objet en question. Or, dans le cas des organismes, la forme ne peut pas exister avant la matière de manière séparée de celle-ci, car les deux sont intrinsèquement reliées.²⁹⁸ Denis Walsh souligne que pour Aristote, la nature d'un organisme est manifestée dans la disposition téléologique à produire et à maintenir une chose vivante capable de remplir ses fonctions vitales d'une manière qui est caractéristique de son *genos* (*kind*)²⁹⁹³⁰⁰. L'unité de forme et de matière chez les organismes est dépendante de la viabilité de l'organisme qui est assurée par le mode de vie de ce dernier dans son environnement.³⁰¹ Ainsi, ce qui est caractéristique d'un *genos* est intrinsèquement relié à la morphologie de l'organisme, qui est dépendante du mode de vie qui garantit la survie de l'organisme dans son environnement. La forme d'un animal, ses traits, sont toujours reliée à une fonction que les traits permettent d'accomplir afin de maintenir la viabilité de l'organisme comme un tout. La matière, qui est représentée ici par les processus développementaux, est un moyen utilisé en vue d'une fin, l'autopréservation de l'organisme.³⁰²

La matière est contrainte par la forme de l'organisme, mais elle exerce également à son tour des contraintes sur la forme, car cette forme est réalisée au sein de cette matière. La morphologie de l'animal serait ainsi le résultat de l'interaction constante entre forme et matière. Or, pour Aristote, tel que le souligne Denis Walsh, la forme de l'organisme est son âme

²⁹⁷ (Walsh 2006a, p. 441)

²⁹⁸ (Grene et Depew 2004a)

²⁹⁹ Denis Walsh utilise la traduction de James Lennox de *genos* et de *eidōs*. Ce dernier traduit ces deux concepts respectivement par « kind » et « form of a kind » (Lennox 2009) (Lennox 2001b).

³⁰⁰ (Walsh 2006a, p. 427)

³⁰¹ (Lennox 2009)

³⁰² (Lennox 2009)

(*psuche*), qui se caractérise par un ensemble particulier de dispositions téléologiques.³⁰³ En effet, l'âme est associée à la réalisation des fonctions vitales, telles que la nutrition, la croissance, la locomotion ou la cognition, dans le cas des humains. Ainsi, selon cette interprétation d'Aristote, la forme de l'organisme organise la matière de manière à permettre la réalisation de ces fonctions qui garantissent la survie de l'organisme. Les traits des organismes, comme la présence de plumes ou la longueur du cou, sont intrinsèquement reliés à la réalisation des fonctions vitales.³⁰⁴ Dépendamment de l'environnement et du mode de vie, les traits des organismes diffèrent. C'est en considérant les similitudes entre ces différences que nous pouvons classer les animaux selon leur *genos* ou leur *eidos*, que nous pouvons traduire par « genre » (*kind*) et « forme d'un genre » (*form of a kind*).³⁰⁵ Par exemple, les oiseaux sont un genre qui est composé d'animaux chez lesquels on trouve des traits comme : avoir des plumes. La « forme de genre s'applique à une catégorie plus petite incluse dans la catégorie du genre.³⁰⁶ Des animaux qui font partie de cette catégorie partagent les traits communs du genre, mais ces traits se différencient encore donnant lieu à différentes formes, comme l'alouette, la grue, le corbeau, etc. Tous ces animaux sont des oiseaux et ils ont des formes différentes au sein du même genre, oiseaux. Bref, la matière et la forme sont interdépendantes au sein de la forme animale et la réalisation des fonctions vitales dans un environnement donné mène au développement de différentes formes d'animaux possédant des traits différents. Ainsi, le poisson afin de survivre et de se reproduire dans son environnement, doit avoir des traits qui lui permettent de bien remplir ses fonctions vitales, comme posséder des nageoires par exemple, qui facilitent le déplacement dans l'eau.

Cependant, avant de défendre la pertinence de l'essentialisme aristotélicien en biologie évolutive développementale, Denis Walsh doit d'abord montrer la compatibilité de ce cadre

³⁰³ « In the *Anima*, Aristotle tells us that the form of an organism is soul (*psuche*). Soul, in turn, can be characterized as a particular set of goal-directed dispositions. »

³⁰⁴ (Lennox 2009)

³⁰⁵ (Lennox 2009)

³⁰⁶ (Lennox 2009) (Walsh 2006a)

théorique avec la théorie de l'évolution.³⁰⁷ L'une des critiques le plus dévastatrices à l'égard de l'essentialisme consiste à nier son pouvoir explicatif concernant l'évolution.³⁰⁸ Or, Denis Walsh soutient que l'essentialisme envers lequel on adresse ces critiques n'est pas le même genre d'essentialisme qu'il défend. Il y aurait deux types d'essentialismes, l'un typologique et l'autre explicatif ou téléologique.³⁰⁹ Walsh se réclame du deuxième. En effet, selon l'essentialisme typologique, les traits des animaux correspondent à la classification des espèces selon Linné. Les animaux appartiendraient à une certaine classe en vertu de leurs traits qui leur accordent un statut de « membre » au sein de cette classe. Selon cette perspective, l'ensemble de traits qui distingue une espèce serait canonique et constituerait l'essence des membres de cette espèce. Or, tel que Lennox et Walsh le soutiennent, l'essentialisme d'Aristote peut être classificatoire, mais n'est pas taxonomique.³¹⁰³¹¹ Pour Aristote, le *genos* et le *eidōs* ne correspondent pas à des niveaux taxonomiques, mais servent à rendre compte des différences et des similitudes entre les animaux. En ce sens, les animaux n'appartiennent pas à un *genos* ou *eidōs* car il y a une identité entre les traits qu'ils possèdent, mais on peut dire d'eux qu'ils sont le même *genos* ou *eidōs* car ils partagent les mêmes différences.³¹² Lorsqu'on parle de *genos* ou de *eidōs* on

³⁰⁷ (Walsh 2006a)

³⁰⁸ Amundson souligne également cette association entre l'essentialisme et le fixisme des espèces, que ce dernier appelle « l'histoire essentialiste » (*essentialism story*). Amundson distingue deux types d'essentialismes, un essentialisme comme doctrine métaphysique *a priori* selon laquelle les essences naturelles sont fixes, éternelles et ne changent pas, et un essentialisme où les essences ne sont pas des stipulations définitionnelles, mais des structures causales sous-jacentes qui expliquent les faits observés à répétition chez les espèces (Amundson 2005, pp.18-20). Pour lui, le premier type d'essentialisme est faux. Il s'agit d'une idée provenant du milieu du 18^e siècle et donc pas d'Aristote. Lorsqu'on associe l'essentialisme au fixisme des espèces, il s'agit d'une histoire fabriquée qui unit le récit biblique de la genèse avec un idéalisme platonicien et l'essentialisme aristotélicien. Le fixisme des espèces n'est pas inhérent à l'essentialisme aristotélicien (Amundson 2005, pp. 34-35). On pourrait ainsi dire que la distinction d'Amundson vient appuyer l'argument de Denis Walsh.

³⁰⁹ (Walsh 2006a)

³¹⁰ (Walsh 2006a)

³¹¹ En effet, Lennox soutient que l'essentialisme d'Aristote peut être classificatoire, mais lorsqu'on cherche à classer les animaux on ne donne pas une explication fonctionnelle des traits (Lennox 2009).

³¹² (Walsh 2006a) (Lennox 2009)

cherche à expliquer les traits de certains groupes d'animaux par rapport aux autres animaux qui n'appartiennent pas à ce groupe.

Des organismes qui se regroupent en *genos* ou *eidos* se distinguent des autres de la même manière. Les traits des organismes ont toujours pour Aristote une explication fonctionnelle.³¹³ Leur forme et leur présence s'expliquent toujours par la fonction que le trait en question permet de réaliser pour l'organisme, et ce, en vertu de contribuer à sa survie et à sa reproduction. Le *genos* ne détermine pas les traits spécifiques que doivent posséder les animaux, mais il impose des contraintes. Les oiseaux ont des plumes, mais le *genos* ne spécifie pas la structure et les proportions des plumes. Ces spécificités sont plutôt visibles au niveau de l'*eidos*, mais dépendent des demandes des différents modes de vie.³¹⁴ Ainsi peut-on dire que des organismes appartiennent à un certain *genos* et *eidos* parce qu'ils remplissent leurs fonctions vitales d'une manière similaire, cela étant relié à l'environnement dans lequel ils vivent. La priorité explicative est accordée à la fonction du trait et non pas à son appartenance à un groupe taxonomique.³¹⁵ Ainsi, les concepts de *genos* et d'*eidos* sont utilisés chez Aristote, afin d'expliquer la récurrence des traits, le fait de trouver les mêmes traits chez les parents et leurs progénitures, et la ressemblance des traits, le degré de ressemblance entre différents genres d'animaux.³¹⁶ À cet égard, Denis Walsh écrit :

« The recurrence of parental traits in offspring is explained by the fact that the natures of the offspring – both formal and material – are inherited from their parents. Resemblances (and differences) among organisms are explained by the degree of specificity of their shared natures. Members of each of the great genera (birds, fish, cetaceans, insects, hard-shelled animals, soft-shelled animals and cephalopods), for example, share very different ways of fulfilling the most basic vital functions. Because of this, members of a great genus resemble each other in very general but fundamental ways. The various more specific 'forms of kind' within the great genera are demarcated by more specific ways of realizing these

³¹³ (Lennox 2009)

³¹⁴ (Walsh 2006a) (Lennox 2009)

³¹⁵ (Lennox 2009)

³¹⁶ (Walsh 2006a, pp. 429-430)

functions, and hence by more specific structural similarities. Aristotle tells us that forms of a kind differ from one another by the ‘more or the less’. »³¹⁷

Le genre « oiseau » implique des caractéristiques comme : avoir des plumes, avoir des ailes, voler, bipède, etc.³¹⁸ Il s’agit de caractéristiques que l’on peut retrouver chez tous les organismes qui sont des oiseaux. Les différences entre les différentes formes du genre oiseau se spécifient au niveau de l’*eidos* et c’est à ce niveau que l’on peut distinguer le canard colvert du flamant rose par exemple. Ces différences s’expriment en termes de « plus ou moins » (*the more or the less*), par exemple, avoir de plus longues ou de moins longues jambes, avoir de plus petites ou de moins petites ailes, etc.³¹⁹ Ces traits de l’organisme seront déterminés en fonction du mode de vie de l’oiseau, et sont cohérents avec les autres traits de l’organisme de manière à former une unité intègre.³²⁰ Ainsi, un oiseau qui trouve sa nourriture au fond de l’eau et qui a de longues jambes va également avoir un plus long cou et un oiseau qui a de petites jambes aura un plus petit cou.³²¹ La longueur du cou est proportionnelle à la longueur des jambes et vice-versa. Suivant cette logique, on pourrait dire que les traits de l’organisme dépendent de la manière dont ils s’adaptent à leur environnement.³²²

Cependant, tel que Denis Walsh le souligne, Aristote n’avait pas envisagé la question de l’adaptation et il n’en parle pas, mais on voit que l’essentialisme téléologique ne serait pas incompatible avec cette question et par conséquent, il n’est pas non plus incompatible avec la théorie de l’évolution.³²³ Tel qu’on l’a vu plus haut, la forme de l’organisme (sa morphologie) n’existe pas indépendamment du mode de vie ou de l’environnement dans lequel l’organisme vit. Ainsi, il serait impossible de dire que l’ensemble de traits qui caractérisent un organisme puisse être expliqués indépendamment de la vie de l’organisme. L’explication du trait est toujours fonctionnelle. De plus, selon Denis Walsh, l’essentialisme d’Aristote n’est pas

³¹⁷ (Walsh 2006a, p. 430)

³¹⁸ (Lennox 2009)

³¹⁹ (Lennox 2001b)

³²⁰ (Lennox 2009)

³²¹ (Lennox 2009, p. 354)

³²² (Lennox 2009, pp. 351-356)

³²³ (Walsh 2006a)

incompatible avec le changement de la forme animale à travers le temps, l'évolution des espèces. Selon Walsh, la confusion entre l'essentialisme typologique et l'essentialisme explicatif se perçoit également dans une confusion au niveau de l'utilisation des termes *genos*, *eidos* et espèces. En effet, le terme *eidos* que Lennox traduit par « forme d'un genre », qui est également la traduction utilisée par Denis Walsh, serait parfois traduit par « forme » et utilisé de manière interchangeable avec le terme « espèce ». Ceci, combiné avec l'idée que l'essence des organismes correspondent à la classification de Linné, mènerait à penser que l'évolution des espèces, donc le changement de la forme animale dans le temps, serait incompatible avec l'essentialisme, qui nous offrirait une perspective plutôt statique de la forme des organismes³²⁴ :

« If an organism's nature consists in its belonging to a particular species, and nature, furthermore, wholly determines an organism's salient features, then it seems natural to suppose that, according to Aristotle's biological essentialism, an organism's salient features are wholly specified by its membership in a particular species. Generations of commentators have thus imputed to Aristotle a form of 'typological essentialism' (Balme [1987]; Lennox [2001c]), according to which there is a single canonical set of unchanging properties that defines a particular species and these properties constitute the essence of its members. »³²⁵

Dans l'interprétation d'Aristote que reprend Denis Walsh, les essences des organismes ne seraient pas un ensemble de traits des organismes en vertu desquels les organismes appartiennent à une certaine espèce. L'essence des organismes est une capacité téléologique immanente dans la structure des organismes.³²⁶

4.1. L'ontologie spéciale des organismes

Comme l'essentialisme d'Aristote est explicatif, on pourrait croire qu'on se situe à un niveau strictement épistémologique. Mais le paradigme explicatif des organismes dans le cadre théorique de l'essentialisme est intrinsèquement relié à l'ontologie des organismes. Comme on l'a vu chez Kant et chez Aristote, les organismes se distinguent des artefacts par leur nature. C'est parce que le cadre théorique mécaniste, ou le paradigme newtonien des sciences physiques

³²⁴ (Walsh 2006a, p. 429)

³²⁵ (Walsh 2006a, p. 429)

³²⁶ (Walsh 2006a, p. 431)

ne rendent pas compte de la spécificité des organismes, de ce qu'ils sont, que nous devons faire appel à la téléologie. Denis Walsh propose une ontologie spéciale des organismes qu'il nomme « ontologie surprise » qui cadre avec cette conception des organismes en tant que finalités ou substances naturelles.³²⁷ Pour ce dernier, les organismes seraient des « agents naturels ». En effet, il effectue une distinction entre une ontologie des objets et une ontologie des agents, les organismes appartenant à la deuxième catégorie.³²⁸ Un agent se distinguerait d'un objet en cela qu'il est lui-même principe des changements qu'il subit, alors que les objets ne changent que parce qu'ils sont affectés par des forces venant de l'extérieur. Dans une théorie de l'objet, l'entité est étudiée en tant qu'elle est affectée par des lois extérieures.³²⁹ S'il n'y a pas d'influence extérieure sur l'objet, ce dernier ne change pas. Dans le changement, l'objet est passif, alors que l'agent est actif. Les agents poursuivent des buts, qu'ils réalisent par le biais de nécessités hypothétiques, ils se donnent à eux-mêmes les normes qui leur permettent d'atteindre leurs buts.³³⁰

Les agents feraient partie de la catégorie des objets processuels, c'est-à-dire des objets qui persistent et s'individuent dans un échange constant d'énergie et de matière avec l'environnement. Mais, ils en sont une catégorie spéciale, car, à la différence des autres objets qui font partie de la même catégorie comme les cyclones et les flammes, ils construisent un ordre intérieur à travers le processus du métabolisme.³³¹ L'organisme est un agent qui se crée et

³²⁷ Denis Walsh défend également un vitalisme méthodologique. Pour lui, l'organisme ferme le fossé entre le vivant et le non-vivant. On pourrait dire qu'il s'agit ici d'un point de rupture avec Kant, pour qui la conception des organismes est une théorie de l'organisation en non de la vie. Tel que souligné plus haut, la vie ne serait qu'une analogie au même titre que l'art (voir note 13).

³²⁸ Nicholson souligne également que le changement de perspective, d'une perspective géocentrée à une perspective organismique, a des implications ontologiques. Pour ce dernier, l'identité d'un organisme reposerait sur le fait qu'il soit toujours en constant changement, ils ne sont pas des choses stables. L'organisme a un rôle actif dans l'évolution (Nicholson 2014).

³²⁹ (Walsh 2018, p. 175)

³³⁰ (Walsh 2018, p. 173)

³³¹ (Walsh 2018)

s'individue³³² lui-même. C'est dans une « lutte métabolique » que surgit l'agent naturel, comme une « surprise ». L'être de l'organisme est identique à ses activités :

« Being an agent [...] consists in an organizationally closed system's capacity to build and maintain itself through the exchange of matter and energy, to differentiate itself from its environment through this capacity, and to exploit its environment in ways that promote its own continued persistence [...] doing so is a condition of its very existence.»³³³

Cette ontologie particulière des organismes est compatible et illustrée par la compréhension de l'évolution offerte par West-Eberhard, qui a été discutée plus haut. Dans leur capacité de s'ajuster en réponse aux conditions environnementales, les organismes régulent leur développement et sont ainsi actifs au sein de l'évolution.³³⁴ Les organismes seraient tous dotés d'un répertoire adaptatif choisissant les options qu'ils déploient face à des conditions environnementales particulières.

5. Conclusion

Dans ce chapitre nous avons étudié l'explication téléologique de l'évolution de la forme. Nous avons d'abord distingué la téléologie aristotélicienne de la téléologie platonicienne, ce qui nous a permis d'apporter de la lumière et d'éviter des confusions qui se sont déjà produites dans l'histoire de la biologie. Nous avons vu que les organismes sont des phénomènes particuliers et que leur connaissance exige un principe téléologique, à la différence des objets

³³² Pour Denis Walsh, un individu est un organisme. Cette conception de l'individualité biologique semble être également sous-entendue en biologie développementale. Dans son article *Symbiosis, Transient Biological Individuality, and Evolutionary Process* (Bouchard 2018), Frédéric Bouchard offre une définition intéressante de l'individualité biologique qui va au-delà de l'individu comme animal ou organisme, c'est-à-dire au-delà d'une individualité biologique qui se base sur l'origine commune des parties de l'organisme. Pour Frédéric Bouchard, l'individualité est une question de degrés, car elle dépend de l'intégration fonctionnelle. Ainsi, deux organismes peuvent former un même individu. L'adaptation n'est ainsi pas reliée à la plasticité de l'organisme, mais à la coopération entre différentes espèces. Peut-être pourrait-on dire que Frédéric Bouchard est plus proche de Kant concernant la notion d'individualité biologique. Il serait intéressant de contraster ces deux conceptions de l'individualité, mais il s'agit d'une question de laquelle je ne peux pas traiter dans le cadre de ce mémoire.

³³³ (Walsh 2018, p. 170)

³³⁴ (Walsh 2018)

d'études de la physique. Nous avons étudié la distinction entre organismes et artéfacts, originaire d'Aristote et reprise par Kant, qui postule un programme de recherche téléomécaniste pour la biologie. Pour ce dernier, les organismes étaient compris comme des *finalités naturelles* par analogie avec la vie et le raisonnement humains. La pertinence actuelle de ce débat en biologie a également été soulignée. Denis Walsh, philosophe de la biologie, reprend les distinctions d'Aristote et de Kant et les actualise en montrant la nécessité d'une explication téléologique en biologie. Cette explication irait se joindre à l'explication mécaniste dans une relation de miscibilité au sein d'un pluralisme explicatif en biologie. Elle serait une explication émergente qui rend compte de l'organisme comme un tout. L'explication téléologique respecte les mêmes prérequis métaphysiques que l'explication mécaniste et devrait ainsi être considérée sur un pied d'égalité. On a également parlé de l'essentialisme évolutif, une actualisation de l'essentialisme aristotélicien en philosophie de la biologie.

À la différence de l'explication de l'évolution de la forme qu'offrait Sean B. Carroll, qui combinait l'idée du programme génétique de Jacob et Monod avec une compréhension mécaniste du développement, l'explication de West-Eberhard ferait appel à un cadre théorique téléologique. Tandis que le changement de la forme pour Carroll était centré sur la génétique, l'explication téléologique met l'accent sur la plasticité du phénotype en effectuant un retour à la notion d'« organisme », la génétique ayant le même poids que l'influence environnementale. En effet, ces deux sources d'influence affecteraient l'organisme, qui dans les deux cas, répond à la suite de ces perturbations en vue de conserver un état d'équilibre viable pour l'organisme. En raison du cadre théorique mécaniste du développement, le phénotype était perçu comme un épiphénomène de l'information génétique. Ainsi, le mécanisme, invariant dans l'explication mécaniste, doit dévier afin de produire un phénotype différent. Cette déviation est expliquée par une erreur qui est recopiée chez les progénitures du porteur. Dans l'explication téléologique, le changement de la forme ne serait pas le produit du hasard, mais il serait toujours biaisé en vue de la survie de l'organisme en tant qu'individu et en tant qu'espèce. Cette explication est compatible avec l'essentialisme d'Aristote que Denis Walsh actualise. L'explication mécaniste reste toujours pertinente car elle nous permet de comprendre comment un phénotype est produit, mais elle ne nous explique pas pourquoi c'est ce phénotype particulier qui a été produit et non pas un autre. Elle serait incomplète si l'on cherche à expliquer le changement de la forme

animale, qu'il s'agisse d'un changement lié à la spéciation ou seulement au changement lié à l'adaptation aux conditions environnementales ou aux mutations génétiques aléatoires chez un individu particulier.

Conclusion

Dans ce mémoire, nous avons analysé les débats philosophiques issus de l'explication évolutionnaire de la forme (chapitre 1), nous avons exposé l'explication mécaniste (chapitre 2) et l'explication téléologique de l'évolution de la forme (chapitre 3). Nous pouvons alors nous reposer la question de ce mémoire : l'explication évolutive peut-elle être une explication exclusivement mécaniste ou doit-elle maintenir des éléments téléologiques? À la suite de l'analyse des deux explications, j'en conclus que non, l'explication évolutionnaire ne peut pas être exclusivement mécaniste, mais elle doit maintenir des éléments téléologiques.

De prime abord, une explication évolutionnaire sans téléologie ne reconnaîtrait pas la nature spécifique des organismes. Comme il a été répété à maintes reprises dans ce mémoire, comprendre et expliquer les organismes nécessite un concept, un principe de recherche téléologique. Ce type de téléologie est intrinsèque aux organismes et elle fait référence à une cohérence interne des parties de l'organisme, elle nous permet de penser l'organisme comme un tout. Tel qu'on l'a vu dans le chapitre 2, pour Aristote, les produits de la nature ne peuvent pas s'expliquer qu'en faisant référence à ce qu'il y a à la fin du processus.³³⁵ C'est en ce sens qu'on peut affirmer que les produits de la nature se comprennent sous le modèle des artefacts. Néanmoins, les produits de la nature ne sont pas des artefacts, car leur cause finale, le but et l'origine de leur existence, ne se trouve pas à l'extérieur de ceux-ci chez un être rationnel comme un artisan, mais elle se trouve en eux-mêmes. C'est également pour cette raison qu'on peut dire que les organismes sont des fins en soi et n'ont pas une utilité externe. Ainsi, même si l'analogie entre la nature et l'art humain nous permet de comprendre le fonctionnement des organismes, le cadre théorique mécaniste où les organismes sont étudiés sous le modèle des artefacts, n'est pas suffisant pour comprendre leur évolution. L'explication mécaniste découpe un phénomène en une tranche de temps, elle est une instanciation d'un mécanisme, mais elle n'explique pas le changement, qui implique la temporalité. D'ailleurs, dans un cadre théorique strictement mécaniste, comme il n'y a pas de principe téléologique du tout, nous serons obligés de soutenir que les organismes sont des artefacts. Sans reconnaître la particularité des organismes comme

³³⁵ (Falcon 2019)

finalités naturelles, comme cause et effet d'eux-mêmes, donc sans téléologie, nous serons obligés de soutenir qu'un être rationnel a fabriqué les organismes de la même manière que les artefacts sont fabriqués. La téléologie aristotélicienne est nécessaire afin de ne pas confondre les organismes avec les artefacts et de les considérer comme objet (ou sujet) de l'évolution.

De plus, tel qu'on l'a vu dans le premier chapitre pour la biologie développementale ou dans le deuxième chapitre portant sur l'explication de la forme chez Sean B. Carroll, même si l'on se réclame d'une explication mécaniste qui ne contient pas de téléologie, on finit quand même par utiliser des mots qui sont issus du cadre conceptuel téléologique. La biologie ne semble pas pouvoir se passer de la téléologie. Ainsi semble-t-on entendre résonner les mots célèbres d'un scientifique anglais : « la téléologie est pour le biologiste comme une maîtresse sans laquelle il ne peut pas vivre, mais avec laquelle il ne veut pas être vu en public ». Peut-être devrions-nous nous poser la même question que James Lennox qui s'intéresse à l'usage intuitif de la téléologie chez les enfants pour parler des animaux : quelle langue devrions-nous parler?³³⁶ L'usage de la téléologie semble être intuitif dans la langue elle-même lorsqu'on étudie la biologie. On pourrait se demander si l'étude de la biologie serait possible sans la téléologie. Carroll compare la construction d'un organisme à la construction d'une maison (voir section 4.2. L'explication mécaniste du développement chez Carroll, Chapitre 2) tel que le fait Aristote. Les deux seraient d'accord pour soutenir que les organismes se construisent de la même manière que les maisons. Néanmoins, sans la distinction entre les organismes et artefacts, l'organisme serait le même genre de chose qu'une maison : un artefact. Carroll omet cette distinction. L'analogie fonctionne très bien à l'exception de cela. Les différentes parties d'une maison sont mises ensemble dans un but, former une maison, de la même manière que les différentes parties de l'organisme s'assemblent pour former l'organisme, le tout. Mais, dans le premier cas, c'est un être rationnel qui a décidé de l'ordre de l'assemblage de ces parties selon un plan déterminé à l'avance en vue de construire un objet qui a une utilité pour les humains, donc une utilité qui est externe à l'objet. Alors que dans le deuxième cas, le tout se forme lui-même pour soi-même et il n'y a pas de plan déterminé à l'avance par un être rationnel, ni une utilité externe déterminée *a priori*. La technique humaine imite la nature dans son activité constructrice, mais il y a une

³³⁶ (Lennox 2013)

priorité de la nature sur l'art chez ce dernier. Cette priorité implique de postuler un principe téléologique pour distinguer les produits de la nature des produits de l'art. Utiliser l'exemple de la maison pour parler des organismes implique de manière implicite la téléologie. De plus, sans distinguer entre la téléologie platonicienne et la téléologie aristotélicienne, les organismes se confondent aux artefacts et cela ne rend pas compte de leur nature d'objet (ou sujet) de l'évolution.

Il faut néanmoins se rappeler que dans l'histoire de la biologie, la téléologie platonicienne a été confondue à la téléologie aristotélicienne des organismes. Les biologistes qui ont été étudiés dans le cadre de ce mémoire et qui ont rejeté la téléologie semblaient avoir une interprétation platonicienne de celle-ci. Ernst Haeckel s'opposait avec force à la téléologie mais ce n'était que parce qu'il associait celle-ci à la religion et donc à un être rationnel supérieur. Monod s'opposait également à la téléologie, mais il associait celle-ci à l'animisme et au vitalisme. Monod également cherchait à se distancier de la religion adoptant la hiérarchie des sciences d'Auguste Comte. Pour ce-dernier, la téléologie en biologie était nécessaire à la manière d'une béquille servant à combler le manque de connaissances. Le progrès de la biologie comme science allait de pair avec l'élimination de la téléologie. On se rappelle également que Jacob rejette la métaphore de l'ingénieur pour la remplacer par celle de l'évolution comme bricoleuse. Il fait cela afin de rejeter l'idée selon laquelle les produits de la nature seraient « parfaits », ils ne sont pas l'œuvre d'un créateur qui a soigneusement choisi des matériaux qu'il a assemblés selon un plan déterminé *a priori* afin de former les organismes. Ainsi, on pourrait dire que tous ces biologistes rejettent la téléologie platonicienne. Néanmoins, ils ne semblent pas prendre en compte la téléologie aristotélicienne des organismes. Par conséquent, il serait juste de dire qu'ils rejettent la téléologie, si l'on précise qu'il s'agit de la téléologie platonicienne, mais s'il n'y a pas de mention explicite de la téléologie aristotélicienne, on ne peut pas dire qu'ils rejettent ce deuxième type de téléologie. Leur compréhension des organismes dans un cadre exclusivement mécaniste n'exclut pas tous les types de téléologie, mais seulement la téléologie platonicienne. Il serait ainsi plus juste de dire que cette compréhension est aveugle à la téléologie aristotélicienne, mais qu'elle ne la rejette pas. Peut-être que ces biologistes s'opposaient avec raison à la téléologie, s'ils y voyaient la marque d'une espèce de créationnisme et que le fait que la téléologie aristotélicienne leur soit échappé entre

les doigts ne soit dû justement qu'à la difficulté d'articuler la nature complexe des organismes qui implique de concilier biologie fonctionnelle et biologie évolutive, nécessité et contingence.

Comparer ces deux types d'explication de l'évolution de la forme nous permet également de voir que derrière les recherches en biologie, il existe toujours un cadre théorique qui détermine l'orientation de celles-ci. Malgré le fait que la distinction entre ces deux cadres théoriques date d'une époque très éloignée de la nôtre où la biologie telle qu'on la connaît aujourd'hui en tant que science n'existait pas encore, elle reste néanmoins très pertinente. Aristote lui-même s'opposait à une explication des produits de la nature comme étant le produit du hasard et de la nécessité, en introduisant la distinction entre les organismes et les artefacts, selon un type de finalité spécifique. De même, West-Eberhard souligne l'importance du cadre théorique qui détermine les recherches en biologie.³³⁷ Des recherches menées dans une perspective génocentrée comme celle de Carroll nous aurait permis d'accumuler beaucoup de connaissances concernant la spéciation, c'est-à-dire la divergence des espèces, mais elle peut également nous empêcher de voir qu'il y a d'autres phénomènes à l'œuvre biaisant les recherches d'une manière qui n'augmente pas notre compréhension de l'évolution des organismes.³³⁸ Ce genre de situation souligne l'importance des fondements philosophiques qui sont toujours à la base des recherches en science et qui délimitent leur portée. Les recherches en sciences se situent dans un contexte théorique déterminé par un programme de recherche reposant sur des postulats heuristiques.³³⁹ Ces postulats peuvent changer mais pour cela, une analyse conceptuelle est nécessaire nous menant ainsi sur le terrain de la philosophie. Néanmoins, même si les hypothèses scientifiques peuvent être invalidées, même si les postulats des cadres théoriques peuvent changer, ce qui est d'ailleurs la marque des connaissances scientifiques, étant donc par là éphémères, peut-être qu'on pourrait quand même affirmer qu'à

³³⁷ (West-Eberhard 2005)

³³⁸ « This approach has produced many insights regarding the process of speciation, but it has created a kind of selective vision that may sometimes overlook the potential contribution of preisolation phenotypic divergence by means of developmental plasticity and its possible consequences for assortative mating and reproductive isolation. Ironically, this emphasis on genetic isolation may impede understanding of the causes of speciation because important genepool or genotypic-cluster differences may come to exist only when reproductive isolation is already well advanced. So, geneticists may end up describing the results of speciation rather than its causes. » (West Eberhard 2005, p. 6549.

³³⁹ (Duchesneau 1984)

la base de ces hypothèses il existe quelque chose d'intemporel qui demeure intact à travers les différentes époques de notre histoire et indifférent à la quantité de données accumulées, qui justifierait la pertinence des distinctions étudiées dans ce mémoire de la Grèce antique à aujourd'hui.

Bibliographie

- Ariew, André (2002). Platonic and Aristotelian roots of teleological arguments. Dans André Ariew, Robert Cummins et Mark Perlman (dir.), *Functions: New Essays in the philosophy of psychology and biology*. New York, États-Unis: Oxford University Press.
- Amundson, Ron (2005). *The changing role of the embryo in Evolutionary thought: Roots of Evo-Devo*. Londres, Angleterre : Cambridge University Press.
- Ayala, Francisco Jose (2019). Evolution. Dans *Encyclopaedia Britannica*, Encyclopaedia Britannica inc. Repréré à <https://www.britannica.com/science/evolution-scientific-theory/The-science-of-evolution>. Consulté le 29 avril 2019.
- Bouchard, Frédéric (2018). Symbiosis, Transient Biological Individuality, and Evolutionary Process. Dans Dupré J. et Nicholson Daniel J. *Everything Flows*. New York, États-Unis: Oxford University Press.
- Brigandt, I. et Griffiths Paul E. (2007). The importance of homology for biology and philosophy. *P.E. Biol Philos* 22: 633. <https://doi.org/10.1007/s10539-007-9094-6>.
- Brigandt, I. (2007). Typology now: homology and the developmental constraints explain evolvability. *Biol Philos* 22: 709. <https://doi.org/10.1007/s10539-007-9089-3>.
- Brigandt, I. (2011). Essays: Homology. Dans *Embryo Project Encyclopedia*. <http://embryo.asu.edu/handle/10776/1754>
- Brigandt, I. (2015). Evolutionary Developmental Biology and the Limits of Philosophical Accounts of Mechanistic Explanation. Dans Braillard Pierre-Alain et Malaterre Christophe (dir.) *Explanation in Biology. History, Philosophy of the Life Sciences*, vol. 11. Springer, Dordrecht. DOI https://doi.org/10.1007/978-94-017-9822-8_7
- Cain, A.J.(2018). Taxonomy. Dans *Encyclopaedia Britannica*. Repréré à <https://www.britannica.com/science/taxonomy>.
- Canguilhem, Georges (1985 (1962)). *Du développement à l'évolution du XIXe siècle*. Paris, France : Presses Universitaires de France.
- Carroll, SB (2008). Evo-Devo and an Expanding Evolutionary Synthesis: A genetic Theory of Morphological Evolution. *Cell Press*, volume 134, Issue 1, pp. 25-36. DOI 10.1016/j.cell.2008.06.030
- Carroll, SB (2005a). Evolution on two levels: On genes and on form. *PLoS Biol* 3(7): e245. DOI: 10.1371/journal.pbio.0030245
- Carroll S.B. (2005b) *Endless forms most beautiful* New York, États-Unis: W. W. Norton & Company.
- Carroll, S.B., Grenier Jennifer K., Weatherbee Scott D. (2005). *From DNA to diversity Molecular genetics and the evolution of animal design*. Angleterre: Blackwell publishing.

- Craver, Carl F., Darden Lindley et Machammer Peter (2000). Thinking of mechanisms. *Philosophy of science*, Vol. 67, No. 1, pp. 1-25.
- Craver, Carl F., Darden Lindley (2013). In search of mechanisms Discoveries across the life sciences. Chicago, États-Unis: The University of Chicago Press.
- Duchesneau, François (1984). La physiologie des Lumières. *Man and Nature*, 2, 139-156. <https://doi.org/10.7202/1011819ar>
- Duchesneau, François (1982). Physiologie des Lumières Empirisme, Modèles et Théories. Hollande : Martinus Nijhoff Publishers.
- Dupré, John (2010). It is not possible to reduce biological explanations in Chemistry in/ or Physics. Dans R. Arp and F.J. Ayala (dir.) *Contemporary debates in philosophy of biology*, John Wiley, pp. 32-47.
- Gilbert, Scott (2004). Fate maps, gene expression maps, and the evidentiary structure of evolutionary developmental biology. Dans M. Laubichler et J. Maienschein (dir.) *From embryology to Evo-Devo A history of Developmental Evolution*. Londres, Angleterre: The MIT Press.
- Gittleman, John L. (2016). Phylogeny. Dans *Encyclopaedia Britannica*, Encyclopaedia Britannica Inc. Repéré à <https://www.britannica.com/science/phylogeny> [consulté le 29 avril 2019].
- Grene M. et Depew D. (2004a). Aristotle and after. Dans M. Grene et D. Depew (dir) *Philosophy of biology: an episodic history*. Londres, Angleterre: Cambridge University Press.
- Grene M. et Depew D. (2004b). The Eighteenth century II Kant and the development of German Biology. Dans M. Grene et D. Depew (dir) *Philosophy of biology: an episodic history*. Londres, Angleterre: Cambridge University Press.
- Gould S.J. et Lewontin R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program. *Proc. R. Soc. Lond. B* 205, 581-598. <https://doi.org/10.1098/rspb.1979.0086>
- Gould, Stephen Jay (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. États-Unis: The Belknap press of Harvard University Press.
- Hall, Brian K. (2012). Evolutionary developmental biology (Evo-Devo): Past, present and future, *Evo Edu Outreach* 5:184–193. DOI 10.1007/s12052-012-0418-x
- HALL, Brian K. (2003a). *Descent with modification: the unity of underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution*, *Biol. Rev.*, 78, pp. 409–433.
- Hall Brian (2003b). Evo-Devo : evolutionary developmental mechanisms. *Int. J. Dev. Biol.* 47: 491-495.
- Huneman, Philippe (2007). *Understanding Purpose Kant and the Philosophy of biology*. New York, États Unis: University of Rochester Press.

- Huneman, Philippe (2008). *Métaphysique et biologie Kant et la constitution du concept d'organisme*. Saint-Estève, France : Éditions Kimé.
- Jacob, F. (1977). Evolution and Tinkering. *Science*, 196(4295), 1161-1166. Repéré à <http://www.jstor.org/stable/1744610>
- Jacob, F. (1970). *La logique du vivant*. France : Éditions Gallimard.
- Kant, Emmanuel (2000(1790)). *Critique de la faculté de juger*. Paris, France : Bibliothèque philosophique J. Vrin.
- Kutschera Ulrich, Levit Georgy S. et Hossfeld Uwe (2019). Ernst Haeckel (1834-1919): The German Darwin and his impact on modern biology. *Theory Biosci.* <https://doi.org/10.1007/s12064-019-00276-4>
- Lennox James G. et Kampourakis Kostas (2013). Biological teleology: The Need for History. Dans Kampourankis Kostas (dir.) *The philosophy of biology a companion to Educators, History, Philosophy and Theory of the Life Sciences 1*. Springer Netherlands. DOI 10.1007/978-94-007-6537-5
- Lennox, James G. (2009). Form, Essence, and Explanation in Aristotle's Biology. Dans Georgios Anagnostopoulos *Blackwell companion to philosophy, A Companion to Aristotle*, pp. 348-367. 10.1002/9781444305661.ch22
- Lennox, James G. (2001a). Are Aristotelian Species Eternal? Dans James G. Lennox, *Aristotle's Philosophy of biology Studies in the Origins of Life Sciences*. Cambridge, Angleterre: Cambridge University Press, pp.127-159.
- Lennox, James G (2001b). Kinds, Forms of Kinds, and the More and the Less in Aristotle's Biology. Dans James G. Lennox, *Aristotle's Philosophy of biology Studies in the Origins of Life Sciences*. Cambridge, Angleterre: Cambridge University Press, pp. 160-181.
- Laubichler, Manfred (2007). Evolutionary developmental biology. Dans David Hull et Michel Ruse, *The Cambridge companion to the Philosophy of Biology*. Londres, Angleterre: Cambridge University Press.
- Laubichler D. Manfred et Maienschein Jane (2007). Introduction dans Manfred D. Laubichler et Maienschein Jane (dir.) *From embryology to evo-devo*, Cambridge, États-Unis: MIT press, pp. 1-13.
- Lenoir, Timothy (1982). The strategies of life Teleology and mechanics in nineteenth-century German biology. Chicago, États-Unis: University of Chicago Press.
- Maienschein Jane (2005). Epigenesis and Preformationism. Dans *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Repéré à <https://plato.stanford.edu/entries/epigenesis/#3> [consulté le 29 avril 2019].
- Monod, Jacques (1970). *Hasard et Nécessité*. Évreux, France : Éditions du seuil.
- Morange, Michel (2002). Les mousquetaires de la nouvelle biologie. *Les génies de la science*, no. 10, pp. 1-96.

- Morange, Michel (2015). Monod and the spirit of molecular biology; Monod et l'esprit de la biologie moléculaire. *Comptes rendus biologiques*, volume 338, Issue 6, p. 380-384. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2015.03.005>
- Morange, Michel (2000). François Jacob's Lab in the seventies: The T-complex and the mouse developmental genetic program. *History and Philosophy of the Life Sciences*, Vol. 22, No. 3, dans *Embryology to Developmental Biology*, pp. 397-411
- Nicoglou, Antonine (2017). The timing of development. Dans Philippe Huneman et Christophe Bouton (dir.), *The time of nature and the Nature of time* Philosophical perspectives of Time in Natural Sciences, Boston Studies in the Philosophy of Science, volume 326, Springer Nature.
- Nicholson, Daniel J. (2014). The return of the organism as a fundamental explanatory concept in biology, *Philosophy compass*, 9/5 : 347-359. [10.1111/phc3.12128](https://doi.org/10.1111/phc3.12128)
- Nicholson, Daniel J. (2012). The concept of mechanism in biology. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, Volume 43, Issue 1, pp. 152-153. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2011.05.014>
- Nyhart, Lynn (1995). *Biology takes form Animal Morphology and the German Universities 1800-1900*. Chicago, États-Unis: University of Chicago Press.
- Pigliucci, Massimo (2008). Is evolvability evolvable?. *Nature Reviews Genetics* volume 9 , pages 75-82.
- Racovsky, Thibault (2018). *Evolutionary novelty: contributions to a philosophical and historical investigation* (Thèse de doctorat, Université Exeter, Angleterre).
- Richards, Robert (2002). *The romantic conception of life Science and Philosophy at the age of Goethe*. États-Unis: University of Chicago Press.
- Richards, Robert J. (2009). The tragic sense of Ernst Haeckel : His scientific and artistic struggles. Dans Pamela Kort et Max Hollein (dir.) *Darwin : Art and the search for origins*. Cologne, Wienand.
- Schmitt, Stéphane (2004). *Histoire d'une question anatomique : la répétition des parties*. Paris, France : Publications scientifiques du Muséum d'histoire naturelle.
- Smocovitis, VB (2016). History of evolutionary biology. Dans Kliman Richard M. *Encyclopedia of evolutionary biology*. Academic Press.
- Thomas F., Lefèvre T., Raymond M. (2010). *Biologie évolutive*. Varese, Italie : de Boeck.
- Tikkanen Amy (2014). Hominidae. Dans *Encyclopaedia Britannica*. Repéré à <https://www.britannica.com/animal/Hominidae>
- Walsh, Denis (2006a). Evolutionary Essentialism, *The British Journal for the Philosophy of Science*, Volume 57, Issue 2, pp. 425-448. <https://doi.org/10.1093/bjps/axl001>

- Walsh, Denis (2006b). Organisms as natural purposes: The contemporary evolutionary perspective, *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, Volume 37, Issue 4, pp. 771-791. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2006.09.009>
- Walsh, Denis (2008). Teleology. Dans Michael Ruse (dir.) *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology*. Oxford University Press. 10.1093/oxfordhb/9780195182057.003.0006
- Walsh, Denis (2012). Mechanism and purpose: A case for natural teleology, *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, Volume 43, Issue 1, pp. 173-181.
- Walsh, Denis (2013). Mechanism, Emergence and Miscibility: The Autonomy of Evo-Devo. Dans Huneman, P. (dir.) *Functions: selection and mechanisms*. Synthese Library (Studies in Epistemology, Logic, Methodology, and Philosophy of Science), vol 363. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5304-4_3
- Walsh, Denis (2017). Chance caught on a wing. Dans Huneman, P. et Walsh, D. (dir.) *Challenging the Modern Synthesis : Adaptation, Development, and Inheritance*. Oxford Scholarship Online. DOI: 10.1093/oso/9780199377176.001.0001
- Walsh, Denis (2018). Objectivity and Agency Towards a Methodological Vitalism. Dans Dupré J. et Nicholson Daniel J. *Everything Flows*. New York, États-Unis : Oxford University Press.
- West-Eberhard, M.J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. New York, États-Unis: Oxford University Press.
- West-Eberhard, M.J. (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. *Pnas*, Vol. 102, suppl. 1, pp. 6543-6549.
- Wolpert Lewis, Tickle Cheryll, Martinez Arias Alfonso, Lawrence Peter Lumsden Elisabeth, Meyerowitz Smith John (2017). *Biologie du développement : Les grands principes*, traduit de l'anglais par Jean Foucrier. Loire, France: Dunod.