

Université de Montréal

**Problème du paradigme dans l'approche écologique de
l'individualité biologique chez Turner :
une solution méréologique inspirée de Dupré et O'Malley**

par
Thiago Hutter

Département de Philosophie
Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des Études Supérieures et Postdoctorales
en vue de l'obtention du grade de Maîtrise Ès Arts (M.A.)
en Philosophie
option Recherche

Août, 2014

©Thiago Hutter, 2014

Résumé

Ce mémoire propose une étude de la théorie de l'individualité biologique développée par Turner, des problèmes inhérents à celle-ci ainsi qu'une approche qui permet de surmonter les problèmes de la théorie de Turner tout en prenant en compte les aspects importants de cette dernière. Nous montrerons en premier lieu pourquoi, selon Turner, l'individualité est une question écologique et que l'individu ne peut être compris sans ses parties abiotiques si celles-ci jouent un rôle dans la fonctionnalité de l'individu. Par la suite, nous démontrerons que l'approche de Turner est sujette au problème du paradigme développé par Haber. Enfin, en s'inspirant de la théorie de l'individualité de Dupré et O'Malley et de leurs études sur les bactéries, nous forgerons une nouvelle théorie portée sur la fonctionnalité, qualifiée d'approche méréologique, qui surmonte les problèmes exposés tout en prenant en compte le rôle que les parties abiotiques jouent dans le fonctionnement de l'individu.

Mots-clés : philosophie, biologie, individualité biologique, unité de sélection, évolution, Turner, Dupré et O'Malley, Haber.

Abstract

This master's thesis consists in a study of the theory of biological individuality developed by Turner, its problems, as well as an approach of individuality that allows us to overcome Turner's problems while also taking into account the important aspects of his theory. We will start off by showing that, according to Turner, individuality is an ecological matter since an individual cannot be understood without its abiotic parts if the latter play a role in the individual's functionality. Afterwards we will demonstrate that Turner's theory is subject to Haber's problem of the paradigm. Lastly, by building upon Dupré and O'Malley's theory of individuality and their studies on bacteria, we will develop a new approach focused on functionality, named mereological approach, which overcomes the problems we find in Turner's theory while also taking into account the role that abiotic parts play in the functionality of individuals.

Keywords: philosophy, biology, biological individuality, unit of selection, evolution, Turner, Dupré and O'Malley, Haber.

Table des matières

Chapitre 1	1
Introduction	1
1.1 Contextualisation de la position de Turner	5
De l'organisme au gène et son extension environnementale	5
Construction de niche : une nouvelle approche pour la causalité et l'hérédité.....	13
Conclusion	19
Chapitre 2	20
L'approche thermodynamique de Turner	20
2.1 Une approche thermodynamique de la physiologie comme moyen de réconcilier le génocentrisme et la CN.....	21
Physiologie et thermodynamique.....	22
Macrotermes michaelsoni et l'organisme étendu.....	27
L'organisme étendu, une position entre génocentrisme et construction de niche	35
2.2 Téléologie et intentionnalité de l'homéostasie	40
Exemples de <i>Bernard machines</i> (chapitre 1 à 10)	41
La remise en question de l'information génétique (p.206 à 218)	41
<i>Bernard machines</i> et environnements homéostatiques (p.218)	42
La <i>fitness</i> des processus (p.218-219)	44
Opération de la sélection (p.219)	44
Conclusion et synthèse de l'œuvre (p.220).....	45
Conclusion	48
Chapitre3	49
Problème du paradigme et de l'individualité chez Turner	49
3.1 Les erreurs soulevées par Gould et Lewontin et les erreurs de Turner.....	50
3.2 Problème du paradigme	58
3.3 Comment surmonter le problème du paradigme.....	64
Conclusion	67
Chapitre 4	69

L'analyse des biofilms par Dupré et O'Malley : une approche méréologique de l'individualité biologique.....	69
4.1 L'individualité des biofilms : problèmes et solutions.....	70
Deux arguments pour l'individualité	73
4.2 La résolution du problème du paradigme	82
L'approche méréologique de Dupré et O'Malley	83
4.3 Les avantages de l'approche méréologique	87
Conclusion	90
Conclusion	92
Bibliographie	99

Liste des figures

Figure 1.....25

Liste des abréviations

CN : Construction de Niche

CGR : Cohesion Generating Relation

HPC : Homeostatic Property Cluster

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier mon directeur de recherche Frédéric Bouchard. Son soutien, ses conseils et son enseignement ont joué un rôle essentiel dans le développement de mes aptitudes, autant intellectuelles que pratiques. Je le remercie de m'avoir constamment poussé à travailler plus fort et accroître mes connaissances dans le domaine philosophique et scientifique. Je tiens à le remercier particulièrement pour son aide financière qui me permet de voyager dans plusieurs pays afin de participer aux expériences stimulantes que sont les colloques internationaux et les écoles d'été. Son influence sur moi continuera sûrement de me façonner à travers les nombreuses années à venir.

Merci également à François-Joseph Lapointe, mon co-directeur biologiste. Ses suggestions m'ont permis de beaucoup améliorer les multiples exemples et analyses biologiques de ce mémoire et ses groupes de lecture m'ont beaucoup appris sur la biologie et le travail en équipe avec les scientifiques.

J'aimerais aussi remercier tous les autres philosophes qui m'ont aidé avec leurs nombreux commentaires, questionnements et débats autour d'une bière : Céline Riverin, Thomas Mekhaël, Simon-Pierre Chevarie-Cossette, Marc-André Caron, Pierre-Luc Desjardins et Karine Fradet.

Je ne pourrais certainement pas passer sous silence mes parents. Je remercie mon père de m'avoir fourni la curiosité qui me conduisit à faire des études en philosophie et ma mère pour m'avoir transmis la discipline qui me permit de les finir.

« Il n'y a rien de plus pratique qu'une bonne théorie »

-Henri Poincaré

Chapitre 1

Introduction

Depuis Darwin, plusieurs biologistes et philosophes de la biologie ont intuitivement associé l'individualité biologique au concept d'organisme. Toutefois, cette association souleva son lot de problèmes depuis le début. Avec le développement subséquent de plusieurs domaines de la biologie, tels que la génétique, la microbiologie et l'écologie, pour n'en nommer que quelques-uns, le concept d'individu se distanca graduellement de celui d'organisme et fut ainsi de plus en plus sujet à débat. Aujourd'hui, plusieurs approches différentes essayent de fournir une théorie de l'individualité biologique¹. En effet, la question ontologique de l'individuation des entités biologiques constitue un débat en plein essor dans le domaine de la philosophie de la biologie (Wilson 2000, Wilson 2005, Clarke 2012, Pradeu 2012, Sapp, Gilbert et al. 2012). En raison des multiples théories différentes, ainsi que le fait que la biologie soit une science qui s'est développée sur l'assise des observations et de la recherche empirique, cette science constitue un cas particulièrement intéressant pour une étude épistémologique sur la théorisation et la recherche conceptuelle. La philosophie de la biologie, en s'intéressant à la question de l'individualité, nous offre ainsi une grande réflexion sur la connaissance.

Dans ce mémoire, nous nous intéresserons à la question de l'individualité biologique sous un angle particulier. D'une part, nous devons commencer par préciser que nous utilisons le terme individu afin de dénoter une entité sur laquelle la sélection peut agir. Comme nous verrons au fil de ce mémoire, la sélection ne dénote pas toujours la sélection naturelle telle que décrite par Darwin. D'autre part, nous nous intéresserons à une approche écologique de l'individu et au rôle que l'environnement abiotique peut jouer dans la fonctionnalité de ce dernier. En effet, nous tenterons de démontrer que l'individualité de certaines entités ne peut être comprise que lorsque nous prenons en compte le rôle que leur environnement abiotique joue dans l'accomplissement de leur pleine fonctionnalité, justifiant ainsi pourquoi nous affirmons que notre approche est écologique. Afin d'atteindre ce but, nous nous pencherons

sur un penseur en particulier, un physiologiste nommé J. Scott Turner. En travaillant sur l'aspect thermodynamique des entités biologiques, ce physiologiste développa sa thèse de l'organisme étendu selon laquelle les parties abiotiques qui jouent un rôle dans l'homéostasie des individus sont comprises comme des organes de cet individu, au même titre que n'importe quel autre phénotype. En conséquence de la considération qui est donnée à la partie abiotique, Turner dût également redéfinir l'individu évolutionnaire et conclure que ce dernier est assez différent de l'organisme. Toutefois, l'approche de Turner est sujette à plusieurs problèmes méthodologiques. La problématique de ce mémoire consiste donc à se demander s'il est possible de développer une théorie de l'individualité biologique qui prenne en compte les conclusions importantes auxquelles Turner aboutit tout en surmontant les multiples problèmes de l'approche de ce dernier.

Pour ce faire, nous commencerons par introduire dans ce premier chapitre le contexte dans lequel la position de Turner fut développée. Nous aborderons la théorie du phénotype étendu développée par Dawkins, ainsi que la théorie de la construction de niche, et nous démontrerons comment ces deux théories sont incompatibles. L'introduction de ces deux théories nous servira également d'exemple de la complexité de la question de l'individualité et du débat qui l'entoure, démontrant ainsi la difficulté épistémologique associée aux théories d'individuation des entités biologiques. Même si les questions épistémologiques liées à ce sujet ne constituent pas notre problématique principale, elles seront traitées indirectement lorsque nous nous pencherons sur les prérequis d'une théorie de l'individualité biologique. Ceci sera discuté au troisième et quatrième chapitre.

Dans le deuxième chapitre, nous présenterons la pensée de Turner. L'exposition de la théorie de Dawkins et de la construction de niche sera importante puisque, dans le deuxième chapitre, nous démontrerons l'évolution qu'il y a eu dans la position de Turner en lien avec l'influence qu'il a subie de ces deux théories. Nous partagerons le corpus de Turner en trois parties différentes, dont seulement deux seront traitées. La première partie est constituée par ses écrits de 2000 à 2004 et est caractérisée par la tentative de Turner de réconcilier la construction de niche avec la théorie de Dawkins grâce à une étude thermodynamique et homéostatique de la vie. En abordant cette partie, nous expliquerons en quoi consiste la notion

¹ Pour une vue d'ensemble des différentes approches qui tentent de définir l'individualité cf. (Clarke 2010).

de l'organisme étendu forgée par Turner et pourquoi cela implique que les parties abiotiques qui jouent un rôle dans la fonctionnalité d'une entité doivent être comprises comme une partie de l'individu. Toutefois, puisque la construction de niche et la position de Dawkins sont incompatibles, nous démontrerons que la tentative de Turner aboutit à un échec et que, malgré son allégeance à la théorie dawkinsienne, sa théorie est beaucoup plus proche de la construction de niche que du phénotype étendu. La deuxième partie du corpus de Turner est constituée par son livre de 2007. Nous démontrerons que, dans cette œuvre, Turner opère une cassure par rapport à la première partie de son corpus. Malgré le fait que Turner continue de soutenir la définition de l'individu et de l'organisme étendu qu'il a développée dans la première partie de son corpus, il abandonne le génocentrisme au profit d'une thèse téléologique de l'homéostasie. Ceci le mène d'ailleurs à la conclusion que l'évolution peut être guidée par la téléologie. Toutefois, nous démontrerons qu'en soutenant une telle thèse, Turner finit également par se distancier un peu de la théorie de la construction de niche, montrant ainsi la nette différence entre les deux parties de son corpus. En outre, l'argumentation employée par Turner dans son livre de 2007 est compliquée à suivre en raison des multiples problèmes inhérents à sa théorie. Ainsi, afin de bien suivre le fil de la pensée du physiologiste, lorsque nous aborderons son œuvre de 2007, nous exposerons la logique des arguments que Turner avance dans ce livre. Ce faisant, il nous sera déjà possible d'entrevoir que son argumentation est parfois erronée.

Cependant, ce n'est qu'au troisième chapitre que nous mettrons au jour les erreurs de Turner. Afin de démontrer les erreurs commises par le physiologiste, nous exposerons les trois erreurs que Gould et Lewontin (1979) attribuent à l'approche adaptationniste et nous démontrerons que Turner commet également ces trois erreurs qui, comme nous l'indiquerons, sont des conséquences d'une théorie normative des fonctions biologiques. Nous aborderons par la suite le problème du paradigme et les erreurs qu'il entraîne. Nous expliquerons comment ce problème soulevé par Haber (2013) est également dû à une théorie normative des fonctions biologiques et concluons ainsi que Turner est sujet au problème du paradigme. Afin de pouvoir expliquer comment il nous sera possible de développer une théorie qui surmonte les problèmes que nous avons soulevés chez Turner, nous nous servirons de la réponse que Haber fournit au problème du paradigme. En expliquant sa réponse, nous démontrerons pourquoi celle-ci surmonte le problème du paradigme, ce qui nous servira de fondation en vue

de bâtir le cadre théorique auquel une théorie aura besoin de se conformer afin de surmonter les problèmes exposés.

Enfin, dans le dernier chapitre de ce mémoire, nous aborderons la théorie de l'individualité développée par Dupré et O'Malley (2007, 2009) en tant qu'exemple de théorie qui rentre dans le cadre théorique que nous aurons exposé dans le chapitre précédent. En se fondant sur les avancés en microbiologie et principalement ceux de la phylogénétique microbienne, leurs études ont été en mesure d'apporter des nouvelles pistes de recherche à la perspective écologique de l'individualité. En effet, la phylogénétique microbienne est une science récente dont les grandes découvertes n'ont commencé à avoir lieu qu'aux alentours de la moitié du vingtième siècle. L'approche développée par Dupré et O'Malley est donc novatrice dans la mesure où les entités microscopiques étudiées par la microbiologie étaient jusqu'alors majoritairement ignorées dans les études sur l'individualité. En se penchant sur l'histoire de la microbiologie, Dupré et O'Malley proposent une étude à travers laquelle ils apportent une distinction entre microbe et macrobe en vue de démontrer comment certains paradigmes en microbiologie étaient infondés. Selon eux, la biologie évolutionnaire s'était penchée uniquement sur l'étude des macrobes. En opposition à l'étude des entités microscopiques telles que les virus et les bactéries, cette dernière étant un synonyme de microbe, Dupré et O'Malley définissent le macrobe comme toutes les autres entités macroscopiques sur lesquelles la biologie évolutionnaire a eu tendance à prioriser. En abordant l'étude de l'individualité que Dupré et O'Malley ont faite sur la base des communautés microbiennes et de la matrice abiotique dans laquelle ces dernières se développent, nous serons en mesure de fournir une théorie de l'individualité qui surmonte les problèmes expliqués et qui prend en compte le rôle des parties abiotiques dans la fonctionnalité de l'individu.

Nous devons toutefois faire la distinction entre deux approches différentes de Dupré et O'Malley. En effet, nous démontrerons que la théorie de l'individualité que Dupré et O'Malley développent dans leur article de 2007 (O'Malley and Dupré 2007) est sujette au problème du paradigme. Ayant démontré cela, nous nous pencherons sur la théorie de l'individualité que le duo développe dans leur article de 2009 (Dupré and O'Malley 2009). Nous montrerons que, dans cet article, Dupré et O'Malley avancent deux formes d'une même thèse : une thèse forte et une thèse faible. La thèse forte, que nous qualifierons d'approche

méréologique, consiste en une approche que nous développons en fonction d'une interprétation que nous fournissons de la théorie de l'individualité de Dupré et O'Malley (2009). Toutefois, afin que notre approche méréologique surmonte les problèmes que nous avons soulevés chez Turner, nous devons nous distancier de Dupré et O'Malley sur quelques points, notamment leur tentative de définir la vie. Ainsi, en expliquant en quoi consiste notre approche méréologique, nous démontrerons que celle-ci est en mesure de surmonter le problème du paradigme tout en prenant en compte l'aspect le plus important de la théorie de Turner : l'individu peut être constitué de parties abiotiques si celles-ci jouent un rôle dans la fonctionnalité de ce dernier.

1.1 Contextualisation de la position de Turner

Dans cette section nous commencerons par exposer la thèse du phénotype étendu de Dawkins ainsi que les points convergents et divergents de celle-ci par rapport à la sélection naturelle. Par la suite, nous nous pencherons sur l'étude de la notion de construction de niche développée principalement par Odling-Smee, Laland et Feldman. Ces derniers, se penchant sur l'idée du phénotype étendu, postulent l'existence d'un schème causal cyclique au sein du processus évolutif qui est tout aussi important que la causalité linéaire de la sélection naturelle. Ils rejettent ainsi le génocentrisme dawkinsien tout en gardant l'idée centrale du phénotype étendu : une distinction floue entre l'organisme et l'environnement. Nous expliquerons par la suite le rôle de la nouvelle unité d'hérédité qu'ils introduisent ainsi que les modélisations mathématiques qui visent à démontrer la puissance de la construction de niche en tant qu'agent évolutionnaire afin de conclure l'incompatibilité de cette approche avec le génocentrisme.

De l'organisme au gène et son extension environnementale

En fournissant un modèle d'explication causale des processus évolutifs, Darwin parvint à donner une explication naturelle aux adaptations des organismes en extirpant tout aspect téléologique de la nature. Selon l'interprétation de Lewontin (1970), trois facteurs sont

nécessaires afin que le mécanisme de sélection naturelle puisse s'appliquer à une population d'organismes² :

- différenciation phénotypique
- différenciation de *fitness*
- héritabilité de la *fitness* différenciée.

Ce n'est que lorsque ces trois éléments sont présents que la lutte entre les organismes peut engendrer une sélection naturelle, mais il est important de constater qu'il n'est pas nécessaire qu'il y ait une insuffisance des ressources afin que les organismes soient en compétition pour ces dernières. En effet, Darwin exemplifie cela en affirmant qu'une plante se situant au bord du désert lutte pour sa survie contre la sécheresse de son environnement (Darwin 1859 p.112). Toutefois, en vue de pouvoir différencier ce type de combat d'un combat plus direct, Darwin distinguait deux sens de la notion de lutte pour l'existence. Le sens métaphorique était utilisé afin de désigner une lutte contre les intempéries de l'environnement tandis que le sens général désignait l'affrontement direct entre deux organismes.

Conjointement, les deux sens de la lutte pour l'existence rendent compte de la compétition vis-à-vis de l'environnement biotique et abiotique auquel un organisme doit se mesurer afin de survivre et se reproduire. Selon Darwin (1859), les variations phénotypiques émergent de manière aléatoire et produisent ainsi une différence dans la *fitness* des organismes. C'est en raison de cette variation héritée que l'organisme réussira à survivre et à se reproduire ou échouera et possiblement mourra en luttant pour son existence. C'est en ce sens que Gould proclame le fameux adage darwiniste : « the organism proposes and the environment disposes » (Gould 1990 p.228). Les organismes détenant la meilleure *fitness* se reproduiront davantage et verront ainsi leurs variations phénotypiques se répandre au sein de la lignée dont ils font partie de manière corrélative à leur taux reproductif. Graduellement, les variations s'accumuleront jusqu'à causer la spéciation.

Or, il faut noter l'importance de la manière aléatoire dont les variations émergeaient dans le cadre de la théorie darwinienne. Ignorant la manière dont fonctionne le mécanisme d'hérédité, Darwin se voyait contraint de postuler l'aspect hasardeux de l'émergence des variations et d'en conclure que la sélection naturelle pouvait se produire pour autant qu'une

² Cf. (Godfrey-Smith 2009 p.18) pour une analyse de ces trois caractéristiques.

corrélation de *fitness* entre parent et rejeton existe (Lewontin 1970 p.1). Lewontin (1970 p.1) s'empresse de souligner la généralité des principes darwiniens en déclarant que n'importe quel type d'entité qui a de la variation, de la reproduction et de l'héritabilité est en mesure d'évoluer. L'importance négligeable du mécanisme d'hérédité au sein de la théorie darwinienne concéda la possibilité à ce que plusieurs interprétations ou modélisations différentes de l'évolution soient cohérentes et compatibles avec la théorie de la sélection naturelle. Ainsi, lorsque Watson et Crick proposèrent la structure tridimensionnelle de l'ADN (1953) expliquant comment l'ADN constitue l'unité d'hérédité (Gerstein, Bruce et al. 2007 p.670) et que Crick, plus tardivement, formula la théorie fondamentale de la biologie moléculaire (Crick 1958), la voie fut ouverte à ce que la sélection naturelle soit interprétée dans une perspective génocentriste.

Dawkins (1976 p.13) admet que le génocentrisme qu'il soutient se trouvait déjà implicitement chez plusieurs pionniers du néodarwinisme, tel que R.A. Fischer, mais ne fut explicitement développé qu'à partir des années soixante avec des penseurs comme W.D. Hamilton et G.C. Williams. La théorie génocentriste dont le mérite revient souvent à Dawkins n'est donc pas d'origine proprement dawkinsienne. Ce que Dawkins cherche à faire, autant dans *Le Gène égoïste* que dans *Le Phénotype étendu*, consiste à apporter une nouvelle perspective en exprimant la théorie de Darwin selon le point de vue du gène³. Toutefois, cet exercice permettra également à Dawkins de mettre au jour les conséquences biologiques que l'adoption du point de vue du gène implique et de tirer ainsi des conclusions originales.

Le Gène égoïste vise à répondre à un paradoxe qui émerge de la théorie de la sélection naturelle : si les organismes sont en constante lutte afin de survivre et de se reproduire, comment se peut-il qu'il y ait des organismes qui se sacrifient pour le bien d'autrui? Dawkins surmonte ce problème en postulant que l'unité de base de la sélection naturelle n'est pas l'organisme, mais plutôt le gène. Sa théorie va de pair avec la théorie de *kin selection*, car, selon Dawkins, la réplication héréditaire du gène résulte dans l'existence de plusieurs copies semblables dont chacune se trouve dans un corps différent. Ainsi, lorsqu'un organisme se

³En effet, nous ne rendons pas justice aux œuvres de Dawkins si nous lui enlevons ses contributions originales. L'application de son modèle évolutif aux idées (mèmes) est aussi originale que le concept de phénotype étendu. Toutefois, ces notions dawkinsiennes ne sont pas toutes pertinentes au sein de notre analyse. Pour une discussion sur le rôle des mèmes et de l'imitation dans l'évolution culturelle, cf. (Blackmore 2000).

sacrifie pour le bien d'autrui, le sacrifié est en train d'accroître le potentiel de survie et de reproduction des gènes d'un autre dont le taux déterminant la quantité de gènes de même forme qu'ils ont en commun est calculé en fonction de leur proximité familiale. Le résultat de ce type d'action altruiste est calculé par la règle de Hamilton, cette dernière étant nommée d'après W.D. Hamilton, le premier biologiste à établir un modèle mathématique qui rend compte de la théorie de *kin selection* (Hamilton 1964). La règle de Hamilton est la suivante : $rB > C$. Dans cette équation « r » dénote la proximité parentale entre l'organisme qui se sacrifie et le bénéficiaire de l'action. Si les organismes en question sont frères ou sœurs germains ou enfants et parents, alors ils ont 50% de leurs gènes qui sont identiques, et ainsi $r = 1/2$. Si les deux organismes sont cousins germains, alors 25% de leurs gènes sont identiques et $r = 1/4$. Ainsi va-t-il pour la détermination de la valeur de r (Hamilton 1964 p.2). « B » dénote le bénéfice reproductif gagné par celui qui est le destinataire de l'action. Enfin, « C » dénote le coût reproductif à celui qui accomplit l'acte altruiste. La règle de Hamilton stipule ainsi qu'une action altruiste peut augmenter la *fitness* de l'organisme qui l'accomplit si le coût de cette action pour celui qui accomplit l'acte est plus petit que la proximité génétique entre les deux organismes associées par l'interaction altruiste multiplié par le bénéfice apporté au destinataire de l'action. En d'autres mots, plus les deux organismes associés par l'interaction sont génétiquement proches, plus le bénéfice reproductif au destinataire est grand et plus le coût reproductif pour celui qui accomplit l'action est petit, plus l'action altruiste augmentera la *fitness*⁴ de celui qui accomplit l'acte altruiste. En adoptant la théorie de *kin selection*, Dawkins instaure le gène comme unité de sélection et est donc en mesure de répondre au problème de l'altruisme.

La raison qui pousse Dawkins à établir le gène comme unité de sélection est fondée sur trois caractéristiques du gène (Dawkins 1976 p.59):

- longévité
- fécondité
- fidélité de réplication

⁴ Le concept de *fitness* dont il est question ici s'appelle *fitness inclusive*. Pour une analyse de ce que Dawkins entend par *fitness inclusive* cf. (Dawkins 1989 p.186).

Nous souhaitons ici mettre l'accent sur la ressemblance entre les caractéristiques attribuées à l'unité de sélection par Dawkins et Lewontin. Selon les explications données par Dawkins (1976 p.36-37), la fidélité dans la répllication de copies n'est jamais parfaite. Lorsqu'un gène se réplique, il est ainsi susceptible que son code ne soit pas reproduit identiquement, engendrant alors de la nouveauté et de la variation génétique. Par la suite, lorsque ce gène modifié se réplique, la modification sera transmise à ses copies. Ainsi, à travers les caractéristiques de fidélité et de fécondité, Dawkins est en mesure de rendre compte des caractéristiques de variation phénotypique et d'héritabilité proposées par Lewontin. S'il y a différence entre les caractéristiques de l'unité de sélection de Dawkins et de Lewontin, elle se retrouve plutôt dans la caractéristique de longévité. C'est principalement en fonction de ce concept que Dawkins postulera que l'unité de sélection est le gène plutôt qu'une autre entité. L'importance de cette caractéristique est ainsi prépondérante à l'analyse génocentriste. La longévité du gène est un résultat de la fiabilité de son mode de répllication. Même si la fiabilité du processus de répllication n'est pas parfaite, le taux de succès dans la production de copies identiques est extrêmement élevé, ce qui permet à la forme du gène d'être assez stable dans le temps et potentiellement immortelle (Dawkins 1976 p.65). En perdurant de manière suffisamment longue à travers le temps, le gène pourra ainsi propager assez de copies de lui-même engendrant en conséquence une disparité de *fitness* assez grande entre lui et ses compétiteurs, ce qui fera émerger une des caractéristiques essentielles à la sélection naturelle : la *fitness* différenciée⁵ (Dawkins 2004 p.393). C'est ainsi la longévité du gène qui lui permet de jouer un rôle causal assez puissant dans le processus de sélection naturelle et qui explique pourquoi il constitue l'unité de sélection.

Le *Phénotype étendu* se veut une suite au *Gène égoïste* dans laquelle Dawkins développe les idées abordées dans son œuvre précédente jusqu'à leurs conclusions logiques (Dawkins 1989 p.v). Une des notions fondamentales de la perspective génocentriste que Dawkins développe dans *Le Gène égoïste* consiste en l'idée que le corps de l'organisme est considéré uniquement pour sa fonction de couche protectrice du gène, c'est-à-dire en tant que véhicule

⁵ Gould s'inscrit contre la doctrine dawkinsienne. En effet, selon Gould (2010 p.90) les gènes ne constituent pas la cause du changement dans les populations, les gènes constituent plutôt un répertoire des changements qui ont eu lieu et qui ont bien performé dans le processus sélectif. Ce qui cause le changement, ce sont les phénotypes. À la liste des critiques de Dawkins, nous pourrions également rajouter Sober et Lewontin (1982).

construit par la coopération de plusieurs gènes afin de faciliter la propagation et la stabilité de ces derniers (Dawkins 1976 p.40). Un phénotype n'est donc qu'une composante de cette couche protectrice visant à augmenter la *fitness* du gène duquel il résulte. Toutefois, dans *Le Phénotype étendu*, Dawkins tente d'émanciper le concept de différence phénotypique de celui du véhicule en vue de soutenir que les comportements et artefacts qui sont la conséquence de gènes et qui ont un effet sur la propagation de ces derniers doivent être considérés comme des phénotypes autant que des parties du véhicule lui-même (Dawkins 1989 p.196).

L'argument de Dawkins peut être divisé en deux étapes. En premier lieu, il est démontré à travers une analyse de la terminologie génétique, notamment de l'expression « un gène pour... », que des artefacts devraient être considérés comme des effets génétiques. Dawkins affirme qu'un gène est déterminé comme étant « un gène pour... », tel qu'un gène pour la couleur noire, dépendamment des alternatives qui existent dans la population. Si A est un gène dont l'effet immédiat consiste en la production d'une protéine qui pigmente la couleur d'un animal en noir, A ne peut être le gène pour la noirceur qu'en fonction de la variation qu'il apporte au sein de la population. S'il existe un gène B, ainsi que son allèle B', dont seul B permet à A de synthétiser le pigment noir, déterminant ainsi les organismes détenant B' à avoir une pigmentation blanche, alors nous dirons que B est le gène pour la noirceur. Conséquemment, un gène X n'est dit d'être « un gène pour... » que s'il y a au sein de la population un autre allèle qui a un phénotype dont l'effet sera en compétition contre l'effet de X (Dawkins 1989 p.196). Ce qui importe est donc l'effet du gène B en comparaison avec l'effet de B', car un gène ne peut être sélectionné au détriment d'un autre que s'il existe de la variation au niveau de ses effets phénotypiques⁶.

Toutefois, il existe également des gènes déterminant le comportement des animaux. Dawkins propose une expérience de pensée fondée sur les larves de trichoptères qui construisent leurs fourreaux à partir de petites roches sélectionnées au fond des ruisseaux. Dans le cadre de cette expérience de pensée, les roches choisies sont blanches ou noires et le comportement de sélection de roches en fonction de leurs couleurs est déterminé par des gènes

⁶ L'argument de Dawkins présenté ainsi et sous cette forme peut paraître fort énigmatique. Toutefois, afin d'élucider son argument nous devons rajouter une prémisse initiale qui semble manquante. Cette dernière peut être découverte grâce au « leitmotiv » de Dawkins : "Think variation. Variation, variation, variation." (Dawkins

hérités de manière mendélienne. Quoique les gènes déterminant la couleur du fourreau fonctionnent à travers des mécanismes comportementaux et non à travers la synthèse biochimique d'un pigment, nous devons conclure que la couleur du fourreau doit être traitée en tant qu'expression phénotypique des gènes du trichoptère. Ceci suit la logique de la terminologie génétique qui affirme qu'un gène est « un gène pour... » en fonction de la variation que ce dernier introduit au sein de la population. Ainsi, l'effet phénotypique d'un gène peut être étendu au-delà des frontières corporelles de l'organisme (Dawkins 1989 p.198). Le corps ayant déjà été établi en tant que véhicule et l'effet phénotypique du gène pouvant s'étendre au-delà des frontières corporelles, il s'ensuit que, fonctionnellement et du point de vue du gène, le fourreau doit être considéré autant une partie du véhicule que n'importe quelle partie du corps de l'organisme accomplissant une fonction. Dawkins conclut : "From the viewpoint of this book an animal artefact, like any other phenotypic product whose variation is influenced by a gene, can be regarded as a phenotypic tool by which that gene could potentially lever itself into the next generation" (Dawkins 1989 p.199). Il s'ensuit donc que les phénotypes étendus peuvent également s'étendre à plusieurs kilomètres de l'organisme ou être construits par plusieurs organismes différents, par exemple un barrage de castor.

La deuxième étape de l'argumentation de Dawkins consiste à montrer que les phénotypes qui s'étendent en dehors du corps des organismes n'ont pas besoin d'être des artefacts puisqu'ils peuvent être constitués de matière vivante (1989 p.211-213). Dans le cas où l'influence génétique sur un phénotype est partagée par des organismes, notamment par des organismes hétérospécifiques lors de parasitisme, l'influence que chacun des organismes exerce sur le phénotype peut être en conflit avec l'influence de l'autre. Dawkins démontre ce dernier point en fournissant l'exemple des parasites trématodes qui infectent des escargots. Dans cet exemple, Dawkins tient pour acquis que la sélection naturelle a favorisé la coquille à se développer selon une épaisseur optimale. Une coquille trop épaisse nécessite un investissement énergétique trop grand tandis qu'une coquille trop mince ne fournit pas une protection adéquate à l'escargot. Toutefois, le parasitisme du trématode cause un épaissement de la coquille augmentant donc la protection du parasite qui s'y trouve à

2004 p.378). L'argumentaire de Dawkins devient beaucoup plus clair lorsque nous admettons comme prémisse de base qu'il y a de la variation au sein de la population.

l'intérieur ainsi que celle de l'escargot. Malgré le fait que l'épaississement augmente les chances de survie de l'escargot, il réduit également son potentiel reproductif. L'épaississement de la coquille devrait donc être compris en tant qu'une adaptation phénotypique du trématode puisqu'il favorise la survie et le potentiel reproductif du parasite (Dawkins 1989 p.211). Qui plus est, le trématode peut également manipuler le comportement de l'escargot dans lequel il se trouve en changeant la phototaxie négative de ce dernier en phototaxie positive. Ceci induit dans l'escargot la tendance à chercher des endroits ouverts où ils sont plus susceptibles de se faire manger par des oiseaux, ces derniers constituant le prochain hôte dans l'étape développementale du trématode. Puisque les gènes du trématode causent une variation dans les types de comportements existant au sein de la population d'escargots, la terminologie génétique nous oblige à conclure que ces gènes sont des gènes pour le comportement de l'escargot (Dawkins 1989 p.213), malgré le fait que les gènes influençant le comportement de l'escargot, c'est-à-dire les gènes de l'escargot ainsi que les gènes du trématode, sont en conflit l'un avec l'autre (Dawkins 1989 p.224).

Le conflit entre les gènes de l'hôte et du parasite survient du fait qu'ils ne se propagent pas à la génération postérieure par le même moyen, créant ainsi un conflit entre les intérêts du parasite et de l'hôte. Puisque chaque organisme détient son propre processus reproductif, chacun a intérêt à n'augmenter que son propre succès sans dépenser ses ressources énergétiques pour la reproduction du génome de l'autre. Ceci souligne une caractéristique essentielle permettant de définir le phénotype étendu : le bénéfice. Afin que le phénotype étendu ait une explication darwinienne et que ses frontières ne s'étendent pas de manière disproportionnée, Dawkins déclare que "Extended phenotypes are worthy of the name only if they are candidate adaptations for the benefit of alleles responsible for variations in them" (Dawkins 2004 p.377). L'idée de phénotype étendu abolit ainsi la netteté de la distinction entre organisme et environnement sans pour autant détruire l'unicité du concept de véhicule, ce qui permet aux concepts d'organisme et de gène d'être placés dans un cadre d'analyse darwiniste.

Puisque le phénotype étendu suit un processus évolutif de sélection génétique, il s'inscrit dans la même causalité linéaire qui s'opère dans le processus de sélection naturelle : l'environnement favorise certains gènes en fonction de l'utilité de leur effet phénotypique. La causalité d'un tel processus est linéaire, car la direction du lien causal est toujours orientée à

partir de l'environnement vers l'unité de sélection. L'impact que l'unité de sélection peut avoir sur son environnement serait négligeable et celle-ci serait donc éternellement condamnée à lutter pour son existence contre les forces surpuissantes des pressions de sélection environnementales. Or, c'est sur cet aspect fataliste de la causalité linéaire que l'approche de construction de niche s'attaquera à Dawkins.

Construction de niche : une nouvelle approche pour la causalité et l'hérédité

Avec le temps, le nombre d'adhérents à la position développée par Dawkins ne cessa de croître jusqu'à ce qu'elle devienne l'orthodoxie (Laland 2004 p.214). Malgré la force avec laquelle ce nouveau paradigme génocentrisme s'installa au sein des cercles professionnels en biologie évolutionnaire, plusieurs penseurs soulignèrent la contradiction qui semblait enracinée dans l'idée centrale du phénotype étendu. Turner décrit éloquemment cette contradiction en affirmant: "When organisms can modify environments to beneficial ends, they are liberated from being simply slaves at the mercy of their environment, and become, in a profound sense, its masters" (Turner 2004 p.329). L'approche de la construction de niche ne vise cependant pas à rejeter l'ensemble de la doctrine dawkinsienne. En effet, la construction de niche se fonde sur la conclusion dawkinsienne d'une frontière floue entre l'organisme et l'environnement. Toutefois, contrairement à Dawkins, cette approche soutient que la causalité linéaire du génocentrisme n'est pas le seul type de causalité compris dans le processus évolutif et postule, à la place, un processus évolutionnaire soumis à une causalité cyclique⁷ (Odling-Smee, Laland et al. 2003, Laland 2004).

La construction de niche⁸ (dorénavant CN) fait souvent référence à la construction animale de nids, barrages, toiles, terriers et autres types d'habitats et artefacts. Plus largement, "*Niche construction* refers to the activities, choices, and metabolic processes of organisms through which they define, choose, modify and partly create their own niches"⁹ (Laland, Odling-Smee

⁷ Le programme de la construction de niche, avec sa causalité cyclique, s'oppose à l'externalisme inhérent à l'approche génocentrisme et darwiniste en général. Nous reviendrons sur le sujet de l'externalisme et de l'internalisme lorsque nous aborderons Turner au deuxième chapitre. En effet, Turner fournit également une perspective internaliste des constructions environnementales faites par des organismes.

⁸ Pour une étude historique détaillée du concept de niche écologique et de construction de niche cf. (Pocheville 2010, chapitre 1).

⁹ Les adeptes de la CN distinguent une CN positive et négative en vue de différencier les effets positifs et négatifs que la CN peut avoir sur une population. Toutefois, pour des fins de concision nous ne traiterons que de la CN

et al. 2000 p.132). La doctrine de la CN, proposée pour la première fois par Odling-Smee (1988), fut inspirée par l’assertion de Lewontin (1983 p.280) affirmant que l’environnement dans lequel les organismes se trouvent est en partie créé par leurs activités organismiques (Laland, Odling-Smee et al. 2000 p.132). Malgré son développement initial durant les années 80, la doctrine de la CN ne fut pas immédiatement reconnue. Comme le démontre Pearce (2011 p.795) à travers une étude bibliométrique, la CN ne connut son essor parmi les philosophes de la biologie qu’avec l’article “Niche construction, biological evolution and cultural change” (Laland, Odling-Smee et al. 2000). Ce retard peut être expliqué par le fait que l’apport original de la CN est très subtil. En effet, maints penseurs avaient déjà démontré l’effet que les animaux pouvaient avoir sur leurs environnements. Ceci est notamment le cas de Darwin (1881) qui décrit l’effet que les vers de terre peuvent avoir sur le sol dans lequel ils habitent. Les exemples décrivant des réponses évolutives à des pressions de sélection induites par des activités organismiques de modification environnementale sont abondants dans la littérature scientifique. Toutefois, ce qui distingue la CN de ces multiples exemples déjà connus consiste dans le fait que celle-ci soutient que le locus génétique du phénotype de CN peut affecter d’autres locus génétiques (Laland, Odling-Smee et al. 1996 p.296, Odling-Smee, Laland et al. 1996 p.642). À l’inverse, les autres études qui se penchaient sur les modifications environnementales entraînées par les activités organismiques ne se sont concentrées que sur les effets que le locus génétique du phénotype entraînant les modifications environnementales pouvait avoir sur lui-même. À partir de cette distinction subtile, les défenseurs de la CN pourront argumenter en faveur de l’importance évolutionnaire d’une telle interaction. Afin de démontrer cela, nous présenterons d’abord la théorie générale de la CN puis nous aborderons les conséquences évolutionnaires de la nouvelle unité d’hérédité qu’ils introduisent.

Le corpus théorique de la CN est bâti autour de deux facteurs. Le premier facteur consiste en une hérédité de pressions de sélection modifiées (Odling-Smee, Laland et al. 1996 p.643). Afin de modifier les pressions de sélection qui agiront sur la lignée d’un organisme, ce dernier peut modifier son environnement de manière éphémère ou persistante. Si la modification de l’environnement ontogénique de l’organisme est momentanée, il est nécessaire qu’elle soit

positive. Puisque notre but consiste à démontrer que les effets de la CN sont évolutionnairement importants, cette négligence n’affecte pas notre argument.

faite identiquement par chaque organisme de la lignée afin que les effets de cette activité soient assez constants dans le temps (Laland, Odling-Smee et al. 1996 p.296, Laland, Odling-Smee et al. 2000 p.133). Ce n'est qu'à travers une activité répétitive que le rôle causal de la modification de pressions de sélection agissant sur la lignée sera assez fort pour permettre à une *fitness* différenciée d'émerger. De surcroît, la modification du processus sélectif octroie au gène du phénotype de CN la possibilité de créer une boucle d'effets rétroactifs entre le gène et l'environnement¹⁰ : l'environnement influence le gène à travers les pressions de sélection et le gène influence l'environnement en modifiant les pressions de sélection qui agissent sur lui¹¹.

Le deuxième facteur consiste en l'interaction entre gènes par l'entremise de l'environnement (Odling-Smee, Laland et al. 1996 p.644-645). Plusieurs cas d'influence indirecte sont déjà connus. Cette interaction peut être observée, dans le cas du flamant, par sa coloration rosâtre dont la pigmentation lui est fournie par les crustacés constituant son alimentation. Dans cet exemple, les gènes qui influencent le choix de la proie du flamant influencent les gènes de la synthétisation de pigment par l'entremise de la nourriture environnementale (Odling-Smee, Laland et al. 1996 p.644). Cependant, contrairement à l'exemple précédent, l'interaction génétique issue d'une CN peut également se faire entre gènes de populations ou d'espèces différentes. Conséquemment, l'influence de la CN peut apporter une grande variation génétique au sein des populations (Odling-Smee, Laland et al. 1996 p.645). La CN peut augmenter la variation au sein de la population, car elle peut diversifier l'effet phénotypique d'un gène. Puisqu'un gène est « un gène pour... » lorsque l'effet du phénotype varie de l'effet phénotypique d'un autre allèle du même gène, il s'ensuit que la CN peut apporter de la variation génétique.

La puissance de la CN en tant qu'agent évolutif dérive du fait que la conjonction des effets des deux facteurs précédemment exposés engendre un processus sélectif qui s'opère par l'intercalation de périodes accélérées et ralenties. La période de processus sélectif ralenti est

¹⁰ Cette boucle d'effet rétroactif peut être mieux comprise sous son appellation anglophone : *feedback*. Grâce au *feedback* que l'organisme peut avoir en modifiant son environnement, ce n'est plus uniquement l'organisme qui est adapté à son environnement, l'environnement peut également être plus ou moins bien adapté à l'organisme.

¹¹ Il est important de constater que pour Odling-Smee et coll. la boucle du processus ne débute pas nécessairement avec le phénotype de CN en tant que résultat d'une variation génétique. La CN peut également être un facteur culturel issu d'un apprentissage (Laland et al. 2000), mais ceci ne sera pas discuté dans notre mémoire.

due au fait que la modification environnementale permet aux organismes de s'affranchir de certaines pressions de sélection en vue de stabiliser leur environnement. Cette stabilisation permet aux populations de maintenir un plus haut degré de variation à certains locus génétiques, ces variations pouvant elles-mêmes être des effets de la CN. Cependant, si, après plusieurs générations d'organismes qui avaient des activités de CN, le *feedback* que ces organismes reçoivent en raison de leurs activités de CN cesse, étant donné que l'environnement ne sera plus stable et qu'il y aura un haut taux de variation d'allèles présentes dans la population, une période de sélection accélérée sera enclenchée (Laland, Odling-Smee et al. 2000 p.141). Ainsi, suite à une période de processus sélectif ralenti en raison de la stabilisation des pressions de sélection, l'arrêt des effets issus des activités de CN entraînerait une période de sélection accélérée.

Un des aspects importants de la théorie de la CN consiste dans le fait que celle-ci introduit une nouvelle unité d'hérédité. La CN, en permettant l'hérédité des pressions de sélection modifiées, fournit à l'organisme une forme d'hérédité différente de l'hérédité génétique : l'hérédité écologique. Cette dernière diffère de l'hérédité génétique sous trois aspects (Odling-Smee 2009 p.80). Premièrement, l'hérédité écologique ne dépend que de la persistance des changements issus des activités de CN à travers les générations. En deuxième lieu, l'information héritée par les pressions de sélection modifiées est indirecte, car elle est héritée par l'entremise de l'environnement. Enfin, l'hérédité écologique peut être transmise par une multitude d'organismes à plusieurs occasions différentes, contrairement à l'hérédité génétique qui n'est transmis par les parents qu'une seule fois.

Selon Odling-Smee (2009), les conséquences de l'hérédité écologique permettent à la CN d'être un agent évolutionnaire presque aussi puissant que la sélection naturelle. Les deux raisons qui justifient l'importance de la CN relèvent d'une approche thermodynamique¹². Selon cette approche, les organismes sont portés à construire des systèmes d'échange équilibré d'énergie et de matière avec leur environnement en vue de survivre et de se reproduire. La CN est ainsi conçue en tant que ce système d'échange stable issu du rapport

¹² L'introduction de la thermodynamique dans l'approche de la CN peut être comprise en tant qu'influence issue de l'approche thermodynamique de Turner (2000). Dans leur livre de 2003, *Niche Construction*, Odling-Smee et coll. font référence à Turner plusieurs fois. Toutefois, l'introduction de la deuxième loi de la thermodynamique

environnement/organisme (Odling-Smee 2009 p.78). La première conséquence est la suivante. En utilisant l'énergie et la matière de l'environnement en vue de survivre et de se reproduire, les organismes fournissent à la sélection naturelle l'unité sur laquelle la sélection va agir, c'est-à-dire des générations d'organismes comportant des variations phénotypiques au sein d'une population. Comme affirme Odling-Smee: "niche construction has the effect of "fuelling" evolution by constantly gaining energy and material resources from environments, and by turning these resources into offspring" (Odling-Smee 2009 p.78). Cette première conséquence n'apporte pas de changement au processus d'évolution par sélection naturelle. Toutefois, l'importance de ce point est issue du fait qu'il introduit l'aspect thermodynamique de l'évolution à la théorie de la CN, ce qui servira de prémisse dans l'argumentation qui mène à la deuxième conséquence.

L'importance de la deuxième conséquence évolutionnaire de la CN est plus grande que la première, car elle repose sur l'interaction des deux types de causalité. Dans le cadre de la thermodynamique, la causalité cyclique du processus évolutif est une conséquence nécessaire de l'échange énergétique et matériel du rapport organisme/environnement. Puisque la stabilité de l'organisme (homéostasie) est requise, chaque apport énergétique ou matériel de l'environnement vers l'organisme exige un apport similaire de l'organisme vers l'environnement sous la forme d'une augmentation du taux net d'entropie dans l'environnement (Odling-Smee, Laland et al. 2003 p.169). Ainsi, les activités de CN de l'organisme modifient nécessairement l'environnement, engendrant donc la possibilité de la causalité cyclique. Cependant, l'organisme n'est pas seul à habiter l'environnement qu'il modifie et donc la modification que l'organisme impose à l'environnement aura également un effet sur la sélection de différents gènes dans des organismes issus de populations diverses. En conséquence, en plus d'avoir un effet sur le processus de sélection naturelle qui s'opère sur les autres organismes, la CN peut également modifier l'hérédité écologique que les autres organismes auraient légué à leur descendance. Le couple organisme/environnement, en tant que système CN, porte donc l'organisme et l'environnement à coévoluer (Odling-Smee, Laland et al. 1996 p.646). Les effets de la CN ne sont donc pas locaux ni à faible puissance

dans le cours de leur argumentation semble, pour le moins, *ad hoc*. Les explications nécessaires quant à l'approche thermodynamique seront fournies lorsque nous aborderons Turner au prochain chapitre.

car “The environmental consequences of niche construction often accumulate, and when they do they can influence complex ecological inheritance systems for multiple populations in diverse ecosystems” (Odling-Smee 2009 p.79).

À travers des modélisations statistiques d'évolution d'allèles fondées sur un modèle de génétique populationnelle à deux locus génétiques, les adeptes de la doctrine de la CN tentent de démontrer que la causalité cyclique a un effet important dans le processus évolutif (Laland, Odling-Smee et al. 1996, Laland, Odling-Smee et al. 1999, Odling-Smee, Laland et al. 2003). En se centrant sur une seule population et sur deux locus génétiques différents, nommés **E** et **A**, ils présument que la force de la CN de la population est issue de la quantité d'allèles se trouvant dans le locus **E**, que la quantité d'une ressource **R** dans l'environnement dépend de l'activité de CN des générations présentes ou passées et que la quantité de **R** est influencée par la force et le type (causal ou cyclique) de la sélection qui agit sur les allèles dans le locus **A** (Odling-Smee 2009 p.80). Malgré que leur modèle ne porte que sur une seule population, son importance consiste en ce qu'il peut être généralisé étant donné que le locus **A** n'a pas besoin de toujours être dans la même population que le locus **E**. Les résultats obtenus démontrent bien que l'ajout des effets de la CN peut apporter plusieurs changements aux prédictions des modèles évolutionnaires classiques. Les modèles démontrent que la CN peut en effet supprimer certaines pressions de sélection au profit de ses propres pressions de sélection ainsi que changer la trajectoire de processus évolutionnaires¹³ (Odling-Smee 2009 p.81). Comme leur modèle est généralisable, les résultats obtenus peuvent également être soutenus lorsque le modèle est appliqué sur plus qu'une seule population, ce qui accroît le rôle écologique que la CN peut jouer. Selon les adeptes de la CN, cela constitue une preuve que la CN est un agent évolutionnaire dont la puissance ne peut être négligée. En ce sens, la CN serait donc une approche incompatible avec celle du génocentrisme.

¹³ Toutefois, certains (Pocheville 2010 p.18) soutiennent que les modèles utilisés par les adeptes de la CN font toujours appel à une entité invariante qui peut être considérée comme une pression de sélection semblable à celle des modèles à causalité linéaire. Ainsi, selon Pocheville les modèles construits par les adeptes de la CN ne réussissent pas à surmonter l'externalisme du génocentrisme.

Conclusion

Puisque la CN démontre avec ses modèles que les effets de la CN peuvent avoir des conséquences évolutives, alors le rôle que l'unité d'hérédité écologique joue dans les processus évolutifs ne peut être négligé. De plus, étant donné que la causalité cyclique implique qu'un environnement peut également avoir une *fitness* et qu'il peut constituer une unité d'hérédité, alors nous devons conclure que la CN est une approche incompatible avec celle développée par Dawkins, puisque cette dernière soutient que la seule unité de sélection est le gène. Par ailleurs, la deuxième conclusion que nous devons tirer de l'analyse de ces deux théories consiste dans le fait qu'elles ont différentes définitions de l'individualité. En effet, pour Dawkins, l'unité de sélection est le gène, tandis que pour la CN, c'est l'organisme qui se reproduit. Or, avec le rôle que l'environnement abiotique de l'organisme peut jouer dans la *fitness* de celui-ci en raison des effets de l'activité de CN, il nous est légitime de nous demander si, dans le cadre de la CN, la définition de l'individu ne devrait pas être étendue davantage afin d'inclure ces parties abiotiques. Ceci constitue d'ailleurs la position qui sera soutenue par Turner. Nous nous pencherons, dans le prochain chapitre, sur la théorie de ce dernier et comment il essaya, à travers une tentative de réconciliation de la CN et du génocentrisme, de développer une théorie écologique de l'individualité.

Chapitre 2

L'approche thermodynamique de Turner

Dans le cadre de ce mémoire, le deuxième chapitre se penchera principalement sur l'approche thermodynamique de Turner. Or, les idées de ce dernier subissent un changement considérable au long des années. En vue de présenter cette évolution, nous proposons une séparation du corpus de ce dernier en trois parties. La première partie, regroupant ses écrits de 2000 à 2004, se caractérise par le fait que Turner développe son approche à travers une tentative de réconciliation de l'approche de construction de niche et du génocentrisme de Dawkins. La deuxième partie est constituée par son livre de 2007 : *The Tinkerer's Accomplice*. La position que Turner avance dans ce livre se distingue de sa position initiale en ce qu'il finit par rejeter le génocentrisme. Quoique restant toujours tributaire de l'approche de la construction de niche, l'approche de Turner se différencie de cette dernière en ce qu'elle impute une téléologie au processus de construction de niche. La troisième partie est constituée par ses écrits postérieurs à 2007, où il applique et approfondit la théorie développée dans *Tinkerer's Accomplice* en vue de soutenir qu'un processus de construction de niche se fait toujours avec un certain degré de cognition, expliquant ainsi la téléologie qui existe au sein de la nature. Ce chapitre ne portera que sur la première et deuxième partie de son corpus puisque ce sont les parties où nous pouvons trouver des explications exhaustives des arguments allégués par Turner en vue de soutenir ses deux théories développées.

Nous aborderons dans la première partie de ce chapitre les écrits qui constituent la première partie du corpus de Turner afin de montrer l'échec auquel il aboutit dans sa tentative de conciliation des approches incompatibles de Dawkins et d'Odling-Smee. Pour ce faire, nous fournirons une lecture critique de Turner qui expliquera les éléments de sa théorie thermodynamique centrée sur l'homéostasie, tout en soulevant et en surmontant certaines critiques qui peuvent lui être adressées. Nous montrerons ainsi qu'en raison de sa focalisation sur l'homéostasie, la définition de l'individualité qu'il fournit est liée à celle de l'organisme étendu et qu'ainsi, les individus ne peuvent être compris si nous négligeons

le rôle que leurs parties abiotiques jouent dans le fonctionnement de ces derniers. Nous concluons la première partie de ce chapitre en démontrant que, malgré sa tentative de conciliation entre le génocentrisme et la CN, ainsi que son affinité par rapport à l'approche dawkinsienne, l'approche thermodynamique du physiologiste s'inscrit presque parfaitement dans le cadre de la CN et soutient ainsi plusieurs points opposés au génocentrisme. En raison de ces incohérences, Turner dut apporter certaines modifications à sa théorie. En dernier lieu, nous examinerons la deuxième théorie développée par Turner. Ceci nous permettra d'éclaircir les raisons qui ont poussé ce dernier à abandonner le génocentrisme et à se distancier de l'approche de CN, malgré le fait qu'il soutenait toujours sa notion d'organisme étendu et une approche centrée sur l'homéostasie.

2.1 Une approche thermodynamique de la physiologie comme moyen de réconcilier le génocentrisme et la CN.

Turner affirme que, en tant que physiologiste, il détient un point de vue et une méthode d'analyse différents de ceux de biologistes évolutionnaires et que l'objet d'étude de la physiologie se doit d'être double. D'une part, cette science s'intéresse aux flux de matière, d'énergie et d'information des organismes. Lorsque ces flux s'opèrent de manière réciproque entre différents organismes ou entre les organismes et l'environnement, ils sont considérés en tant qu'échanges. D'autre part, la physiologie étudie les forces physiques qui régissent et modulent ces flux (Turner 2004 p.329). En vue d'étudier les opérations physiologiques, Turner s'appuie donc sur les lois de la thermodynamique afin de fournir une analyse démontrant que les opérations physiologiques ne peuvent être restreintes aux corps des organismes. La démarche de Turner se trouve ainsi subsumée dans le cadre dawkinsien du phénotype étendu, celui-ci ayant pour postulat l'indétermination des frontières précises entre organismes et environnement. En vue d'analyser l'approche de Turner, nous commencerons par expliquer les lois de la thermodynamique et comment un organisme peut être décrit selon cette perspective. Par la suite, en analysant l'exemple de *Macrotermes michaelseni*, nous expliquerons ce qu'est un organisme étendu et pourquoi, selon Turner, c'est l'association symbiotique *M. michaelseni/Termitomyces* ainsi que la structure de la termitière qui est l'entité sélectionnée. Nous finirons cette section en expliquant pourquoi l'approche de Turner

se situe entre le génocentrisme et la CN, mais nous démontrerons que son approche rentre mieux dans le cadre de la CN que dans celui du génocentrisme.

Physiologie et thermodynamique

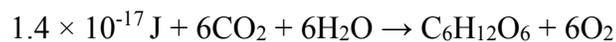
En proposant une analogie entre la thermodynamique et la théorie de Darwin, Peirce (1877 p.41) fut un des premiers à permettre d'envisager la possibilité d'une approche thermodynamique de l'évolution des populations (Bouchard and Rosenberg 2004 p.701) visant ainsi à formuler une explication de la sélection naturelle par une application de la thermodynamique statistique. Toutefois, d'autres approches thermodynamiques de la biologie ont également vu le jour suite notamment aux travaux de Schrödinger (1967 chapitre 6). Contrairement à ce que Peirce suggérait, Schrödinger ne tenta pas d'appliquer les principes de la thermodynamique à une population, mais plutôt à un organisme singulier. C'est dans cette lignée de pensée débutée par Schrödinger que nous pouvons trouver Turner. En effet, Turner (2000a) se penche principalement sur l'analyse des flux d'énergie et de matière entre les différentes parties des organismes ainsi que sur les échanges entre les organismes et leurs environnements.

L'échange d'énergie et de matière entre l'organisme et l'environnement crée des flux qui sont utilisés par l'organisme en vue de faire un travail de création ou de maintien d'ordre. Ainsi, les principes de ces flux sont régis par les trois lois de la thermodynamique qui, s'appliquant sur toute la matière, constituent des principes universels décrivant la manière dont l'énergie et la chaleur sont utilisées afin de faire ce travail (Turner 2000a p.11). La première loi de la thermodynamique consiste en la loi de conservation d'énergie. Cette dernière affirme que la quantité totale d'énergie dans l'univers¹⁴ demeure toujours constante, peu importe la forme dans laquelle celle-ci se trouve, qu'elle soit électrique, potentielle ou cinétique. La deuxième loi de la thermodynamique concerne l'augmentation de l'entropie. Selon cette loi, toute énergie utilisée par le travail, que ce dernier soit exercé par l'organisme sur l'environnement ou inversement, exige qu'une partie de cette énergie se perde sous la forme de mouvement moléculaire aléatoire, c'est-à-dire le désordre caractéristique de

¹⁴ L'univers, dans le contexte de la thermodynamique, est utilisé afin de désigner le système et son environnement. Ce terme peut donc dénoter une molécule, une cellule, un organisme ou même l'univers au complet.

l'entropie. Ainsi, lorsque du travail est exercé quelque part dans l'univers, la deuxième loi impose une augmentation de la quantité totale d'entropie dans l'univers. L'augmentation entropique requise par cette loi exige qu'éventuellement la quantité maximale d'entropie soit atteinte. Un tel univers serait caractérisé par son homogénéité issue du fait que l'intégralité de ses molécules se trouverait dans un état de mouvement aléatoire. Il est important de préciser que selon la deuxième loi, il est possible d'avoir une diminution d'entropie dans une partie de l'univers pour autant que celle-ci entraîne une augmentation d'entropie de valeur supérieure ailleurs dans l'univers. La troisième loi porte sur les implications de la définition thermodynamique de la température. Il est affirmé dans le cadre de cette loi que la température minimale équivaut à 0 kelvin. Le zéro absolu constitue la température où le mouvement moléculaire aléatoire est nul (Turner 2000a p.12).

Afin de pouvoir comprendre l'organisme en tant qu'entité thermodynamique, nous devons d'abord clarifier certains principes qui ont trait aux trois lois abordées : l'ordre, le désordre et leurs liens avec l'énergie. En vue d'expliquer ces notions, Turner aborde l'exemple de la conversion de dioxyde de carbone et d'eau en composé organique qui se produit lors de la photosynthèse des plantes ayant de la chlorophylle (2000a p.11-16). Malgré la complexité de la réaction, cette transformation peut être simplifiée par la formule suivante¹⁵ :



Cette réaction ne produit pas uniquement du glucose et de l'oxygène, elle produit également de l'ordre à partir du désordre. Dans le cadre de cette formule, l'ordre est représenté par la quantité de molécules se trouvant de chaque côté de l'équation. Les molécules constituant les réactifs étant plus nombreuses et moins complexes, une plus grande quantité d'information est requise en vue de décrire le système, car l'information qu'une seule molécule de dioxyde de carbone peut nous apporter ne nous fournit aucune information sur l'état des autres molécules de dioxyde de carbone. Toutefois, du côté des produits, la liaison entre les atomes de carbone nous permet de déduire l'état de tous les atomes de carbone à partir de l'état d'un seul atome de carbone de la molécule. Une moins grande information est requise afin de décrire le côté

¹⁵ Toute réaction photosynthétique nécessite un apport énergétique sous forme de lumière. Dans la réaction exemplifiée, nous avons une valeur énergétique de $1.4 \times 10^{-17} \text{ J}$, car cela désigne la valeur énergétique apportée par 48 photons de lumière rouge dont chacun a une fréquence de vibration de 4.3×10^{14} mètres par seconde et apporte une valeur énergétique de $2.8 \times 10^{-19} \text{ J}$.

des produits que celui des réactifs, confirmant ainsi que le côté droit est plus ordonné que le gauche¹⁶ (Turner 2000a p.13).

En accord avec la première loi, nous devons cependant conclure qu'un élément est escamoté au sein des produits : l'énergie. Si l'énergie au sein de l'équation doit être constante, alors la quantité d'énergie se trouvant à gauche de l'équation doit être égale à celle du côté droit. L'énergie introduite par la lumière dans le côté gauche est utilisée afin de faire un travail de création d'ordre parmi les atomes et ce faisant, cette énergie est emmagasinée dans l'arrangement de la molécule de glucose¹⁷. Toutefois, en accord avec la deuxième loi, l'efficacité de ce processus de création d'ordre ne peut être totale, et une partie de cette énergie doit donc être perdue sous forme de chaleur, c'est-à-dire d'entropie¹⁸.

De même que Dawkins affirmait qu'il visait à apporter un changement de perspective en passant du point de vue de l'organisme à celui du gène, Turner vise à apporter une nouvelle optique au phénotype étendu en l'étudiant sous son aspect thermodynamique puisque sinon, selon le physiologiste, l'étude du génocentrisme dawkinsien ne peut être complète (Turner 2000a p.33). Toutefois, l'adoption de l'approche thermodynamique de Turner implique une remise en question de certains principes intuitifs tels qu'une délimitation claire et nette entre le vivant et le non-vivant. En effet, de l'universalité des lois de la thermodynamique et de son applicabilité sur l'intégralité de la matière dans l'univers surgit le problème de la définition du vivant : si toute entité matérielle procède à des échanges d'énergie et de matière avec l'environnement, comment pouvons-nous distinguer le vivant du non vivant? Turner répond à ce problème en proposant comme critère de démarcation la propriété homéostatique.

Selon Turner, l'homéostasie caractéristique des organismes se définit par la canalisation d'énergie et de matière dans un flux exécutant un travail de maintien d'ordre permettant la persistance d'une fonction physiologique (Turner 2004 p.333).

¹⁶ Il semblerait qu'il y ait une théorie de l'information sous-jacente à la thèse de Turner. Cela est le cas pour tous les écrits de Turner. Cependant, ce dernier n'explique jamais ce qu'il entend par le terme information, que celle-ci soit moléculaire ou génétique.

¹⁷ L'énergie entreposée dans l'arrangement de la molécule sera éventuellement exploitée par le processus métabolique de la plante.

¹⁸ Les valeurs exactes: 4.8×10^{-18} J sont entreposés dans le glucose; 9.2×10^{-18} J sont perdus.

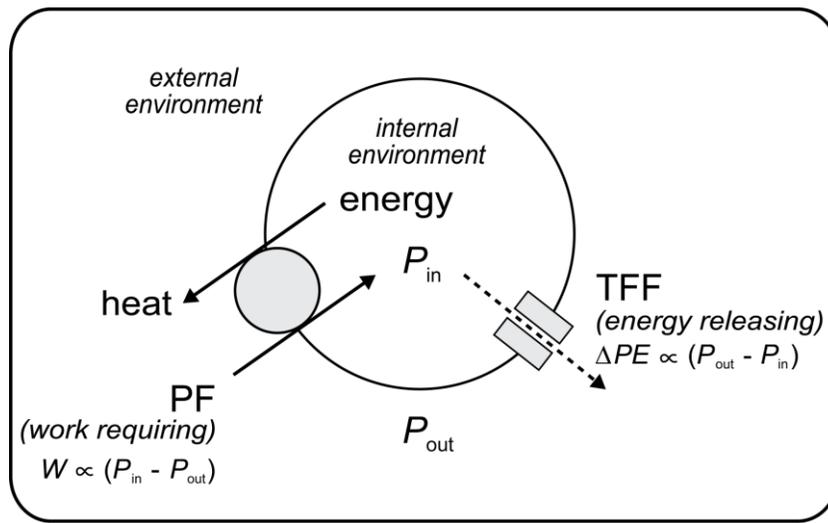


Figure 1 : tiré de (Turner 2004 p.330), cette représentation constitue la modélisation physiologique d'un organisme

Comme le montre la figure 1, un organisme peut être adéquatement représenté par un modèle physiologique dans lequel il est conçu en tant qu'environnement homéostatique qui se distingue de l'environnement externe grâce à des flux de masse et d'énergie propulsés à travers une barrière adaptative. La barrière distinguant les deux environnements est adaptative, car sa constitution permet la canalisation des flux qui pourvoient le maintien homéostatique de l'organisme (PF et TFF). Les conditions environnementales étant changeantes¹⁹, cela entraîne une disparité entre l'état interne de l'organisme et l'état environnemental, établissant ainsi la différence du potentiel d'énergie (ΔPE) entre l'énergie de l'environnement interne (P_{in}) et externe (P_{out}). Puisque la deuxième loi exige que l'entropie augmente jusqu'à ce que cette dernière atteigne le taux maximal, ce qui correspond à l'homogénéité universelle, la différence du potentiel d'énergie propulse un flux thermodynamiquement favorisé (TFF-

¹⁹ Dans le modèle présenté, l'accouplement organisme/environnement constitue un système fermé. Cependant, afin que le changement des conditions environnementales puisse représenter les changements climatiques que les organismes subissent dans la nature, il est nécessaire que le système organisme/environnement soit ouvert. La modélisation du système en tant que système fermé n'est cependant pas problématique, car la biosphère est un système fermé en ce qui concerne la matière. Un travail physiologique alimenté par une source d'énergie infinie (soleil) implique qu'ultimement tout échange de matière constituera une boucle fermée. La biosphère actuelle n'est donc qu'une généralisation du modèle présenté dans la figure 1 (Turner 2004 p.332).

thermodynamic favored flux) qui vise à établir l'homogénéité entre les deux environnements. Ainsi, si l'environnement interne d'un organisme diffère de l'environnement externe, l'organisme va nécessairement subir un TFF. Toutefois, afin que l'environnement interne soit maintenu, l'organisme doit faire un travail de maintien d'ordre à travers le réaménagement de la matière et de l'énergie environnementales, ce qui met en œuvre un flux physiologique (PF) de masse et d'énergie à travers sa barrière adaptative (Turner 2000a p.34, 2004 p.330). Ainsi, la magnitude du PF doit être équivalente à la perte énergétique subie par le TFF. Une exigence physique minimale pour l'homéostasie peut donc être formulée : "homeostasis requires that the thermodynamically favored flux always be matched exactly by an equal and oppositely directed physiological flux" (Turner 2000a p.184). Selon l'approche thermodynamique de Turner, l'organisme est donc dépeint en tant qu'environnement en déséquilibre vis-à-vis de l'environnement externe (Turner 2004 p.331).

La définition de l'organisme en tant que déséquilibre énergétique entre deux environnements nous oblige à réviser la définition traditionnellement imputée au vivant. La démarcation entre vivant et non-vivant étant maintenant une simple différence énergétique, la distinction entre les deux environnements est issue d'une différence de degré plutôt que de type (Turner 2004 p.333). Toutefois, la première loi exige que l'imposition d'homéostasie d'un côté de la barrière entraîne, à un certain degré, l'homéostasie de l'autre côté de la barrière. Ainsi, lorsque la différence énergétique entre les deux environnements est faible, il est difficile de distinguer l'environnement vivant de celui non vivant. Cette conclusion est problématique puisque les organismes eux-mêmes sont souvent délimités en plusieurs environnements homéostatiques régularisés par des barrières adaptatives : une cellule est séparée de son environnement par une membrane; à l'intérieur de la cellule se retrouvent plusieurs organelles également délimitées par une membrane. En suivant le critère de démarcation fourni par Turner, une question s'impose donc: les environnements intraorganismiques sont-ils vivants? Intuitivement, cette question serait répondue par l'affirmative. Toutefois, la délimitation d'environnements homéostatiques ne s'étend pas uniquement à l'intérieur des organismes, mais, tels des phénotypes étendus, elle peut s'étendre également à leurs extérieurs (Turner 2000a p.35-39, Turner 2004 p.335). Les phénotypes étendus devraient-ils donc être également considérés comme des environnements vivants?

Macrotermes michaelseni et l'organisme étendu

Puisque Turner défend l'idée que les organismes peuvent étendre leurs environnements homéostatiques à l'extérieur de leurs frontières corporelles, il s'inscrit parfaitement dans la lignée darwinienne du phénotype étendu. Toutefois, l'extension de ce trait étant le résultat de flux énergétiques et matériels participant à l'homéostasie des organismes, Turner conclura que cette extension n'est pas une extension phénotypique, mais plutôt une extension physiologique²⁰. Conséquemment, les extensions ne sont pas d'ordre phénotypiques, mais organismiques. Étant un adepte du génocentrisme, Turner a pour tâche de démontrer la compatibilité entre l'organisme étendu et le génocentrisme soutenu par Dawkins. En vue de démontrer comment Turner arrive à cette conclusion, nous clarifierons la notion d'organisme étendu à travers l'exemplification des *Macrotermes michaelseni*. Cet exemple nous permettra de démontrer comment l'organisme étendu correspond à l'individu biologique. Par la suite, nous nous pencherons sur cet exemple afin de démontrer aussi comment l'organisme étendu s'inscrit autant dans le cadre génocentriste que celui de la CN.

Le *Macrotermes michaelseni* est une espèce de termites du genre *Macrotermes*, ce dernier relevant de la sous-famille Macrotermitinae. Parmi cette sous-famille, seuls quelques genres, dont *Macrotermes*, construisent des termitières s'étendant au-dessus du sol et pouvant atteindre une hauteur de plusieurs mètres. Le *Termitomyces*, symbiote cultivé dans les termitières des Macrotermitinae, est une espèce de champignon très sensible aux conditions environnementales et constitue donc un compétiteur dont la défaite est assurée vis-à-vis des autres espèces de champignons présentes dans l'environnement. Toutefois, au sein de la termitière des Macrotermitinae, le développement des *Termitomyces* est inévitable. Quoique les hypothèses justifiant la présence assurée de cette unique espèce de champignon dans la termitière soient diverses (Turner 2004 p.340), une hypothèse convaincante, qui est d'ailleurs soutenue par Turner (2004 p.340), suggère que le développement des *Termitomyces* est un

²⁰ Turner n'explique pas en quoi consiste cette distinction. Nous pouvons supposer qu'en accomplissant cette distinction Turner opère une séparation entre, d'une part, l'étude évolutionnaire qui s'occupe des phénotypes et, d'autre part, la physiologie qui se penche sur les flux de matière et d'énergie. Toutefois, comme nous verrons sous peu, Turner conclut que nous ne pouvons pas négliger la fonction accomplie par la partie abiotique au sein de l'individu. Ainsi, il semblerait que l'extension physiologique joue un rôle dans le processus évolutionnaire et devrait donc être comprise en tant que phénotype de l'individu. Il n'est donc pas clair à quoi sert la distinction opérée par Turner.

effet du haut taux de CO₂ maintenu dans la structure (Batra and Batra 1966 p.737). Cette hypothèse expliquerait ainsi pourquoi les *Termitomyces* ne sont retrouvés qu'en association avec les Macrotermitinae (Wood and Thomas 1989 p.73).

Le caractère distinctif de la symbiose des Macrotermitinae vis-à-vis les relations symbiotiques d'autres termites consiste dans leur réussite à sous-traiter leur effort digestif aux *Termitomyces* (Dangerfield, McCarthy et al. 1998 p.510, Turner 2004 p.335). Afin d'expliquer le processus digestif des Macrotermitinae et le rôle joué par les *Termitomyces*, il est convenable de citer Wood, lorsque ce dernier explique de manière succincte et précise :

“The termites forage on dead plant material, which is passed rapidly and relatively unchanged through the gut and their faecal deposits used to construct fungus combs. *Termitomyces* mycelium grows on the comb and degrades lignin and cellulose. After 5-8 weeks “old” comb is re-ingested by the termites which also consume nitrogen-rich groups of asexual spores (mycotêtes) on the comb surface. The food is further degraded in the termite's gut by enzymes which digest cellulose, starch, soluble carbohydrates, pectins and chitin. Some enzymes are produced by the termites, while others are acquired by ingestion of mycotêtes or are produced by gut bacteria. In the few species studied, approximately 80% of the food is metabolized by the fungus, thereby concentrating nitrogen.”²¹ (Wood and Thomas 1989 p.87)

La coalition issue de la relation *Macrotermes-Termitomyces* permet à ces termites d'avoir une digestion beaucoup plus rapide, leur fournissant ainsi la possibilité d'utiliser leur énergie à un rythme beaucoup plus élevé que les termites qui comptent sur la digestion purement intestinale (Turner 2004 p.335). Cet avantage énergétique accorde à de telles colonies la possibilité d'atteindre une biomasse plus élevée grâce à une supériorité populationnelle ainsi qu'un plus grand volume corporel individuel. Cependant, l'utilisation d'un taux supérieur d'énergie dans le processus métabolique implique également une plus grande utilisation d'oxygène, ce qui implique à son tour un taux plus élevé de CO₂. De surcroît, la présence des *Termitomyces* engendre également une grande quantité de chaleur et de CO₂ dans la termitière. En effet, les champignons représentent environ 85% du métabolisme collectif de l'association

²¹ Il est important de préciser que 80% de la digestion de la cellulose chez les *Macrotermes michaelseni* est également faite par les *Termitomyces* (Dangerfield, McCarthy et al. 1998 p.510)

Macrotermes-Termitomyces (Turner 2004 p.339). Le haut taux de CO₂ dans la termitière contribue certes au développement des *Termitomyces*. Toutefois, afin que les termites et les champignons ne suffoquent pas, une certaine quantité d'O₂ doit être maintenue dans la termitière. Le taux d'O₂ doit donc être suffisant pour approvisionner les besoins métaboliques des partenaires mutualistes tout en étant assez important pour nuire au développement des autres espèces de champignons. Afin que les conditions atmosphériques de la termitière soient maintenues dans ces exigences bien particulières, un processus homéostatique est requis.

Contrairement à plusieurs espèces de *Macrotermes*, les *M. michaelseni* construisent des termitières totalement closes. Ainsi, l'échange des gaz entre ce type de termitière et l'environnement doit se faire à travers un processus plus complexe que pour des termitières ouvertes (Turner 2000a p.197). De fait, l'homéostasie de la termitière est maintenue grâce à un ensemble de conduits et de tunnels construits en vue de permettre la circulation de l'air à travers les différentes parties de la structure (Turner 2000b). Puisque la termitière est fermée, la circulation aérienne de la structure doit être en partie propulsée par des forces internes à la colonie, c'est-à-dire la chaleur engendrée par le métabolisme du couple symbiotique²². La chaleur produite par la colonie diminue la densité de l'air en sa proximité. Puisque la colonie se trouve sous la tour de la termitière, l'air réchauffé se hissera en hauteur vers la cime de la tour en passant par le centre de la structure, loin des parois. S'étendant plusieurs mètres au-dessus du sol, la tour de la termitière capture l'énergie cinétique des vents extérieurs en vue de créer autour d'elle un champ de pressions qui mettra en œuvre l'échange des gaz à travers sa surface poreuse (Turner 2001 p.817). Comme dictée par le principe de Bernoulli, la décélération du vent environnemental sur la surface de la tour transforme l'énergie cinétique du vent en une énergie potentielle sous forme de pression positive qui pousse en direction de la tour, forçant ainsi l'air à traverser la surface poreuse et à faire son chemin dans les conduits les plus proches de la surface de la tour. Inversement, l'accélération de l'air autour de la tour, c'est-à-dire vis-à-vis les façades de la tour qui ne sont pas face au vent, crée une pression

²² Comme le note Bouchard (2009 p.5, 2013 p.250) la définition de colonie fournie par Turner ne fait pas la distinction entre l'agrégat de termites, et l'agrégat termites plus champignons. En ce sens, le terme colonie est parfois utilisé par Turner pour dénoter uniquement les termites et parfois l'ensemble termites/champignons. Nous utilisons ici le terme colonie de la même manière que Turner. Malgré le fait que Turner ne fait pas cette distinction, nous croyons que dans les passages pertinents à l'exposition de Turner que nous faisons, ce dernier

négative qui aspire l'air des conduits qui donnent sur ces façades vers l'extérieur de la termitière (Turner 2000a p.198). Les flux d'air nouvellement rentrés qui apportent l'O₂ nécessaire aux besoins métaboliques de la colonie se trouvent donc le long des parois de la termitière et leurs mouvements se déroulent en fonction de l'occurrence et de la puissance du vent extérieur. Puisque l'air qui se trouve le long des parois et celui en proximité de la colonie détiennent des densités différentes, ces deux couches d'air ne peuvent être bien mélangées sans qu'il y ait une force qui stimule leur brassage. C'est en exploitant la puissance du vent turbulent extérieur que l'entremêlement des deux couches se produit. En effet, c'est la puissance du vent extérieur qui, en étant propulsé à l'intérieur de la termitière par la pression positive, cause une turbulence des flux d'air qui se trouvent au long des parois et les force ainsi à se mélanger avec l'air moins dense se trouvant plus en proximité de la colonie (Turner 2011 p.24). L'apport d'air qui vient pourvoir aux besoins métaboliques de la colonie ne provient donc pas d'une ventilation au trajet circulaire et constant; il est intermittent, comme celui de la respiration d'un mammifère²³.

Puisque l'homéostasie de l'atmosphère est induite par la structure de la termitière, tout endommagement de la tour nécessite un maintien immédiat afin que les conditions favorables soient maintenues. Ainsi, lorsque la tour subit des dommages, une réaction de construction stigmergique est presque immédiatement enclenchée par les termites. Ce mode de construction est déclenché par les grandes fluctuations soudaines d'O₂ et de CO₂ qui peuvent survenir jusqu'au centre de la termitière en raison de la rupture sur la surface de la tour (Turner 2013 p.229). Sous des conditions normales, les fluctuations soudaines des gaz sont une conséquence de la puissance des vents turbulents extérieurs et en ce sens elles ne se trouvent que dans les conduits plus proches des parois de la tour. Cependant, lorsque la surface de la tour est endommagée, une forte turbulence peut survenir même à des endroits aux conditions atmosphériques normalement stables, indiquant ainsi aux termites que leur termitière est endommagée (Turner 2011 p.24).

désigne l'ensemble termites/champignons lorsqu'il utilise le terme colonie. Les explications nécessaires seront fournies bientôt.

²³ L'analogie faite par Turner entre la respiration de la termitière et celle d'un mammifère est impressionnante. Toutefois, cette analogie a des limites. Puisque la respiration de la termitière dépend du vent, elle est imprévisible et irrégulière, tandis que la respiration d'un mammifère est un processus normalement régulier.

Lorsque les termites ressentent la perturbation de l'air interne à la termitière, certains se rendent sur le lieu d'où provient la perturbation tandis que d'autres s'en éloignent afin d'aller recruter les termites qui n'ont pas senti les fluctuations nuisibles (Turner 2011 p.29, Turner 2013 p.229). Toutefois, en raison des lésions sur la paroi, les flux d'airs à l'intérieur de la termitière deviennent erratiques, engendrant ainsi de grandes fluctuations des gaz à différents endroits de la termitière, y compris en son centre ou proche des parois non endommagées, c'est-à-dire loin de la brèche elle-même. Puisque ce qui entraîne le comportement de construction réparatrice chez les termites se situe en un seuil au-dessus duquel la fluctuation des gaz doit se rendre, les termites sont susceptibles de commencer leurs constructions individuelles à des endroits distants de la brèche (Turner 2011 p.30, Turner 2013 p.230).

Les fluctuations soudaines des gaz ne sont cependant pas le seul facteur qui détermine le comportement de construction stigmergique²⁴ des termites. L'aspect qui définit la construction stigmergique consiste dans le fait que chaque bloc de terre que les termites déposent dans le cadre de leur travail de maçonnerie est inoculé d'une phéromone qui incite les autres termites à venir travailler sur le site où le bloc est déposé (Turner 2011 p.26, Turner 2013 p.233). Comme les fluctuations sont plus intenses en proximité de la brèche, le déclenchement du comportement constructif est plus intense à ce point. Par conséquent, la vitesse à laquelle la phéromone est déposée sur ce lieu sera également plus élevée. Ceci aura pour conséquence de rendre les termites plus enclins à travailler sur ce site plutôt que d'autres sites de construction : augmentant ainsi encore davantage le taux de déposition de la phéromone. Ceci provoque un effet de construction autocatalytique sur les sites où le taux de déposition de la phéromone est assez élevé (Turner 2011 p.37, Turner 2013 p.233). Qui plus est, la présence de la phéromone pousse les différents sites de construction à se disputer les travailleurs. Les sites représentant les meilleurs compétiteurs seront ceux qui jouiront d'une vitesse de dépôt de phéromone supérieure aux autres et les sites dont le taux de dissipation de la phéromone est plus élevé que celui de leurs compétiteurs seront graduellement abandonnés par leurs travailleurs. Puisqu'initialement les sites de construction disposant d'une majorité de travailleurs étaient ceux en proximité de la brèche, le double effet autocatalytique d'abandon et de recrutement de

²⁴ Le terme de construction stigmergique utilisé par Turner est peu répandu. Turner importe ce terme de Grassé (1959), créateur de la notion de stigmergie.

travailleurs qui définit la construction stigmergique rendra le processus de construction autosuffisant dans les sites où la construction contribuera à l'achèvement du colmatage de l'orifice (Turner 2011 p.26, Turner 2013 p.233).

À partir de cette analyse de l'homéostasie, nous pouvons fournir deux arguments en vue de conclure respectivement que la termitière est une extension organismique et de préciser de quel organisme cette extension relève²⁵. Le premier argument se fonde sur la définition de l'organisme thermodynamique déjà fournie. Puisque 1- la différence entre le vivant et le non-vivant est une différence de degré d'énergie entre deux environnements séparés par une barrière adaptative et que 2- la termitière consiste en une structure dont les parois ont pour fonction de créer des flux qui pourvoient à l'homéostasie de l'environnement intérieur 3- (cette dernière consistante en des conditions de pression atmosphérique qui créent une différence d'énergie potentielle entre l'intérieur et l'extérieur), C- il s'ensuit que les parois de la termitière constituent une barrière adaptative et que la termitière est un environnement vivant. Comme l'affirme Turner : “ Is the nest environment, therefore, a living environment? Clearly, it is, maintained by an organ of extended physiology, the mound” (2004 p.339).

Suite à cette conclusion, la question s'impose: de qui la termitière est-elle une extension? Selon Dawkins, la manière de déterminer à qui appartient le phénotype de la termitière consiste à se demander : “Who benefits?” (Dawkins 2004 p.379). Puisque l'homéostasie est un résultat du phénomène de stigmergie ainsi que de l'apport en CO₂ des champignons, nous pouvons conclure que l'homéostasie de la termitière est une homéostasie sociale²⁶ (Turner 2000a p.199, Turner 2001 p.819), c'est-à-dire qu'elle bénéficie autant aux termites qu'aux champignons (Turner 2004 p.339). En effet, les conditions atmosphériques de la termitière

²⁵ Il est important de mentionner que Turner fournit une description exhaustive du phénomène de stigmergie uniquement dans ses écrits de 2011 et 2013 dans le but d'argumenter en faveur de l'existence d'une cognition au niveau de l'essai. Toutefois, nous réhabilitons le phénomène stigmergique, que Turner avait déjà mentionné dans ses écrits précédents, pour augmenter la force et la cohérence de l'argument de la caractéristique d'organisme étendu de la termitière ainsi que pour mettre l'accent sur l'aspect mutualiste de la relation termites/champignons. La précision apportée est importante, car nous comptons exposer l'évolution qu'il y a eu au sein de la pensée de Turner. En précisant que la description que nous fournissons de la stigmergie n'est pas utilisée pour expliquer la pensée de Turner de ses textes de 2011 et 2013, nous souhaitons éviter tout anachronisme possible.

²⁶ Wilson définit l'homéostasie sociale comme “the maintenance of steady states at the level of the society either by control of the nest microclimate or by regulation of the population density, behaviour, and physiology of the group as a whole” (1971 p.469). Selon cette définition, et compte tenu des exemples fournis dans les deux parties

permettent aux termites de bénéficier de la digestion faite par les *Termitomyces* et bénéficient aux champignons car elles permettent à ces derniers d'exister. D'ailleurs, c'est l'effort des termites qui maintient la termitière, permettant ainsi la persistance de l'homéostasie atmosphérique nécessaire à l'existence des champignons. Chacune des deux espèces met en œuvre un grand effort énergétique qui bénéficie à l'autre, impliquant ainsi que la relation symbiotique entre les *M. michaelsoni* et les *Termitomyces* est de nature mutualiste. Selon, Turner, cela constitue une raison suffisante afin d'affirmer que la termitière ne constitue pas un phénotype étendu à aucune des deux espèces particulières, car l'interaction *M. michaelsoni-Termitomyces* relève de l'ordre superorganismique. En effet, selon le physiologiste, ni les termites ni les champignons n'ont été sélectionnés individuellement. En raison de la nature de leur interaction, ce qui a été sélectionné est l'entité symbiotique dont la termitière fait partie (Turner 2004 p.340). Conséquemment, l'ensemble termites/champignons/termitière est un organisme étendu où l'intégralité des gènes constituant cet ensemble est sélectionnée. Turner conclut: "what is being selected is a massive coalition of genes distributed amongst two organisms, *Macrotermes* and *Termitomyces*" (Turner 2004 p.340).

Même si Turner ne mentionne pas le terme « individu », nous devons conclure de cette étude que, pour Turner, l'individu consiste en l'organisme étendu. En effet, en ce centrant sur l'homéostasie, Turner fonde son critère d'individualité sur un aspect fonctionnel. En raison de son adhésion au génocentrisme, Turner se voit obligé de dire que ce sont uniquement les gènes des *Macrotermes* et des *Termitomyces* qui sont sélectionnés. Toutefois, cette coalition de gènes est sélectionnée parce que la fonction accomplie par la termitière bénéficie aux deux types d'entités. Par conséquent, la termitière est un phénotype de l'organisme étendu constituée par les *Macrotermes*, les *Termitomyces* et la termitière. Puisque c'est cette entité tripartite qui est sélectionnée, nous devons conclure que celle-ci qui correspond à l'individu biologique dans la théorie de Turner. Cela soulève certaines incohérences de la pensée de Turner, notamment le fait que si l'individu est en partie constitué par la termitière alors le gène ne peut être la seule unité sélectionnée. Toutefois, ceci est caractéristique de la pensée de

précédentes, nous pouvons conclure que l'homéostasie est un résultat autant de l'activité des termites que de l'activité des champignons.

Turner, dans la mesure où ce dernier tente de synthétiser deux approches incompatibles. Nous aborderons sous peu les inconsistances de la pensée de Turner sur ce sujet.

Présenté de telle manière, l'argument de Turner n'est pas sujet à la critique que Bouchard (2009, 2013) lui adresse. En effet, Turner utilise parfois le terme « colonie » lorsqu'il aurait dû employer le terme « association symbiotique ». Toutefois, contrairement aux affirmations de Bouchard, Turner tient compte des effets que les champignons entraînent sur l'atmosphère de la termitière²⁷. Ceci peut être confirmé par le diagramme que Turner utilise afin d'illustrer schématiquement le processus de réparation et de maintien des conditions de la termitière (2000a p.119, 2001 p.819). De fait, Turner précise dans son texte de 2001 que ce diagramme représente celui de l'homéostasie sociale. Même si cela n'est pas indiqué dans son livre de 2000, nous soutenons que Turner prend en compte la participation des champignons à l'homéostasie de la termitière, car Turner indique le rôle joué par la pression atmosphérique de la termitière au sein de ce schéma. Puisque la pression atmosphérique est majoritairement le résultat des activités métaboliques des champignons, alors nous devons conclure que Turner prend en compte le rôle que les champignons jouent dans le processus d'homéostasie sociale. Toutefois, nous concordons avec Bouchard lorsque ce dernier critique le texte de Turner de 2013 en raison de sa perspective trop termitocentrique (2013 p.251). L'interprétation que nous fournissons de Turner n'est donc pas en parfait accord avec celle de Bouchard. Cependant, nous pensons que la lecture que nous fournissons est fort cohérente avec l'ensemble de la thèse défendue par Turner puisque notre lecture permet de mettre en correspondance l'ensemble termites/champignons/termitière avec la définition de l'organisme thermodynamique précédemment exposée et de conclure ainsi que cet ensemble tripartite correspond à un organisme étendu dont les gènes sélectionnés sont ceux des termites et des champignons. Notre étude nous permet donc de démontrer que, pour Turner, l'individu consiste en l'entité tripartite, c'est-à-dire en l'organisme étendu.

²⁷ Bouchard (communication personnelle) soutient toutefois que sa critique est toujours légitime et que pour constater le termitocentrisme de Turner, il faut analyser le fait que, lorsque Turner analyse le rôle respiratoire de la structure abiotique, il interchange les *M. natalensis* avec les *M. michaelseni* (2000a p.198). Toutefois, selon Bouchard, comme seulement les *M. natalensis* sont en symbiose obligatoire avec les *Termitomyces*, Turner ne devrait pas les interchanger comme il le fait (Bouchard 2014).

L'organisme étendu, une position entre génocentrisme et construction de niche

L'influence que *Le Phénotype étendu* eut sur Turner est majeure. En effet, cela peut être remarqué à travers les thèses que ce dernier soutient, mais également dans la structuration de son argumentation. Afin d'affirmer le rôle que Dawkins joua dans le développement de ses propres idées, Turner débute (2000a p.2) et termine son livre (2000a p.212) en abordant *Le Phénotype étendu*. Il en va de même pour son article de 2004. En ce sens, Turner déclare : “Viewing the *Macrotermes-Termitomyces* partnership as an extended organism exemplifies a physiological perspective on extended phenotypes. It does not negate Richard Dawkins' principal point in *The Extended Phenotype*: that genes are the ultimate units of natural selection” (2004 p.341). La complémentarité entre la position de Turner et le cadre d'analyse génocentriste peut effectivement être établie. Cependant, cette complémentarité ne peut s'étendre au-delà d'un certain degré afin de ne pas faire surgir de contradictions. Avant d'exposer pourquoi Turner abandonna le génocentrisme, nous expliquerons pourquoi sa théorie d'organisme étendu est conflictuelle en présentant les raisons pour lesquelles cette dernière peut s'inscrire autant dans le cadre d'analyse du génocentrisme que celui de la CN. Nous concluons cependant que la position de Turner s'inscrit mieux dans le cadre de la CN.

Selon Dawkins, l'association *Macrotermes-Termitomyces* décrite par Turner est effectivement un organisme étendu dont la termitière en est un phénotype (Dawkins 2004 p.383). Toutefois, lorsque Dawkins décrit cette entité symbiotique en vue d'analyser la position de Turner, il se fourvoie sur un point : il affirme que la transmission génétique des champignons entre termitières se fait de manière verticale, conjointement à celle des termites (2004 p.383). De surcroît, Turner n'explique jamais le mode de transmission des *Termitomyces*. En effet, le physiologiste semble présupposer que les gènes des champignons se propagent conjointement à ceux des termites. Or, dans la plupart des associations symbiotiques *Macrotermitinae-Termitomyces*, notamment chez les *M. michaelsoni*, les champignons sont acquis horizontalement de l'environnement lorsqu'une nouvelle termitière se fonde (Korb and Aanen 2003 p.67). Rappelons-nous maintenant l'exemple fourni par Dawkins du trématode et de l'escargot. Dans cet exemple, les gènes de l'escargot et du parasite pouvaient être en conflit car ils ne se propageaient pas à la génération postérieure par

le même moyen. Ainsi, dans une perspective évolutive, chacun des deux organismes avait intérêt à manipuler l'effet phénotype de la coquille de manière à augmenter uniquement son propre succès reproductif. Étant donné que les *M. michaelsoni* et les *Termitomyces* se propagent aux générations postérieures de manière indépendante l'une de l'autre, il semblerait donc que leurs gènes ne soient pas sélectionnés ensemble. Ceci nous pousserait à conclure *prima facie* que la termitière ne peut être un phénotype commun aux termites et aux champignons comme le soutient Turner.

Malgré ce problème, il nous est possible de réconcilier l'analyse de Turner avec le génocentrisme et de soutenir ainsi que c'est l'ensemble des gènes des termites et des champignons qui est sélectionné. Dans le cadre génocentriste, le critère du bénéfice est un critère important en raison du *bottleneck* à travers lequel les gènes doivent passer lors de leur reproduction. Puisque les gènes d'un même organisme passent tous à travers le même *bottleneck*, ils ont un intérêt commun, ce qui les pousse donc à coopérer les uns avec les autres en vue d'obtenir le meilleur phénotype. Comme l'affirme Dawkins : "What draws them [genes], in a Darwinian sense, to cooperate is again 'bottlenecking' : a shared statistical expectation of the future. This shared expectation follows directly from the method of reproduction" (2004 p.383). Toutefois, nous devons souligner que si Dawkins soutient que la transmission verticale des gènes est importante, ce n'est qu'en raison du fait que cette méthode de transmission constitue la cause du sort commun que les gènes subiront dans le futur. Il nous est ainsi possible de conclure que la méthode de reproduction est un facteur tout à fait contingent. L'aspect réellement important ne serait donc pas le *bottleneck* en tant que tel, mais l'effet du *bottleneck* : "a shared statistical expectation of the future".

En soulignant ce dernier point, nous sommes en mesure de réhabiliter la termitière en tant que phénotype étendu de l'organisme étendu *Macrotermes-Termitomyces*. En effet, si le facteur déterminant pour qu'il y ait coopération consiste dans le fait que les entités (que ce soient des gènes, des organismes ou des espèces) aient un sort commun et qu'un phénotype ne peut être un phénotype commun à deux entités que dans la mesure où ces deux entités coopèrent, alors, pour autant que nous puissions établir le sort commun des *Macrotermes-Termitomyces*, il nous serait possible de conclure que la termitière est un phénotype de l'association symbiotique dans le cadre génocentriste. Puisque les termitières sont construites par les termites de manière à ce que les conditions atmosphériques soient favorables

uniquement aux *Termitomyces* et que ces derniers ne sont retrouvés qu'en association avec les Macrotermitinae, il nous est possible d'affirmer que le sort commun de ces deux types d'entités, c'est-à-dire la possibilité qu'elles se retrouvent ensemble dans le futur, est extrêmement élevé. Ainsi, la termitière peut être un phénotype commun aux termites et aux champignons.

En dépit de sa prétendue allégeance au génocentrisme, la thèse de l'organisme étendu est compatible avec la CN et ce, de façon frappante. Trois raisons nous poussent à affirmer que la théorie développée par Turner dans *The Extended Organism* (2000a) ainsi que dans *Extended Phenotypes and Extended Organisms* (2004) s'inscrit mieux dans le cadre de la CN que dans le génocentrisme²⁸. La première raison relève de la causalité cyclique qui s'installe dans le processus évolutif des termites et des champignons. Dans le cadre de la CN, une causalité cyclique du processus évolutif s'installe lorsque l'environnement influence le gène à travers les pressions de sélection et le gène influence l'environnement en modifiant les pressions de sélection qui agissent sur lui. De fait, une telle boucle d'effets rétroactifs émerge au sein de l'interaction termites/champignons. En construisant la termitière, les termites permettent le développement des champignons qui leur fourniront une grande partie de leur nourriture, modifiant ainsi les pressions de sélection qui agissent sur eux. De plus, l'apport métabolique des *Termitomyces* modifie la quantité de CO₂ présente dans l'environnement. Ceci empêche que d'autres espèces de champignons s'installent dans la termitière et modifie ainsi les pressions de sélection qui agissent sur les *Termitomyces*. Puisque les modifications environnementales faites par les termites et les champignons leur apportent un *feedback* tout en étant répétitives et de longue durée (affectant plusieurs générations)²⁹, le processus évolutif de l'association termites/champignons suit une causalité cyclique.

En deuxième lieu, nous devons nous rappeler qu'une autre des idées principales soutenues par les adeptes de la CN consiste en la possibilité qu'un locus génétique codant pour un phénotype de CN puisse affecter un locus génétique d'une autre population ou d'une autre

²⁸ Mise en garde : nous prenons ici le temps de réitérer l'importance qui doit être accordée aux distinctions des définitions qu'il existe entre les différents cadres d'analyse présents dans notre étude. Turner soutient une sélection de l'organisme étendu termites/champignons/termitière. Or, ce n'est pas le cas pour l'approche de la CN. Dans le cadre de cette dernière, l'unité de sélection naturelle est l'organisme qui se reproduit. Ainsi, si nous utilisons l'exemple des *M. michaelseni* dans le cadre de la CN, l'unité de sélection consiste en la lignée de termites qui peuple la termitière depuis sa construction.

espèce. Or, suite à l'étude des *M. michaelsoni* fournie par Turner, nous pouvons conclure que son analyse constitue un parfait exemple d'une telle interaction génétique. En effet, à l'intérieur de la termitière, les *Termitomyces* profitent de l'avantage que les conditions atmosphériques leur apportent. Les locus génétiques des *Termitomyces* sont ainsi affectés par les locus génétiques des termites par le biais de la termitière, car le contrôle de l'ensemble des conditions environnementales des *Termitomyces* par les termites affecte directement la *fitness* des champignons : à l'intérieur de la termitière, les *Termitomyces* sont toujours vainqueurs, tandis qu'à l'extérieur leur défaite est assurée. La CN a donc un double effet sur le locus génétique des *Termitomyces*. D'une part, en stabilisant les pressions de sélection, la CN permet la viabilité d'une plus grande variation d'allèles³⁰. D'autre part, grâce à la détermination des pressions de sélection, le locus génétique des termites a un grand effet sur la trajectoire évolutionnaire des gènes des *Termitomyces*. La symbiose *M. michaelsoni/Termitomyces* constitue donc un admirable exemple où un locus génétique codant un phénotype de modification environnementale affecte (au moins) un locus génétique d'une autre espèce puisque dans cet exemple, le locus génétique des termites, à travers son phénotype de CN, introduit de la variation génétique et change les trajectoires évolutionnaires des champignons.

Enfin, la dernière raison qui nous pousserait à soutenir que l'analyse de Turner s'inscrit mieux dans la CN que dans le cadre génocentriste relève du fait que Turner soutient l'existence d'unités d'hérédité écologique appelées *persistors*. Selon Turner, ce qui fait du gène un bon candidat pour être un facteur déterminant dans le processus évolutif consiste en sa longévité (2004 p.342). Or, dans le cadre de la théorie de l'organisme étendu, la primauté est placée sur les processus qui canalisent les flux d'énergie et de matière à travers un environnement en vue de pourvoir à la persistance de l'homéostasie de ce dernier. Turner nomme ce qui crée de tels types de canalisation un *specifier*. Le gène détient donc un rôle aussi important dans le processus évolutif puisqu'il est un *specifier* détenant une très grande longévité. Toutefois, il existe, selon Turner, des *specifiers* dont la longévité pourrait surpasser

²⁹ Ici, en accord avec la note de bas de page précédente, chaque génération correspond à une nouvelle termitière.

³⁰ La possibilité d'une plus grande variation d'allèles consiste en une possibilité davantage théorique qu'empirique. De fait, puisque les *Termitomyces* ne sont trouvés qu'au sein des termitières de Macrotermitinae, il

celle du gène. À cet effet, Turner fournit l'exemple des *heuweltjies* : des termitières construites par les *Microhodotermes viator* qui peuvent, lorsqu'abandonnées, être recolonisées par une nouvelle génération de *M. viator* voulant bâtir une colonie. La caractéristique particulière de cette termitière consiste dans le fait qu'à chaque fois qu'elle se fait recoloniser, le travail fait par la colonie qui l'habite améliore la termitière de manière à rendre cet environnement plus hospitalier et plus solide. Ainsi, chaque nouvelle génération qui s'installe dans une de ces termitières rend celle-ci plus persistante jusqu'à ce qu'elle devienne une structure constituant un aspect permanent du paysage même sans être habitée par des termites (Turner 2004 p.347). Puisque cette structure accomplit des fonctions physiologiques pourvoyant l'homéostasie des colonies qui l'habitent, elle est un *specifier* potentiellement plus persistant que le gène. Le nom de *persistor* est ainsi attribué au *specifier* en fonction du fait que cette structure persiste à travers différentes recolonisations, faisant d'elle une unité d'hérédité écologique (Turner 2004 p.345).

Suite à cette analyse, il nous est possible de conclure que l'analyse de Turner s'inscrit principalement dans le cadre de la CN. De fait, nous pouvons retrouver au sein de son argumentation les éléments les plus importants pour la théorie de la CN : causalité cyclique, interaction entre gènes d'espèces différentes et hérédité écologique. Puisque la causalité cyclique et l'hérédité écologique engendrent des tensions avec l'approche génocentriste, nous nous voyons obligés d'affirmer que Turner se fourvoie lorsqu'il soutient que son approche est compatible avec celle de Dawkins. En effet, cela est aisément constaté lorsque Turner déclare : "where functional environments far outlast replicators, persistor-driven evolution will be the norm, with competition among, and evolution of, environments, rather than genes, determining the future fates of organisms" (2004 p.349). Ainsi, malgré le fait que Turner ait d'abord bâti sa théorie en se fondant sur le génocentrisme, nous devons conclure que cette théorie s'inscrit mieux dans le cadre de la CN.

nous est impossible de déterminer réellement s'il y a une plus grande variété d'allèles au sein de cette niche qu'à l'extérieur.

2.2 Téléologie et intentionnalité de l'homéostasie

En essayant de bâtir sa théorie à travers la réconciliation de deux approches incompatibles, Turner développa une argumentation dont les tensions sont multiples. Déjà dans *Extended Phenotypes and Extended Organisms* (2004), Turner aborda certaines notions qui contribuèrent à rendre son approche incompatible avec le génocentrisme, dont celles d'agents d'homéostasie et de *persistor*³¹. Ces notions constituent des conclusions logiques d'une approche thermodynamique mettant l'accent sur l'homéostasie. Toutefois, Turner ne les développa pleinement et n'en tira toutes les conclusions logiques que dans *The Tinkerer's Accomplice* (2007). En choisissant de se pencher davantage sur l'approche thermodynamique, Turner assumait la cassure qu'il dût opérer entre l'approche qu'il développa dans ses écrits de 2000 à 2004 et celle de son œuvre de 2007. Son approche tardive est désormais totalement incompatible avec le génocentrisme. Cette cassure ne résulte cependant pas uniquement de son rejet du génocentrisme. Elle est également issue de la forte téléologie que l'idée d'agents d'homéostasie impute à la nature. Les écueils téléologiques que cette notion engendre au sein de l'argumentation de Turner ont également distancié l'approche thermodynamique de la CN. Dans cette section, nous exposerons ce rejet du génocentrisme ainsi que la distanciation de la CN en présentant l'argument principal de *The Tinkerer's Accomplice*.

L'argument en question se fonde sur un raisonnement dont la logique peut être questionnée³², ce qui rend son argument difficile à suivre et lui donne une apparence de circularité. En vue de surmonter ces complications, nous fournirons une présentation étape par étape de cet argument en apportant des précisions lorsque ce sera nécessaire. Nous divisons son livre en six parties argumentatives. La première est constituée des multiples exemples de *Bernard machines* dont l'exposition constitue la majorité de l'œuvre. Les cinq parties restantes composent le dernier chapitre de son livre et seront exposées dans le même ordre que présentées par Turner. Ce n'est qu'au troisième chapitre de ce mémoire que nous nous pencherons sur les problèmes inhérents à l'argument central de ce livre.

³¹ La définition d'un *persistor* change entre l'article de 2004 et le livre de 2007. Dans son article de 2004, le *persistor* est considéré en tant qu'une unité d'hérédité écologique transmise verticalement, mais ce n'est pas le cas dans son livre de 2007.

³² Les problèmes logiques de la théorie de Turner seront analysés en profondeur dans le troisième chapitre de ce mémoire.

Exemples de *Bernard machines* (chapitre 1 à 10)

Dans le premier chapitre du livre, Turner expose sa définition des *Bernard machines* ainsi que la thèse qui sera soutenue : l'évolution peut être guidée par l'intentionnalité. Par la suite, tous les autres chapitres, hormis le dernier, sont principalement utilisés afin d'exposer des exemples de systèmes homéostatiques organismiques construits par des agents d'homéostasie. Le premier exemple fourni par Turner est celui de la termitière des *M. michaelseni*. Puisque les termites construisent et travaillent en vue de maintenir l'homéostasie de la termitière³³, Turner qualifie ces insectes de "*Bernard machines*"³⁴. Selon le physiologiste, "*Bernard machines*, like the mound building termites, are agents of homeostasis, devices that create environments and regulate them. [...] *Bernard machines* are frankly teleological, imbued with the goal-seeking behaviour and purposefulness that is at the heart of homeostasis" (Turner 2007 p.27-28). En expliquant à travers les autres chapitres comment les os, les vaisseaux sanguins, le système digestif, le cerveau humain et plusieurs autres structures organiques sont construits de manière à constituer des systèmes homéostatiques, Turner essaie de nous porter à la conclusion que tous les systèmes homéostatiques sont des produits de différents types de *Bernard machines*.

La remise en question de l'information génétique (p.206 à 218)

Suite à l'exposition de ces nombreux exemples, le reste de l'argument de *Tinkerer's Accomplice* se présente au dernier chapitre de ce livre. Dans cette partie constituant la deuxième partie de son argument, Turner remet en question le rôle du gène en tant qu'unité d'hérédité ainsi que le rôle de l'information génétique dans le cadre des théories néo-darwinistes. Selon Turner, dans le cadre de la théorie fondamentale de la biologie moléculaire,

³³ Nous pourrions ici réhabiliter la critique faite par Bouchard (2009, 2013). En effet, dans ce livre, Turner semble considérer que l'homéostasie de la termitière est un effet issu uniquement de l'activité des termites. Ceci pourrait être une conséquence de la téléologie que Turner impute aux processus homéostatiques. Comme nous le verrons au deuxième chapitre, Turner soutient que les processus homéostatiques sont toujours issus d'agents conscients. Si l'homéostasie de la termitière doit être faite par des agents conscients, alors cela semblerait intuitif d'affirmer que seuls les termites participent à l'homéostasie de la termitière. De fait, cette hypothèse serait cohérente avec le fait que, dans ce livre, Turner ne reprend pas le schéma auquel nous nous sommes référés pour défendre ses écrits de 2000 à 2004 vis-à-vis la critique de Bouchard. Toutefois, en raison des multiples erreurs logiques dans le raisonnement de Turner, nous ne pouvons déduire avec certitude les raisons qui poussent ce dernier à affirmer que seuls les termites jouent un rôle dans le processus homéostatique de la termitière.

seul le gène peut constituer un atome d'hérédité puisqu'il est le seul à détenir une information qui peut être héritée³⁵. Toutefois, en abordant comme contre-exemple les cas du prion [PSI⁺]³⁶, des transposons et de la méthylation, Turner soutient que la théorie fondamentale de la biologie moléculaire ne constitue plus un schème explicatif viable. Le prion [PSI⁺] consiste en une protéine dont les replis sont modifiés par rapport à sa forme originale de telle manière que la protéine n'exécute plus sa fonction de codon. Ainsi, lorsque le ribosome « lit » l'ARNm, il n'arrête pas sa production d'acides aminés où il devrait s'il fallait qu'il produise la protéine codée dans l'ADN. La protéine produite est donc une nouvelle protéine, autre que celle inscrite dans le code génétique. Cet exemple illustre, contrairement à ce qui est soutenu par la théorie fondamentale, que la fonction d'une protéine peut changer la fonction d'autres protéines organismiques sans pour autant changer le code génétique de l'organisme. De plus, ce changement peut apporter une amélioration au potentiel de survie des levures et être hérité par des générations futures. Ainsi, il est possible pour les levures d'avoir de nouvelles fonctions hérissables sans qu'elles soient issues de leur code génétique. Selon Turner, en plus de mener au rejet de la théorie fondamentale de la biologie moléculaire, cet exemple mène à reconsidérer le rôle de l'information génétique en tant qu'information héréditaire, c'est-à-dire en tant que "heritable memory". De fait, puisque l'information héréditaire n'est pas nécessairement contenue dans les gènes, nous devons nous demander en quoi consiste cette information.

Bernard machines et environnements homéostatiques (p.218)

La troisième partie de son argument se fonde sur les multiples exemples de système homéostatiques fournis aux chapitres précédents. En conformité avec la deuxième loi de la thermodynamique, tout environnement homéostatique imposera un certain changement dans

³⁴ Ce terme est adopté en raison du physiologiste français Claude Bernard, père de la notion centrale en physiologie de la « fixité du milieu intérieur ».

³⁵ Turner désigne l'information héréditaire du gène par le terme "heritable memory". Le terme de mémoire est utilisé afin de mettre l'accent sur le rôle que l'information génétique joue dans la sélection naturelle. L'information génétique consiste en un type de « mémoire », car elle sert à « se souvenir » des fonctions protéiniques qui ont bien fonctionné dans le passé et qui ont, en conséquence, été transmises aux générations postérieures.

³⁶ Ce prion est la forme modifiée de la protéine *sup35* retrouvée dans les levures.

son environnement³⁷. L'approche de la CN se fonde sur cette assertion en vue de soutenir que toute activité organismique résulte en une activité de CN. Turner, quant à lui, se fonde sur la deuxième loi de la thermodynamique en vue de soutenir que tout environnement homéostatique, qu'il soit intérieur ou extérieur à l'organisme, est le résultat d'une activité organismique³⁸. En effet, Turner affirme:

“If, however, living environments are not imposed, but are created by living systems, as I am arguing in this book that they are, then the Gouldian environment teeters toward being a meaningless tautology. How can an organism adapt to an environment when the environment is itself created by the organism? [...] Environments can be internal, such as the liquid environment in which blood cells live [...]. [...] created living environments can also be external” (2007 p.218).

Il semblerait que Turner tente, dans cette partie, d'établir les bases d'un syllogisme dont les conclusions ne sont pas explicitement tirées³⁹. Nous appellerons ce syllogisme l'argument α ⁴⁰. La première prémisse consisterait en 1- Les *Bernard machines* sont des entités téléologiques qui construisent et régulent des environnements. Cette prémisse est tirée de la première partie argumentative : Exemples de *Bernard machines*. La deuxième prémisse peut être retrouvée dans la citation précédemment fournie : 2- les environnements vivants (homéostatiques)⁴¹ sont construits par les organismes. À partir de ces deux premières prémisses nous pouvons tirer une conclusion intermédiaire qui servira également de prémisse pour la conclusion finale du syllogisme : 3- les organismes sont des *Bernard machines*. Grâce à cette dernière conclusion, nous pouvons déduire que 4- tous les environnements vivants sont construits par des *Bernard machines*. Ce qui nous mène à la conclusion finale d' α : 5- tout processus homéostatique est téléologique.

³⁷ Cela est soutenu autant par les adeptes de la CN que par Turner.

³⁸ Si l'explication semble ici être expéditive, cela est le résultat d'une erreur logique commise par Turner. Nous analyserons cet argument plus en profondeur dans le troisième chapitre en vue de démontrer cette erreur.

³⁹ Nous argumenterons sous peu pourquoi nous pensons que Turner effectue de fait ce syllogisme

⁴⁰ Les arguments α et β peuvent être retrouvés en annexe.

⁴¹ Rappelons-nous de la définition de l'organisme fournie par Turner : l'organisme est un environnement vivant, c'est-à-dire un environnement homéostatique.

La *fitness* des processus (p.218-219)

Il est commode de citer le texte constituant la quatrième partie en vue de pouvoir l'analyser par la suite :

“Processes are traditionally the purview of physiology, but they take on evolutionary import if they come to embody heritable memory. There is no real reason why they could not. Replicable genes qualify as heritable memory largely because they bias the future toward a particular state. The fitter gene is the one whose bias reaches further into the future. A physiological process can also bias the future, and by this criterion could also qualify as heritable memory. In this instance, the forward reach in time is embodied in *persistence* of the process [...] A fit process is therefore a persistent process” (Turner 2007 p.218-219)

Puisque dans la deuxième partie Turner a remis en question ce qui constitue l'information héritable et que dans la troisième partie il a remis en question le rôle que l'environnement joue dans le processus sélectif, il est maintenant possible pour lui de tenter d'établir de nouvelles bases au processus sélectif et évolutif. De fait, il commence par offrir une nouvelle définition de la *fitness*⁴². En effet, si l'information héritable n'est pas nécessairement dans le gène, pourquoi le gène a-t-il une *fitness*? Selon Turner, le gène possède une *fitness*, car ce dernier est capable d'étendre son biais dans le futur et de déterminer ainsi le futur vers un état précis. Ceci établit ainsi la première prémisse du deuxième argument important de Turner, que nous appellerons β ⁴³ : 1- le gène a une *fitness* car il étend son biais dans le futur. À travers l'observation, Turner établit la deuxième prémisse : 2- les processus peuvent étendre leur biais dans le futur. Ce qui lui permet d'établir la conclusion 3- les processus ont une *fitness*.

Opération de la sélection (p.219)

Par la suite, Turner fournit une explication de la manière dont le processus sélectif se déroulerait dans le cas où les processus ont une *fitness*. Pour ce faire, il utilise l'image d'un continuum. Selon Turner il existe deux types de *fitness* : celle du gène et celle du processus. Les deux types de *fitness* se trouvent chacun à une extrémité d'un continuum. Dans l'extrême

⁴² Pour une perspective différente sur la *fitness* en tant que persistance cf. Bouchard 2008.

de la *fitness* du gène, le processus sélectif agit par sélection naturelle et l'unité de sélection est l'entité répliquative. Dans l'autre extrême, le processus sélectif agit par sélection des processus les plus persistants. La vraie sélection qui a lieu dans la nature et qui entraîne l'évolution se retrouvera presque toujours quelque part entre les deux extrêmes, car les entités sélectionnées seront presque toujours constituées de gènes et d'environnements homéostatiques. La force sélective qui agit sur un type d'entité dépend ainsi d'où celui-ci se trouve sur le continuum. Si l'entité est plus proche de l'extrême de la répliquative, la force sélective qui agit plus fortement sur elle sera celle de la sélection naturelle. Tandis que si l'entité en question se retrouve plus proche de l'autre extrême, la force sélective majeure sera orientée vers la persistance des environnements qui la constituent. Les entités qui se retrouvent au plus loin de cet extrême du continuum sont les *persistors*, illustrés plus tardivement dans le chapitre grâce à l'exemple des *heuweltjies* (Turner 2007 p.222-224).

Conclusion et synthèse de l'œuvre (p.220)

C'est dans la sixième partie argumentative que Turner tire la conclusion de l'argument principal développé dans *The Tinkerer's Accomplice*. La conclusion de son argument est développée à partir des conclusions des arguments α et β et va tel que suit. Puisque β - les processus ont une *fitness* (étendre son biais dans le futur) et que α - tout processus homéostatique est téléologique, alors $C[\beta+\alpha]$ - l'étendue du biais dans le futur fait par les processus homéostatiques se fait avec une intentionnalité⁴⁴. La conclusion de cet argument se situe à la phrase suivante : "because extended physiology's forward reach is through homeostasis, it does so with a kind of intentionality that the replicable gene or the constructed niche lacks : it is goal directed, adaptable, flexible, and responsive"⁴⁵ (2007 p.220). Nous pouvons scinder cette affirmation de Turner en trois propositions. La première est soulignée, la deuxième en gras et la troisième en italique. La conclusion logique $C[\beta+\alpha]$ de l'argument de Turner correspond à la proposition en gras. Cette dernière est tirée à partir de la

⁴³ L'argument β est une forme simplifiée de l'argument proposé par Turner où nous ne tenons pas en compte le rôle de la "heritable memory" afin de présenter un argument plus simple, mais dont les étapes pertinentes et la structure centrale sont gardées.

⁴⁴ Turner définit l'intentionnalité: "intentionality simply means that actions are explicitly geared toward creating some future or other abstract state" (2007 p. 200)

⁴⁵ Les traits des caractères soulignés, en gras et en italique ont été introduits par nous.

proposition soulignée. Dans la proposition soulignée, Turner affirme que la *fitness* de la physiologie étendue se fait à travers l'homéostasie et que c'est ce lien entre le fait d'étendre son biais dans le futur et l'homéostasie, c'est-à-dire le lien entre les éléments de la prémisse β_3 et de la prémisse α_5 , qui implique que l'étendue du biais dans le futur se fait avec une intentionnalité.

Afin d'éclaircir cet argument et d'expliquer pourquoi l'homéostasie se fait avec une intentionnalité, nous devons maintenant expliquer ce qui nous a poussés à affirmer que Turner développait le syllogisme α sans pour autant en tirer les conclusions. Comme affirmé par Turner, c'est le lien entre les éléments de β_3 et d' α_5 qui implique l'intentionnalité de l'homéostasie. Or, en conformité avec la définition d'intentionnalité qu'il fournit, Turner ne peut conclure que l'homéostasie se fait avec intentionnalité que s'il a au préalable conclu que toute homéostasie est internaliste. En effet, cette conclusion est tirée dans l'argument α .

La distinction entre internalisme et externalisme est introduite par Godfrey-Smith (1998 p.30). Ce dernier utilise le terme externaliste afin de qualifier les explications de propriétés organismiques en fonction des propriétés environnementales. Ainsi, un phénotype ou un trait organismique quelconque qui est expliqué par la sélection naturelle darwinienne où les pressions de sélection sont issues uniquement de l'environnement externe, c'est-à-dire l'environnement « Gouldien », est expliqué de manière externaliste. Inversement, le terme internaliste est utilisé afin de désigner les explications de propriétés organismiques en fonction de propriétés internes ou intrinsèques au système organique. Godfrey-Smith affirme que les termes internaliste et externaliste ne s'appliquent qu'aux explications des propriétés et non aux propriétés elles-mêmes. Contrairement à Godfrey-Smith, afin de rendre compte de la pensée de Turner, nous parlerons également d'une propriété en tant que propriété externaliste ou internaliste lorsque nous ferons référence à la propriété en tant que telle.

Selon la distinction faite par Godfrey-Smith, il semble tout à fait possible de concevoir un processus homéostatique non téléologique qui pourrait être expliqué de manière externaliste. Toutefois, l'existence d'un processus homéostatique non téléologique rentrerait en contradiction avec α_5 . La raison pour laquelle, selon Turner, les processus homéostatiques sont nécessairement téléologiques relève du fait que ces processus sont issus des *Bernard machines*. Puisque les environnements homéostatiques sont construits par des *Bernard*

machines, ces entités téléologiques et « conscientes »⁴⁶, l'homéostasie des organismes est ainsi toujours le résultat d'une force interne à une entité et est donc nécessairement une propriété internaliste. Ainsi, puisque pour Turner l'intentionnalité signifie le fait que les actions soient orientées vers la création d'un état futur, alors, grâce à l'aspect internaliste de l'homéostasie, il est en mesure de traiter l'intentionnalité comme un synonyme de téléologie⁴⁷.

Il est désormais possible de comprendre pourquoi nous avançons que Turner développa le syllogisme α , même s'il n'en tira pas explicitement les conclusions. En effet, comme nous venons de le démontrer, Turner ne peut conclure que l'homéostasie se fait avec une certaine intentionnalité que dans la mesure où celle-ci est une propriété internaliste, ce qui correspond à la conclusion $\alpha 4$. Ainsi, puisque Turner n'aurait pas pu affirmer que l'homéostasie est intentionnelle sans $\alpha 4$, nous devons conclure que la nécessité du syllogisme α s'impose. Nous croyons cependant que Turner ne tira pas explicitement les conclusions de ce syllogisme à cause de l'apparente fausseté de la conclusion $\alpha 5$ qui est déduite des autres prémisses. De fait, affirmer que tous les processus homéostatiques sont téléologiques est une affirmation très forte qui semble fautive *prima facie*.

Suite à l'analyse de l'argument fourni dans *The Tinkerer's Accomplice*, il est possible de démontrer l'évolution qu'il y a entre la pensée que Turner développe dans la première et la deuxième partie de son corpus. Le rejet du génocentrisme est maintenant indéniable. De fait, ce rejet est expliqué par deux raisons. Comme exposé dans la quatrième partie de l'argument de *The Tinkerer's Accomplice*, Turner ne considère désormais plus le gène comme seule unité de sélection. Ceci nous mène ainsi à la deuxième raison. Puisque les processus homéostatiques sont également des unités de sélection, Turner distingue deux types de sélection différente : celle du gène et celle du processus. Cependant, le rejet du génocentrisme ne porta pas Turner à adopter complètement l'approche de la CN. Malgré son affinité à la CN, en attribuant une *fitness* aux processus, Turner leur attribue également une intentionnalité, se distanciant ainsi des adeptes de la CN⁴⁸ pour qui l'effet homéostatique des niches n'est pas le résultat d'une téléologie naturelle, ce qui peut être constaté dans la partie en italique de la dernière citation.

⁴⁶ Nous expliquerons davantage le problème de la conscience des *Bernard machines* dans le chapitre trois.

⁴⁷ D'ailleurs, Turner ne fournit jamais une définition de ce qu'il entend par téléologie.

⁴⁸ Puisque Turner considère que sa position se distancie de la CN en raison de l'intentionnalité, nous pourrions conclure que Turner est en accord avec Pocheville lorsque ce dernier affirme que la CN n'a pas réussi à proposer

Conclusion

En tant que physiologiste, Turner pensait pouvoir réconcilier le génocentrisme et la CN grâce à une analyse thermodynamique de la vie. Selon cette approche, Turner argumente que les organismes consistent en des environnements homéostatiques, ce qui le porte à conclure que certains environnements homéostatiques comme la termitière des *M. michaelsoni* sont des organismes étendus dont les gènes sélectionnés sont ceux des termites et des champignons. En soutenant cette conclusion, Turner pense avoir réussi à concilier la CN et le génocentrisme. Toutefois, l'analyse fournie par Turner soutient une causalité cyclique du processus sélectif ainsi que l'existence d'unités d'hérédité écologiques, la rendant ainsi incompatible avec le génocentrisme de Dawkins.

En raison des incohérences de sa position initiale, Turner apporte certaines modifications à sa théorie. En effet, Turner ne soutient désormais plus un compatibilisme entre le génocentrisme et la CN. Il rejette la théorie fondamentale de la biologie moléculaire sur laquelle est fondé le génocentrisme et affirme que les unités d'hérédité écologiques qu'il dénomme *persistors* ont une *fitness* en raison de leur persistance homéostatique différenciée. Or, puisque ces environnements homéostatiques sont construits par des entités téléologiques qui visent le maintien de l'homéostasie des environnements qu'elles construisent, Turner conclut que les environnements homéostatiques sont imbus d'intentionnalité. De plus, ayant déjà conclu que la *fitness* des processus homéostatiques a un effet sur la sélection que les entités subissent dans la nature, Turner conclue que l'évolution est en partie guidée par l'intentionnalité. En plus de l'éloigner de l'approche de la CN, cette conclusion tirée par Turner semble fondée sur un raisonnement logique questionnable. C'est ainsi sur les erreurs de cette dernière partie du corpus de Turner que nous nous pencherons maintenant.

une perspective internaliste contre l'externalisme du génocentrisme. EN effet, si Turner considère que sa position se distancie de celle proposé par la CN, c'est en raison du fait que celui-ci, comme nous avons démontré, propose une perspective réellement internaliste.

Chapitre3

Problème du paradigme et de l'individualité chez Turner

Dans le deuxième chapitre, nous avons démontré qu'au long des années la théorie de Turner subit une évolution par rapport à son adhésion au génocentrisme et à la construction de niche. Nous nous sommes penchés sur son approche thermodynamique afin de démontrer comment celui-ci développa, dans un premier temps, sa théorie en réconciliant le génocentrisme et la construction de niche (CN). Toutefois, puisque ces deux théories sont incompatibles, l'approche initiale de Turner (2000a, 2004) était inconsistante. Cela poussa Turner à apporter plusieurs changements à l'approche thermodynamique qu'il développait, notamment le rejet du génocentrisme. De plus, cette deuxième approche (Turner 2007) imputa une forte téléologie aux processus naturels homéostatiques et se distancia donc également de la CN. Or, l'analyse que nous avons faite de la deuxième partie du corpus de Turner (2007) à la fin du deuxième chapitre souleva plusieurs questions en lien à la validité du raisonnement de ce physiologiste. Nous nous pencherons ainsi, dans ce chapitre, sur les erreurs commises par Turner (2007), et nous démontrerons comment celles-ci sont symptomatiques d'un problème méthodologique plus large, soit le « problème du paradigme » (Haber 2013).

Afin d'atteindre cet objectif, nous nous concentrerons en premier lieu sur les erreurs inhérentes à la théorie développée par Turner dans la deuxième partie de son corpus, c'est-à-dire dans *Tinkerer's Accomplice* (2007). Nous démontrerons que les erreurs commises par Turner sont analogues à celles que Gould et Lewontin (1979) reprochent à l'approche adaptationniste. Or, les trois erreurs soulevées par Gould et Lewontin (1979) sont des symptômes d'un type de théorie qu'ils appellent panglossiennes. Ces dernières, étant téléologiques, ont pour postulat l'idée que la nature ne peut être différente des possibilités proposées par la théorie, celle-ci devant ainsi être nécessairement telle que prescrite par le cadre théorique adopté. Les théories panglossiennes sur les fonctions biologiques, telles que l'adaptationnisme, auraient donc une portée normative. Par la suite, nous aborderons le problème du paradigme soulevé par Haber (2013) et les erreurs que ce problème entraîne. Nous démontrerons que la critique de Haber sur l'adoption de paradigmes infondés consiste

également en une critique de l'adoption de théories fonctionnelles à portée normative, ce qui nous permettra de conclure que la thèse de Turner (2007) est sujette au problème du paradigme. En expliquant par la suite la réponse que Haber (2013) fournit au problème du paradigme, nous établirons les bases du cadre théorique auquel une théorie de l'individualité a besoin de se conformer pour surmonter le problème du paradigme. Ceci nous portera à fournir, dans le troisième chapitre, une théorie de l'individualité biologique qui surmonte les problèmes que nous retrouvons chez Turner (2000a, 2004, 2007), tout en tenant compte du rôle que les parties abiotiques jouent dans la fonctionnalité des individus.

3.1 Les erreurs soulevées par Gould et Lewontin et les erreurs de Turner.

Le texte de Gould et Lewontin, *The Spandrels of St-Marco and the Panglossian Paradigm* (1979), est un article incontournable en philosophie de la biologie. Sa célébrité n'est pas issue uniquement de la renommée de ses auteurs, mais aussi de la controverse qu'il génère au sein du domaine. En effet, l'article de Gould et Lewontin fût immensément critiqué en raison des visées politiques marxistes des auteurs (Queller 1995), de la rhétorique qu'ils ont utilisée (Selzer 1993) ou de la description caricaturale que les auteurs fournissent du programme adaptationniste (Mayr 1983). Nous ne visons pas ici à nous inscrire contre les critiques adressées à Gould et Lewontin et défendre les arguments anti-adaptationnistes qu'ils proposent. Puisque Gould a admis que ses critiques eu égard à l'adaptationnisme étaient motivées par la propagation de la sociobiologie, et que c'est l'expansion de cette dernière qu'il souhaitait entraver par son article de 1979 (1993 p.315), notre but ne sera pas de critiquer l'adaptationnisme. Ce que nous ferons consistera plutôt à exposer la logique qui sous-tend les critiques développées par Gould et Lewontin (1979) afin de démontrer pourquoi les raisonnements critiqués par ce duo sont erronés. Par la suite, nous n'attribuerons pas ces erreurs aux adaptationnistes, mais nous démontrerons uniquement que les erreurs commises par Turner dans *The Tinkerer's Accomplice* suivent cette même logique erronée.

Dans *Spandrels of San Marco*, Gould et Lewontin dépeignent l'adaptationnisme comme une position stricte soutenant que chaque trait d'un organisme est une adaptation résultant de l'évolution par sélection naturelle. Ainsi, la démarche adoptée par les adaptationnistes afin de

trouver la fonction d'un trait, consisterait, selon Gould et Lewontin, à présupposer *a priori* que tout trait est une adaptation, puis à postuler la manière dont cette dernière serait la plus avantageuse pour l'organisme (1979 p.583-584). Afin d'expliquer les erreurs de cette méthode, Gould et Lewontin développent une analogie architecturale qui compare l'ornement des tympans de la cathédrale St-Marc aux traits des organismes (1979 p.583). Avec cette analogie, ils soutiennent que donner une trop grande importance au trait en tant qu'adaptation, et considérer cette dernière en tant que point de départ d'une analyse, suit la même logique que considérer que l'ornement des tympans, en raison de la beauté de leurs décorations, est la raison d'être du dôme de la cathédrale. Or, les tympans sont des contraintes architecturales imposées par l'existence du dôme, et leurs décorations sont des effets secondaires dont l'existence est rendue possible par le fait que le tympan est une conséquence de la mise en place du dôme (1979 p.582-583). Selon Gould et Lewontin, les adaptationnistes envisagent ainsi des épiphénomènes secondaires en tant que causes de la forme des organismes, ce qui mène à des doctrines panglossiennes⁴⁹ où l'on considère que les traits d'organismes accomplissent toujours la meilleure fonction possible, et que cela ne pourrait être autrement (1979 p.583).

Selon Gould et Lewontin (1979), cette démarche est sujette à trois types d'erreurs. La première erreur consiste en une inversion du chemin d'analyse (1979 p.582). D'ailleurs, l'inversion qu'ils critiquent est propre à la démarche des explications téléologiques : l'*explanans* fait référence à un effet de l'*explanandum* (Neander 1991 p.455-456). Comme le décrit Neander : "Teleological explanations explain the means by the ends; a development or trait is explained by reference to goals, purposes or functions, and so the explanans refers to something that is an effect of the explanandum, something that is forward in time relative to the thing explained" (1991 p.455). Nous pouvons illustrer ce problème en fournissant l'exemple d'un interrupteur et de la lumière. Si nous expliquons l'interrupteur en affirmant que l'interrupteur éteint la lumière, nous offrons une explication de l'interrupteur qui réfère à l'effet de l'interrupteur plutôt qu'à sa cause (Neander 1991 p.456). Dans cet exemple,

⁴⁹ Gould et Lewontin nomment cette méthode en s'inspirant des raisonnements téléologiques fondés sur le dessein divin qui sont faits par le personnage du Dr Pangloss dans le *Candide* de Voltaire. Nous analyserons davantage les raisonnements panglossiens lorsque nous argumenterons que Turner (2007) est sujet au problème du paradigme.

l'explication téléologique de l'interrupteur n'est pas problématique, puisque ce dispositif est créé par l'homme de manière consciente dans le but d'accomplir la fonction d'éteindre la lumière. Or, nous offrons cet exemple uniquement afin d'illustrer l'inversion du schème explicatif qui est normalement opéré par les raisonnements téléologiques. Malgré que ce type d'explication ne soit pas problématique pour l'interrupteur, il est fortement problématique lorsqu'il porte sur la fonction d'un trait d'organisme, car cette explication ne suit pas l'ordre causal naturel où l'explication d'un effet est donnée par sa cause. En effet, si un trait d'organisme, de manière analogue à l'interrupteur, est expliqué par la fonction qu'il accomplit, alors l'explication de ce trait fait référence à l'effet de la sélection naturelle et non à ce qui a causé le trait, c'est-à-dire la sélection naturelle. Le trait serait donc expliqué par quelque chose qui lui est causalement postérieur, démontrant ainsi que ce type de raisonnement ne suit pas l'ordre causal du processus sélectif et évolutif.

L'inversion critiquée par Gould et Lewontin (1979) consiste en la première erreur commise par Turner que nous souhaitons soulever. Cette erreur se trouve dans l'argument β que nous avons analysé au deuxième chapitre de ce mémoire. Turner développe cet argument à partir d'une question : pourquoi le gène a-t-il une *fitness*? Ce que Turner cherche à expliquer est la *fitness* du gène et ainsi, la *fitness* du gène consiste en l'*explanandum*. Selon Turner, l'*explanans*, c'est-à-dire la raison pour laquelle le gène a une *fitness*, consiste dans le fait que ce dernier peut étendre son biais dans le futur. Rappelons-nous que dans $\beta 1$, le gène a une *fitness* (*explanandum*), car il étend son biais dans le futur (*explanans*). Nous pouvons donc constater que l'*explanans* et l'*explanandum* constituent la prémisse $\beta 1$. Or, dans cette prémisse, l'*explanans* fait référence à un effet de l'*explanandum* puisque, contrairement à ce qui est affirmé dans $\beta 1$, le gène n'a pas une *fitness* car il étend son biais dans le futur. Si nous suivons l'ordre causal des choses, nous devrions plutôt soutenir que le gène étend son biais dans le futur car il est *fit*. En effet, le gène ne peut étendre son biais dans le futur et persister que parce qu'il est *fit* et non l'inverse, car si le gène n'était pas *fit*, alors il ne serait pas sélectionné et ne pourrait pas étendre son biais dans le futur. Nous pouvons ainsi constater que le vrai *explanans* dans cette prémisse est « le gène a une fitness » et le vrai *explanandum* est « le gène étend son biais dans le futur ». Ainsi, l'*explanans* (de Turner) fait référence à un effet de l'*explanandum* (de Turner), car, en vérité, ce que Turner considère comme son *explanans* est un effet de ce qu'il considère comme son *explanandum*. Ainsi, nous devons

conclure que Turner commet effectivement l'inversion critiquée par Gould et Lewontin⁵⁰ (1979).

Gould et Lewontin (1979) n'expliquent pas comment les trois erreurs qu'ils attribuent à l'adaptationnisme sont reliées logiquement entre elles. Toutefois, ce serait cohérent d'affirmer que l'inversion qu'ils critiquent est causée par une autre des erreurs qu'ils adressent à l'adaptationnisme : confondre utilité et raison d'être (Gould and Lewontin 1979 p.581). Reprenons l'exemple de l'interrupteur. Dans cet exemple, l'explication recherchée de l'interrupteur consiste en l'explication de la raison d'être de l'interrupteur, et éteindre la lumière consiste en son utilité. Or, lorsque l'inversion est faite et que l'explication de l'interrupteur est fournie par l'affirmation qu'il éteint la lumière, la question répondue porte sur la raison d'être de l'interrupteur et la réponse à cette question est donnée par l'utilité de l'interrupteur. Encore une fois, l'exemple de l'interrupteur n'est pas problématique, mais lorsque ce type de raisonnement est appliqué à des traits d'organismes, les problèmes reliés à la téléologie surgissent. Ceci est dû au fait que, lorsque la raison d'être est expliquée par la fonction, l'explication de l'*explanandum* fait référence à quelque chose qui lui est causalement postérieur.

Même s'il est possible que la confusion entre utilité et raison d'être soit un effet de l'inversion, dans le cas de Turner (2007) la confusion est retrouvée dans l'argument α et semble ainsi précéder l'inversion, cette dernière étant située dans l'argument β . Dans l'argument α , les *Bernard machines* constituent la raison d'être ainsi que la fonction des organismes, causant ainsi la confusion entre utilité et raison d'être. Comme nous l'avons vu avec α_4 , les *Bernard machines* constituent la raison d'être des organismes, car ce sont elles qui construisent et régulent les environnements homéostatiques que sont les organismes. Or, comme les organismes sont eux-mêmes des *Bernard machines* (α_3), le fait de réguler et construire des environnements homéostatiques est également une fonction des organismes. Ainsi, nous devons conclure que, chez Turner (2007), la raison d'être et la fonction des

⁵⁰ Cette critique peut également être adressée au génocentrisme en général. En effet, Gould adresse une critique semblable à Dawkins. Selon Gould, le gène n'est pas la cause du changement évolutif. Ce qui cause le changement évolutif, ce sont les phénotypes. Un gène constitue uniquement un moyen de comptabiliser ce qui a bien fonctionné dans le passé. Toutefois, pour Dawkins le gène constitue la cause du changement. Pour une analyse plus détaillée du débat entre Gould et Dawkins cf. (Sterelny 2007)

organismes s'assimilent l'un à l'autre dans le concept de *Bernard machine*, entraînant ainsi la confusion entre fonction et raison d'être.

Ce raisonnement semble mener à l'étrange conclusion suivante : il serait possible pour un organisme d'être sa propre *Bernard machine* et de s'autoconstruire. Cette conclusion est issue du fait que Turner (2007) ne distingue pas différents types de *Bernard machines*. Soit celles qui construisent des environnements homéostatiques extérieurs et celles qui construisent des environnements intérieurs. Or, aussi contre-intuitif que cela puisse paraître, nous pensons que Turner (2007) néglige de manière volontaire une distinction entre ces deux types de *Bernard machines* et qu'il ne s'inscrirait donc pas contre une approche où les organismes peuvent s'autoconstruire. En effet, Turner fait référence à la thèse de l'autopoïèse dans plusieurs de ces écrits (2000a p.228, 2013 p.239-241). Cette dernière consiste en une approche développée par Varela et Maturana soutenant l'autoconstruction de l'organisme (Varela, Maturana et al. 1974, Maturana 1975, Varela 1981). De plus, dans son article de 2013, Turner (2013) adopte une position similaire à celle de l'autopoïèse. Pour ces raisons, nous soupçonnons que le manque de distinction entre les différents types de *Bernard machines* chez Turner (2007) soit délibérée. Or, c'est en raison de cela que la raison d'être et la fonction d'un organisme peuvent toutes deux être la *Bernard machine*.

Nous interprétons la troisième et la plus importante erreur soulevée par Gould et Lewontin comme une forme de généralisation hâtive. Gould et Lewontin ne considèrent pas qu'aucun trait ne puisse être une adaptation. En effet, selon eux, certains traits sont des adaptations. La critique que le duo adresse aux adaptationnistes porte sur le fait que ces derniers soutiennent que tous les traits sont des adaptations, et qu'ainsi chaque trait serait conçu de façon optimale par la sélection naturelle (1979 p.585). La généralisation hâtive dont Gould et Lewontin critiquent les adaptationnistes serait ainsi un saut logique passant de « certains traits sont des adaptations » à la considération que « tous les traits sont des adaptations ». Comme affirment Gould et Lewontin : “We all say that not everything is adaptive; yet, faced with an organism, we tend to [...] tell adaptive stories” (1979 p.586).

Turner (2007) commet le même type de généralisation que celle exposée par Gould et Lewontin (1979). Toutefois, dans le cas de Turner (2007), la généralisation ne porte pas sur l'adaptation d'un trait, mais sur la manière dont le processus homéostatique est issu. Cette

analyse est complémentaire à l'analyse de l'argument α ⁵¹ et vient corroborer notre thèse selon laquelle la pensée de Turner est structurée dans la forme de ce syllogisme. Nous présenterons le quatrième chapitre de *The Tinkerer's Accomplice* comme exemple démontrant le fait que Turner suit effectivement la démarche exposé dans α , et qu'ainsi il commet une généralisation hâtive.

Dans le quatrième chapitre, Turner (2007 p.52-69) décrit la manière dont les vaisseaux sanguins sont construits par les fibroblastes et les angioblastes. Il se demande si les arbres artériels sont issus d'un processus d'auto-organisation⁵², comme c'est le cas pour le lit d'une rivière (2007 p.51). Selon Turner, afin de répondre à cette question, il faut en premier lieu déterminer si les vaisseaux sanguins constituent un système bien conçu (2007 p.56). Ainsi, dans le but de calculer si le transport sanguin se fait objectivement de la meilleure façon possible par un système qui détient l'architecture des vaisseaux sanguins, Turner déploie différentes méthodes (2007 p.58-61). Quoique cette partie de l'argument de Turner que nous exposons n'est pas nécessaire afin d'établir notre argument de la généralisation hâtive, nous prenons le temps de l'aborder uniquement dans le but de démontrer comment son approche est identique à celle du Dr Pangloss critiquée par Gould et Lewontin (1979 p.585).

Turner (2007) aborde la question de la performance des vaisseaux sanguins comme si la conclusion de cette question était une prémisse nécessaire pour sa conclusion finale concernant le fait que les vaisseaux sanguins ne sont pas issus d'un processus d'auto-organisation. Or, le fait que la structure des vaisseaux sanguins représente la meilleure manière d'accomplir leur fonction n'est pas une prémisse nécessaire à l'établissement de la conclusion finale à laquelle Turner veut aboutir dans le quatrième chapitre de son oeuvre. L'argument de Turner est en fait plus simple que le physiologiste le prétend. Selon Turner, l'homéostasie des vaisseaux sanguins est induite par les cellules endothéliales, qui, en contrôlant la dilatation des vaisseaux, contrôle la vitesse à laquelle le sang coule dans les veines (2007 p.64). Ce faisant, les cellules endothéliales gardent la vitesse sanguine stable et

⁵¹ Cf. p.46-47

⁵² Turner définit l'auto-organisation : "self-organization is a process in which the patterns at the global level of a system emerges solely from the interactions among the lower level components of the system. Moreover, the rules specifying interactions among the system's components are executed using only local information, without reference to the global pattern [...] If there is an organizing principle directing the system from the top down, then it is not self-organized, by definition" (2007 p.66).

empêchent que cette dernière soit trop rapide ou trop lente, ce qui pourrait être nuisible aux vaisseaux sanguins. Puisque les cellules endothéliales maintiennent l'homéostasie des vaisseaux, Turner affirme que ces cellules sont des *Bernard machines* (2007 p.64). Étant donné que les vaisseaux sanguins sont construits par des *Bernard machines*, Turner conclut alors qu'ils ne peuvent être issus d'un processus d'auto-organisation (2007 p.68). Comme l'affirme Turner : "The arterial tree, in contrast, is the product of the Bernard machine : agents that are aware of the environment they are building and actively manage it in ways that the insensate agents involved in streambed construction cannot" (2007 p.68).

Suite à l'analyse de l'homéostasie des vaisseaux sanguins, il nous est possible de constater que la généralisation faite par Turner relève du fait que ce dernier considère que tous les environnements homéostatiques sont construits par des *Bernard machines*. Rappelons-nous que dans le deuxième chapitre de ce mémoire, nous avons exposé comment Turner tire la notion de *Bernard machine* à partir de l'exemple des termites : des agents détenant un certain niveau de conscience de leur environnement, et qui régulent l'homéostasie de ce dernier grâce à cette conscience⁵³. Ainsi, lorsque Turner forge son concept de *Bernard machine*, il inclut dans ce dernier la caractéristique d'être un agent conscient. Cela devient problématique, puisque, comme il considère que tous les processus homéostatiques sont créés par des *Bernard machines*, Turner est obligé de conclure que tous les processus homéostatiques sont le résultat d'une activité consciente. Ceci implique donc que, pour Turner, tous les processus homéostatiques sont internalistes et téléologiques, ce que nous avons avancé avec $\alpha 5$. Or, le fait de conclure que tous les environnements homéostatiques sont conçus par des *Bernard machines* consiste en une généralisation hâtive. De fait, il existe des environnements homéostatiques qui sont construits par des *Bernard machines*, comme la termitière. Toutefois, une cellule endothéliale n'a pas le même niveau de conscience qu'une termite⁵⁴ et ne peut

⁵³ Cf. p.41

⁵⁴ Nous pensons que Turner finit par se rendre compte de ce problème, car dans son article de 2013, contrairement à ses autres écrits, il fournit une définition de ce qu'il entend par conscience. Selon Turner (2013), toute entité en mesure de s'adapter à des changements environnementaux en vue de faire persister l'homéostasie d'un système est une entité consciente (2013 p.237). Même si cela induit d'autres problèmes, en fournissant une définition aussi large de la conscience, Turner (2013) peut affirmer qu'une entité comme une cellule endothéliale a le même niveau de conscience qu'une termite. Il est important de soulever cela puisque ça démontre que, lorsque Turner se rend compte de ce problème, au lieu de changer sa théorie afin de le résoudre, il choisit de la bricoler afin de pouvoir adopter la position problématique soutenant qu'une cellule endothéliale et une termite

donc pas être considérées comme des *Bernard machines* au même titre que les termites⁵⁵. Ainsi, lorsque Turner affirme que les vaisseaux sanguins sont construits par des *Bernard machines*, il commet une généralisation hâtive en faisant le saut logique de « certains environnements homéostatiques sont construits par des *Bernard machines* » à « tous les environnements homéostatiques sont construits par des *Bernard machines* ».

Gould et Lewontin (1979) soulevaient ces trois erreurs afin de démontrer les problèmes auxquels l'adaptacionnisme pouvait aboutir en tant qu'approche dogmatique qui est aveuglée par sa seule théorie. Ces erreurs sont donc des effets d'une approche qui détient une vision issue d'un paradigme supposant la manière dont la nature doit être. Par ailleurs, ceci constitue la caractéristique propre à la démarche que Gould et Lewontin attribuent à Pangloss. Ainsi, puisque Turner (2007) commet les mêmes erreurs que celles évoquées par Gould et Lewontin (1979), nous souhaitons démontrer que le physiologiste soutient également une théorie qui suppose la manière dont la nature doit être. Toutefois, pour aboutir à cette conclusion, nous devons démontrer que les trois erreurs que nous avons exposées sont des conséquences d'une théorie issue d'un paradigme dogmatique à portée normative. C'est d'ailleurs en abordant le problème du paradigme développé par Haber (2013) que nous aboutirons à cette conclusion. En analysant le problème du paradigme, nous expliquerons pourquoi les erreurs que nous avons soulevées sont problématiques dans le cadre des études de la nature et, ce faisant, nous expliciterons les conditions qu'une théorie a besoin de satisfaire afin de surmonter tous ces problèmes.

ont le même niveau de conscience. Cela nous pousse ainsi à croire que pour Turner (2007), les cellules endothéliales ont effectivement le même niveau de conscience que des termites.

⁵⁵ Il serait possible de penser que la généralisation faite par Turner est plutôt due au fait que celui-ci considère que toutes les *Bernard machines* sont des agents conscients au lieu de considérer que certaines *Bernard machines* sont des agents conscients. Cela pourrait être le cas et ça ne changerait pas la conclusion à laquelle Turner aboutit. Or, comme Turner propose initialement la définition de *Bernard machine* de même que l'on émet une hypothèse, en l'accusant de commettre une généralisation hâtive qui porte sur la manière dont l'homéostasie des environnements vivants est issue, nous ne critiquons pas la définition qu'il fournit. En effet, nous l'admettons, mais critiquons l'usage qu'il fait de cette définition, c'est-à-dire l'associer à tous les environnements homéostatiques. Soutenir que la généralisation faite par Turner porte sur le fait qu'il considère que toutes les *Bernard machines* sont des agents conscients, et critiquer cela, consisterait à critiquer la définition d'un nouveau concept introduit par Turner. Ainsi, en soutenant que la généralisation faite par Turner relève du fait que ce dernier affirme que tous les systèmes homéostatiques sont issus de *Bernard machines*, la critique de généralisation que nous lui faisons est plus forte.

3.2 Problème du paradigme

Dans son texte *Colonies are Individuals : Revisiting the Superorganisms Revival* (2013), Haber se fonde sur les travaux de Hull (1976, 1978) en vue de démontrer qu'une colonie est un individu. En développant son argument, il critique deux méthodes d'argumentation qui visent à attribuer l'individualité à des entités de niveau supérieur, telles que les colonies : l'approche par similarité et l'approche par sélection. Ces deux approches sont semblables dans la mesure où elles constituent des arguments par analogie (Haber 2013 p.196). Toutefois, la différence de l'approche par sélection réside dans la précision de l'argumentation. Haber affirme que la démarche de l'approche par similarité consiste à démontrer qu'une entité de niveau supérieur ou inférieur est analogue à un organisme traditionnel en ce qui concerne ses caractéristiques. Pour ce faire, la manière de procéder de cette approche consiste à démontrer que les processus évolutifs dictés par les théories biologiques sont applicables à d'autres niveaux que celui de l'organisme traditionnel (Haber 2013 p.197). L'approche par sélection est plus précise, étant donné que cette démarche procède par l'identification des conditions qui attribuent à l'organisme le rôle d'unité de sélection (Haber 2013 p.202). Ainsi, les processus évolutifs qui confèrent le rôle d'unité de sélection à un organisme doivent être bien déterminés et expliqués. Par la suite, il suffit de démontrer que ces processus sont également applicables à d'autres niveaux que le niveau traditionnel afin de démontrer que les entités de niveau supérieur sont des individus (Haber 2013 p.203).

Selon Haber, les approches par similarité et par sélection sont vulnérables à trois critiques. La première est l'imprécision (Haber 2013 p.199). Comme démontré par Pepper et Herron (2008), plusieurs conceptions de ce que constitue un organisme existent en biologie sans pour autant qu'on souligne les incompatibilités qui peuvent exister entre elles⁵⁶. Ainsi, selon Haber, en raison de ces différents concepts, lorsqu'il est affirmé qu'une entité doit être analogue et ressembler à un organisme afin d'être un individu, il n'est pas clair à quel type d'organisme la référence est faite (Haber 2013 p.199). De plus, affirmer qu'une entité a des caractéristiques semblables à celles d'un organisme n'explique pas pourquoi cette entité est un organisme. Afin de surmonter ce problème d'imprécision et d'expliquer pourquoi l'entité étudiée est un organisme, il serait nécessaire de fournir une liste exhaustive des critères qui confèrent

l'organicité⁵⁷ à une entité. Toutefois, comme souligné par Haber, si une telle méthode est adoptée, cela mènerait directement à la deuxième critique : l'étroitesse (Haber 2013 p.200). En effet, se concentrer sur un type d'entité spécifique afin d'abstraire les caractéristiques qui composeraient la liste des conditions qui confèrent l'organicité ou l'individualité à une entité consiste en une méthode problématique. Une telle approche pourrait exclure *a priori* des propriétés qui pourraient conférer l'organicité ou l'individualité à des entités. De fait, si les colonies représentent un type d'organisme ou d'individu qui se distingue par une caractéristique qui lui est propre, cette caractéristique serait absente des autres groupes d'organismes et d'individus. Ainsi, si l'organicité ou l'individualité des colonies est définie de manière analogue à celle des autres organismes ou individus, les caractéristiques propres à la biologie des colonies pourraient être involontairement ignorées (Haber 2013 p.200). Or, il n'y a pas de raison *a priori* pour laquelle des approches comme celles de Van Valen (1989) ou de Bouchard (2008), qui définissent respectivement la *fitness* en tant que contrôle énergétique et en tant que persistance, devraient être ignorées (Haber 2013 p.196). En effet, il se pourrait que les caractéristiques de contrôle d'énergie et de persistance soient des caractéristiques qui pourraient nous permettre d'attribuer l'individualité à l'entité qui les possède. Ainsi, ces approches ne peuvent pas être écartées par définition. La conclusion à laquelle Haber nous porte est que si la liste des critères qui confèrent l'individualité est une liste avec un nombre déterminé de propriétés, c'est-à-dire une liste fermée, alors l'approche proposée détient une vue trop restreinte de ce que constitue un organisme ou un individu et est ainsi sujette à la critique d'étroitesse.

Selon Haber, ces deux problèmes consistent en des symptômes d'un problème encore plus gros : le problème du paradigme. Haber affirme que le problème du paradigme se présente sous deux variantes possibles (Haber 2013 p.201). La première consisterait en la supposition que les organismes sont des individus paradigmatiques. Or, si l'individualité, de même que l'organicité, sont des formes d'organisations issues d'un processus évolutif, alors il n'y aurait aucune raison pour laquelle une forme d'individualité ou d'organicité serait paradigmatique et consisterait en la forme à laquelle les autres entités doivent plus ou moins correspondre. Afin

⁵⁶ Pepper et Heron (2008) identifient douze concepts différents d'organisme.

⁵⁷ Le terme d'organicité est un néologisme que nous utilisons comme traduction du terme anglais "organismality".

de soutenir ce dernier point, Haber (2013 p.201) se fonde sur la critique de l'essentialisme fournie par Sober (1980). Ce dernier, à travers une analyse historique, décrit comment l'explication essentialiste de la variation est fondée sur un modèle conçu par Aristote. Ce modèle est décrit par Sober comme un modèle d'état naturel (Sober 1980 p.353). Sober soutient que, pour Aristote, toute chose détient un état naturel dans lequel celle-ci se trouvera si aucune force extérieure n'interfère. Ainsi, selon Aristote, l'état naturel d'un objet lourd, tel une roche, serait au centre de la Terre. Toutefois, puisque plusieurs objets lourds ne se trouvent pas en ce point, cela signifie que certaines forces interfèrent avec la tendance de ces objets, les faisant ainsi dévier de ce qui est prescrit par leur tendance naturelle (Du ciel, II, 296b). Or, Sober affirme qu'Aristote applique ce modèle explicatif également aux entités biologiques (1980 p.361). De fait, selon Aristote, lorsqu'une entité biologique se reproduit, celle-ci produit toujours une entité qui lui est semblable⁵⁸ (De l'âme 415a26). Les entités biologiques de même espèce auraient ainsi une forme partagée, c'est-à-dire une essence, qui consiste en l'état naturel de cette espèce. Ainsi, selon Sober, puisque les essentialistes se fondent sur le modèle d'état naturel aristotélicien, ceux-ci concevraient donc toute variation au sein de la nature comme une déviation de l'état naturel dans lequel les entités biologiques devraient se trouver (Sober 1980 p.364).

Sober soutient que ce modèle d'état naturel est analogue à la notion de simultanéité temporelle absolue en physique (1980 p.373). De même que la notion de simultanéité absolue fut abandonnée suite à la théorie de la relativité, l'idée d'un état naturel des entités biologiques doit être délaissée suite aux théories génétiques contemporaines. En effet, Sober affirme que l'équivalent de soutenir un modèle d'état naturel en accord avec une théorie génétique serait de soutenir que chaque génotype n'a qu'une gamme limitée de phénotypes qui peuvent correspondre à leurs états naturels (1980 p.374). Toutefois, Sober soutient qu'une relation entre génotype et phénotype qui permet de faire une distinction entre un état naturel et le résultat d'interférences extérieures n'existe pas (1980 p.374). De fait, tout ce qu'il est possible de trouver ce sont des relations qui indiquent la variation phénotypique que des génotypes peuvent avoir en fonction des différents environnements dans lequel ces génotypes se trouvent

⁵⁸ Aristote soutient que ceci est le cas pour toutes les entités biologiques, sauf celles qui sont issues d'une génération spontanée et les monstruosité.

(Sober 1980 p.374). En ce sens, il n'existe pas d'état naturel indépendant de l'environnement. Tout ce qui existe sont les variations. Ainsi, Haber conclut de cette analyse que, de même qu'il n'existe pas d'état naturel pour une entité biologique, il n'existe pas non plus de forme paradigmatique d'organicité ou d'individualité (Haber 2013 p.201).

Haber affirme que la deuxième variante du problème du paradigme consiste en la supposition qu'il existe une forme paradigmatique d'organicité (2013 p.201). Toutefois, comme nous l'avons mentionné avec la critique d'imprécision, il existe plusieurs concepts différents dénotant l'organicité. De plus, les travaux portant sur les transitions évolutives majeures démontrent bien comment des entités de niveau inférieur ont pu s'unir et engendrer les organismes multicellulaires que nous connaissons aujourd'hui (Michod 1997). Ces facteurs s'inscrivent contre l'idée qu'il puisse y avoir une forme paradigmatique d'organicité. Ainsi, selon Haber, si nous prenons n'importe quel organisme comme une forme paradigmatique de l'organicité auquel les autres entités doivent être comparées afin de leur attribuer le statut d'organisme, nous négligerons à tort d'autres types d'organismes.

Le problème du paradigme tel qu'avancé par Haber consiste en un problème qui porte principalement sur l'individualité biologique. Toutefois, le problème soulevé par Haber n'est qu'un cas précis d'un type de problème plus large. Le problème général est un problème méthodologique qui peut s'appliquer à toute étude de la nature. Ce problème consiste en toute démarche qui néglige certains aspects d'une observation en raison d'une trop grande focalisation sur seulement certains critères. D'ailleurs, Odling-Smee soulevait déjà ce problème dans sa tentative d'instaurer la CN comme nouveau paradigme à la place de la théorie darwinienne : "the standard theory [of evolution] is repeatedly forced by its own assumption to "write off" observed instances of niche construction as nothing more than phenotypic, or possible extended phenotypic consequences of prior natural selection, and to model them accordingly, as consequences, but never causes of evolution" (2009 p.77). Dans des cas semblables, la théorie prime l'observation, et cette dernière est toujours interprétée uniquement en fonction des critères de la théorie⁵⁹. Cela est d'ailleurs la critique que Gould et

⁵⁹ Cela peut certes nous faire penser au débat entre réalisme et constructivisme en philosophie des sciences. Toutefois, ce débat dépasse largement la visée de notre étude et nous ne souhaitons ainsi pas l'aborder directement. Notre souhait consiste uniquement en apporter une réponse à la critique méthodologique développée par Haber.

Lewontin (1979) adressent aux adaptationnistes : que toute observation soit interprétée uniquement en fonction des critères adaptationnistes.

Les démarches critiquées par Haber (2013) à travers le problème du paradigme, ainsi que celle critiquée par Gould et Lewontin (1979), négligent certains aspects de leurs observations en raison du fait que ces théories ont une portée normative. D'ailleurs, cette portée normative constitue précisément le problème des théories panglossiennes critiquées par Gould et Lewontin : "The adaptationist programme is truly Panglossian. Our world may not be good in an abstract sense, but it is the very best we could have. Each trait plays its part and must be as it is." (Gould and Lewontin 1979 p.585) Notez bien la portée normative indiquée par l'utilisation du verbe devoir. Nous constatons donc que le problème des théories téléologiques panglossiennes est semblable à celui des théories critiquées par Haber (2013). En effet, lorsqu'une théorie estime que l'organisme est la forme paradigmatique de l'individualité ou qu'il y a une forme paradigmatique de l'organicité, cette théorie obtient une portée normative, puisqu'elle considère que l'individu ou l'organisme doit nécessairement correspondre à la forme qu'elle estime. En raison de leur portée normative, ces théories ne stipulent pas les manières dont la nature peut possiblement être. Au contraire, elles soutiennent que la nature doit nécessairement être d'une manière précise. Il est d'ailleurs ironique de constater qu'Aristote, accusé par Sober (1980) de faire des raisonnements panglossiens, accuse lui-même les pythagoriciens de suivre une démarche panglossienne: « Loin de chercher à régler sur les faits observés leurs raisonnements et leurs explications par les causes, ils contraignent les faits observés à rentrer dans le cadre de certains raisonnements et de certains avis personnels auxquels ils s'efforcent de faire correspondre leur organisation du monde » (Du ciel, II, 293a). Nous sommes donc portés à conclure que c'est en raison de leur portée normative que les démarches paradigmatiques sont aussi susceptibles de négliger plusieurs aspects de leurs observations.

D'ailleurs, ce type de démarche est précisément celle qui est adoptée par Turner. Dans *The Tinkerer's Accomplice*, Turner tente de démontrer, avec sa théorie d'homéostasie téléologique, que l'évolution peut être guidée par la téléologie. Or, au lieu d'aboutir à cette conclusion par une inférence, Turner adopte une démarche inversée. Il présume de prime abord le fait que l'évolution peut être guidée par la téléologie en assumant que les processus homéostatiques qui existent dans la nature sont construits par des *Bernard machines* et, par la suite, il

démontre comment ses observations peuvent être cohérentes avec sa théorie. La démarche de Turner constitue ainsi un exemple parfait d'une théorie soumise au problème du paradigme en raison de sa portée normative. En effet, cela peut être constaté à travers les trois erreurs que nous avons soulevées chez Turner.

Les trois erreurs que nous avons abordées sont : (1) l'inversion (*explanans* fait référence à un effet de l'*explanandum*), (2) confondre raison d'être et fonction et (3) la généralisation hâtive. Considérons premièrement l'erreur de l'inversion. L'*explanans* fait référence à un effet de l'*explanandum*, puisque si la nature est considérée comme étant nécessairement d'une manière particulière, alors cette manière d'être n'est plus ce qui est à expliquer (*explanandum*), mais devient ce qui explique (*explanans*). La confusion entre fonction et raison d'être peut également être expliquée par cette inversion. En effet, dans l'explication de Turner (2007), la fonction se confond à la raison d'être du trait, car, puisque l'accomplissement de la fonction doit nécessairement être fait d'une manière particulière⁶⁰, le fait d'accomplir la fonction de cette façon devient ce qui explique la raison d'être. Enfin, la généralisation hâtive est une conséquence de la portée normative de sa théorie, car, étant donné que Turner (2007) considère que les processus homéostatiques sont nécessairement construits par des *Bernard machines*, alors les processus homéostatiques sont nécessairement téléologiques. Ainsi, pour Turner (2007), il va de soi que tout processus homéostatique est téléologique.

Le vrai problème du paradigme consiste à étudier la nature avec une théorie qui détient une portée normative en soutenant que la nature doit nécessairement être d'une manière déterminée. À travers l'étude des trois erreurs que nous avons soulevées chez Turner (2007), nous avons démontré qu'il détient une approche normative vis-à-vis de la nature, ce qui nous mène à la conclusion que Turner est sujet au problème du paradigme. Toutefois, nous devons admettre, qu'à première vue, le problème du paradigme semble s'appliquer à toute étude de la nature qui aurait des concepts bien définis. Ainsi, la prochaine section de notre chapitre sera consacrée à la solution de ce problème. Afin de démontrer comment surmonter le problème du paradigme, nous commencerons par expliquer la réponse proposée par Haber (2013). En nous

⁶⁰ Pour Turner la manière nécessaire dont la fonction doit être accomplie consiste dans le fait de réguler l'environnement homéostatique.

fondant sur cette réponse, nous bâtissons le cadre théorique auquel une théorie a besoin de se conformer en vue de ne pas être sujette au problème du paradigme. Suite à cela, nous aborderons au quatrième chapitre les théories de l'individualité biologique développées par Dupré et O'Malley (2007, 2009) comme exemple de théories qui, avec certaines modifications, surmontent les critiques que nous pouvons adresser à Turner, tout en prenant en compte les aspects les plus importants de ses analyses.

3.3 Comment surmonter le problème du paradigme

Afin d'être en mesure d'attribuer le statut d'individu à une colonie tout en surmontant le problème du paradigme, Haber s'inspire de la thèse de l'individualité de Hull (1976, 1978). Ce dernier, tout comme Sober (1980), s'inscrivait contre l'essentialisme aristotélicien qui soutenait que les membres d'une même espèce avaient une essence, faisant de celle-ci un *natural kind*⁶¹ (Ereshefsky 2007 p.295). Selon Hull, un *natural kind*, aussi appelé une classe (Hull 1978 p.336), est un ensemble qui n'est pas spatio-temporellement limité par les membres qui le composent (Hull 1978 p.349). Par exemple, un atome d'or est un membre de la classe « or », car il a les caractéristiques essentielles qui définissent l'or, c'est-à-dire son poids atomique. Si tous les atomes d'or cessent d'exister, la classe « or » ne disparaîtra pourtant pas, puisque si éventuellement d'autres atomes d'or sont générés, ils seront des membres de la classe « or », indépendamment de leurs origines ou leurs histoires (Hull 1978 p.349). Toutefois, contrairement aux atomes d'or, l'insertion que les organismes ont dans l'histoire leur est unique en raison du fait qu'ils sont connectés par des lignées conçues par la descendance génétique. En raison de leur aspect historique, les lignées auxquelles les organismes font partie constituent une entité spatio-temporelle continue, et, en ce sens, cette dernière est un individu. Par ailleurs, si les organismes composant cet individu disparaissaient, l'espèce qu'ils forment cesserait également d'exister (Hull 1978 p.349). Ainsi, la relation entre un atome d'or et sa classe n'est pas la même que celle entre un organisme et son espèce. Selon Hull, la relation entre un atome d'or et sa classe est une relation de "class-membership", tandis que celle d'un organisme à son espèce est une relation de "part-whole" (Hull 1976 p.181).

⁶¹ Plus récemment, des approches non-essentialistes soutenant que les espèces sont des *natural kinds* ont été développées. Cf. (Boyd 1999)

Toutefois, une précision de plus doit être apportée. Puisque les espèces ont une continuité historique, si une démarcation qui détermine la différence entre ces dernières n'est pas établie, alors toutes les espèces ne formeraient qu'un seul individu (Hull 1976 p.183). Ainsi, afin de départager les différentes espèces qui existent et qui ont existé, Hull précise que les parties du *whole* qu'est l'espèce nécessitent également une certaine cohésion entre elles (1976 p.183). Pour Hull (1976, 1978) l'espèce est donc définie en tant qu'individu, c'est-à-dire une entité détenant une localisation spatio-temporelle restreinte ayant une certaine cohésion entre ses parties.

Haber s'inspire des travaux de Hull (1976, 1978), car il affirme que la thèse de l'individualité de Hull ne fournit aucune information sur les caractéristiques de l'unité de sélection (Haber 2013 p.207). Haber affirme ainsi que l'approche de Hull ne fournit pas une liste des propriétés qui confèrent l'individualité et n'est donc pas soumise au problème du paradigme⁶² (2013 p.207). Afin de surmonter le problème du paradigme, Haber prend la thèse de l'individualité de Hull et l'applique aux colonies. Ainsi, Haber affirme qu'une colonie est un individu en raison des "Cohesion Generating Relations" que la colonie détient entre ses parties (2013 p.208). Haber définit les *Cohesion Generation Relations* (CGR) : "CGRs are a general description of whatever relations confer cohesion on the parts of a biological whole, and must be specified in any application of biological individuality" (2013 p.208). Le fait que la CGR soit une notion abstraite et malléable garantit que la définition de l'individu fournie par l'application de la CGR ne soit pas liée à une définition précise, puisque la possibilité demeure que d'autres types de CGR soient également appliqués à l'entité à l'étude. Ainsi, la notion de CGR permet de surmonter le problème d'étroitesse. De plus, comme la notion de CGR doit être spécifiée à chaque fois qu'elle est appliquée, elle surmonte également le problème d'imprécision.

Même si la notion de CGR permet à Haber (2013) de surmonter le problème du paradigme en répondant aux problèmes d'imprécision et d'étroitesse, nous devons clarifier en quoi cela est le cas. Nous soutenons que la notion de CGR constitue la clé au problème de la portée

⁶² Nous croyons, contrairement à Haber (2013), que l'approche de Hull (1976,1978) est soumise au problème du paradigme. Toutefois, si nous prenons en compte uniquement la définition de l'individu fournie par Hull, sans tenir en compte la manière dont Hull est arrivée à cette définition, cette dernière nous permettra effectivement de surmonter le problème du paradigme.

normative de certaines théories, car, grâce à elle, il nous est possible d'établir un cadre théorique dynamique de l'individualité biologique. En ce sens, le cadre théorique que nous pouvons développer en nous basant sur la notion de CGR diffère de plusieurs cadres théoriques conçus par d'autres philosophes de la biologie. C'est d'ailleurs en le comparant à d'autres cadres théoriques qu'il nous sera possible de mieux expliquer les caractéristiques spéciales du nôtre.

Pour les essentialistes, l'individualité est déterminée par une essence, soit une caractéristique ou un ensemble de caractéristiques nécessaires. Celles-ci composent ainsi une liste, et afin d'attribuer l'individualité à une entité, il suffit de vérifier que l'entité en question détient ces caractéristiques essentielles. De telles approches sont soutenues par des scientifiques comme Oparin (1961), Crick (1981) et De Duve (1991). Voulant s'éloigner de l'essentialisme, tout en s'y inspirant, l'approche du "homeostatic property cluster kinds" (HPC), soutient qu'il existe une liste de propriétés qui peuvent conférer l'individualité à une entité sans toutefois soutenir que chacune des caractéristiques sur la liste soit une caractéristique nécessaire (Boyd 1999, Wilson 2005). Selon cette approche, les caractéristiques sont conjointement suffisantes. Ainsi, l'individualité peut être conférée à une entité si celle-ci détient un ensemble déterminé de propriétés sur la liste. L'ensemble minimal de caractéristiques qu'une entité requiert afin d'être un individu varie selon les auteurs. L'approche qui développe le cadre théorique ressemblant le plus au nôtre est toutefois celle développée par Santelices (1999). L'approche de ce dernier diffère des deux approches précédentes en ce que, pour Santelices (1999), les caractéristiques qui peuvent permettre d'attribuer l'individualité à une entité ne sont pas des caractéristiques nécessaires, comme pour les essentialistes, ni conjointement suffisantes, comme pour le HPC. Selon Santelices (1999), chacune des propriétés est à elle seule une condition suffisante. Ainsi, n'importe quelle entité qui détient n'importe laquelle des propriétés sur la liste se voit conférer un certain type d'individualité en fonction de la propriété en question. D'ailleurs, une entité peut également être conçue de plus d'un type d'individualité. La liste de Santelices comporte trois attributs de l'individualité : unicité génétique, homogénéité génétique et autonomie (1999 p.153). Or, comme nous l'avons vu, supposer un nombre précis de critères de l'individualité auxquels une entité doit correspondre en vue de se faire attribuer l'individualité peut exclure *a priori* d'autres critères de l'individualité. Puisque cela mène à la critique de l'étroitesse et donc au

problème du paradigme, nous devons conclure que l'approche de Santelices, de même que les deux autres, sont sujettes au problème soulevé par Haber (2013).

Toutefois, ce qui est intéressant dans l'approche de Santelices, c'est qu'il considère chacune des propriétés individuelles comme une condition suffisante afin d'attribuer l'individualité à une entité. Cela constitue un premier pas vers la solution du problème du paradigme, puisque le fait de considérer chacune des propriétés individuelles comme une condition suffisante répond partiellement à la critique d'étroitesse. Effectivement, lorsque nous considérons chacune de ces caractéristiques en tant que condition suffisante, il est possible de classer une entité en tant qu'un certain type d'individu tout en gardant la possibilité ouverte que celle-ci puisse également correspondre à d'autres types d'individualité. Afin de répondre pleinement au problème du paradigme, il suffit de ne pas réduire la liste à un ensemble déterminé de critères de l'individualité et de garder celle-ci ouverte. Il est ainsi possible de toujours rajouter de nouveaux critères de l'individualité à la liste, et c'est en cela que consiste le critère dynamique du cadre théorique que nous développons. En développant une théorie qui correspond au cadre que nous venons d'exposer, il est possible de surmonter le problème du paradigme, puisque cette théorie n'aura pas de portée normative. D'une part, puisque notre cadre théorique considère chaque attribut de l'individualité comme une condition suffisante, nous ne considérons pas les attributs de l'individualité comme des attributs nécessaires. Ainsi, une théorie développée à partir du cadre que nous exposons ne prétendra pas que l'individualité biologique doit nécessairement correspondre à un de ces attributs. D'autre part, en gardant la liste des attributs de l'individualité ouverte, nous nous assurons qu'une théorie bâtie en fonction de ce cadre échappe encore une fois à l'aspect normatif du critère de nécessité, puisqu'elle ne prétendra pas que l'individualité doit nécessairement correspondre à un des attributs d'un ensemble déterminé d'attributs de l'individualité. Ainsi, en développant une théorie qui se conforme au cadre que nous avons exposé, il nous sera possible de surmonter le problème du paradigme.

Conclusion

Dans ce chapitre notre attention fut portée sur une multitude de problèmes. En effet, nous avons commencé ce chapitre en mettant au jour les différentes erreurs auxquelles la démarche de Turner (2007) était exposée. En analysant les trois erreurs que Gould et Lewontin (1979)

reprochent aux adaptationnistes, nous avons été en mesure de démontrer que Turner commet ces mêmes trois erreurs. Or, ces trois erreurs sont issues du fait que, selon Gould et Lewontin (1979), les adaptationnistes sont aveuglés par leur théorie et excluent ainsi *a priori* plusieurs autres explications possibles des phénomènes observés. En d'autres mots, les adaptationnistes auraient une vision de la nature qui est déterminée par le dogme de leur paradigme, puisque la théorie de ces derniers comporte une portée normative. Par ailleurs, nous avons également abordé le problème du paradigme développé par Haber (2013). En analysant ce problème, nous avons démontré que Haber critique également les théories fonctionnelles qui ont une approche normative. Ainsi, nous avons été en mesure de conclure que Turner (2007) était sujet au problème du paradigme. Afin de surmonter ce problème, Haber (2013) introduit la notion de CGR. Grâce à cette notion, Haber surmonte le problème du paradigme, puisque celle-ci ne contient aucune information sur les caractéristiques de l'unité de sélection. Or, nous avons pu nous inspirer de la réponse que Haber apporta au problème du paradigme afin de fonder le cadre théorique auquel une théorie doit se conformer en vue de surmonter le problème du paradigme. Pour cette fin, une théorie a besoin de considérer chaque attribut de l'individualité comme une condition suffisante de l'individualité biologique, ainsi que de garder la liste des attributs de l'individualité ouverte.

Un problème surgit, toutefois, lorsque nous avançons que la liste des attributs de l'individualité doit demeurer ouverte à inclure d'autres attributs en son sein. Puisque la liste des attributs de l'individualité doit demeurer ouverte, nous pourrions croire qu'une réponse à la question de l'individualité biologique ne sera jamais exhaustive et ne sera donc jamais complète. De plus, comme affirme Wilson : "intrinsic biological heterogeneity should lead us to suspect that the pluralistic splitting of concepts will simply turn up more heterogeneity" (2007). Ainsi, l'approche que nous proposons semble problématique, puisqu'elle semble soutenir que chaque fois qu'une impasse est retrouvée en science concernant la question de l'individualité d'une entité, la réponse serait fournie par l'affirmation de l'existence d'un nouveau type d'individualité. Nous devons donc nous demander : est-il possible de développer une théorie qui surmonte le problème du paradigme tout en étant performative en sciences?

Chapitre 4

L'analyse des biofilms par Dupré et O'Malley : une approche méréologique de l'individualité biologique

Dans le troisième chapitre nous avons analysé les erreurs logiques de l'approche de Turner et nous avons démontré comment celle-ci prête le flanc au problème du paradigme soulevé par Haber. Nous avons explicité que le seul moyen de surmonter le problème d'étroitesse serait d'adopter une approche qui s'inscrit dans un cadre théorique qui ne confère pas l'organicité ou l'individualité selon une caractéristique nécessaire et suffisante ou selon un ensemble de caractéristiques conjointement suffisantes. De plus, il faudrait également que cette théorie soit toujours en mesure d'inclure en son sein d'autres caractéristiques conférant l'individualité que celles qui seraient déjà établies, c'est-à-dire qu'elle soit une « liste ouverte ». Or, le développement d'une telle théorie semble extrêmement problématique. Nous avons ainsi fini le troisième chapitre avec une question : est-il possible de développer une théorie capable de surmonter le problème du paradigme tout en étant performative en sciences? Dans le dernier chapitre de ce mémoire, nous présenterons l'approche développée par Dupré et O'Malley en tant qu'exemple d'approche qui s'inscrit dans le cadre théorique nécessaire afin de surmonter ce problème capital que nous retrouvons si souvent dans les théories de l'individualité en philosophie de la biologie.

Dupré et O'Malley ont écrit plusieurs articles ensemble dans le but d'intégrer les microbes au discours des philosophes de la biologie (Dupré 2012a). En incorporant les microbes à ce domaine, ce duo apporta des nouvelles considérations aux analyses de cette discipline, qui avait historiquement tendance à négliger les bactéries. Or, comme pour Turner, les thèses proposées par Dupré et O'Malley ont également évolué à travers le temps. Contrairement à d'autres qui traitent le corpus de Dupré et O'Malley comme un ensemble homogène où il n'y aurait qu'une seule thèse défendue (Werndl 2012), nous opérerons une division dans le corpus du duo. Nous nous pencherons principalement sur deux de leurs articles, celui de 2007 intitulé *Size doesn't matter* et celui de 2009 : *Varieties of living things*. Dans ces deux articles, Dupré et O'Malley étudient les biofilms et soutiennent, contre nos intuitions, qu'au sein de cette

communauté microbienne, le vrai individu évolutionnaire n'est pas la bactérie singulière, mais la communauté microbienne du biofilm. Toutefois, les deux arguments proposés par le duo en faveur de cette thèse dans chacun de ces deux articles sont très différents et même incompatibles à la lumière du problème du paradigme. En vue de démontrer cette incompatibilité, nous commencerons par expliquer ce qu'est un biofilm et pourquoi ses caractéristiques font de lui une entité problématique à l'égard de l'individualité biologique. Nous analyserons par la suite les deux arguments que Dupré et O'Malley fournissent pour définir l'individualité du biofilm. Le premier sera celui fourni dans leur article de 2007 (O'Malley and Dupré 2007) et le deuxième sera celui de leur article de 2009 (Dupré and O'Malley 2009). Nous démontrerons alors que l'argument avancé par Dupré et O'Malley dans *Size doesn't matter* consiste en une approche par sélection et est ainsi sujette au problème du paradigme. Ensuite, nous proposerons une interprétation de leur thèse de 2009 et montrerons que, dans cet article, Dupré et O'Malley soutiennent deux formes différentes, une faible et une forte, d'une même thèse. Nous concentrerons notre analyse sur la forme forte que nous qualifions d'approche méréologique. En expliquant comment les deux formes de la thèse se distinguent l'une de l'autre, nous expliquerons pourquoi il nous est possible d'affirmer que Dupré et O'Malley soutiennent une thèse forte et comment cette dernière est compatible avec la thèse de Haber (2013), ce qui leur permet ainsi de surmonter le problème du paradigme. Nous concluons ce chapitre en soutenant que l'approche méréologique nous permet également d'éviter plusieurs problèmes présents dans l'approche thermodynamique de Turner tout en prenant en compte l'aspect central de la thèse de ce dernier : l'individu consiste en l'ensemble *M.michaelseni/Termitomyces*/termitière en raison du rôle que la structure abiotique de la termitière joue dans la fonctionnalité de cette entité.

4.1 L'individualité des biofilms : problèmes et solutions

Les bactéries vivent rarement en un état planctonique. La plupart du temps, elles vivent dans des communautés qui forment des biofilms. Aujourd'hui, plusieurs microbiologistes soutiennent que l'étude des bactéries en tant qu'entités unicellulaires induit en erreur (Caldwell and Costerton 1996, Shapiro 1998) et, par conséquent, plusieurs études scientifiques contemporaines sont centrées sur la communauté microbienne. Toutefois, l'étude des bactéries en tant que communauté est assez récente. Ce n'est que depuis la fin des années 1960 que

l'écologie microbienne a commencé à se développer et que les limites d'une étude où les microbes sont analysés individuellement ont commencé à être mises au jour (O'Malley and Dupré 2007 p.162). En raison des problèmes ontologiques que l'individualité des communautés microbiennes soulèvent, le développement de l'écologie microbienne ainsi que celui de la métagénomique ont suscité l'intérêt de plusieurs philosophes autres que Dupré et O'Malley (Queller and Strassmann 2009, Ereshefsky and Pedroso 2013). Mais avant de soulever les problèmes ontologiques liés à l'individualité qui ont été abordés par Dupré et O'Malley, il convient d'expliquer d'abord les caractéristiques du biofilm.

Un biofilm est une communauté microbienne, rarement formée par une seule espèce ou souche microbienne, qui est enveloppée par une substance visqueuse conçue principalement de polymères qui constitue l'environnement dans lequel les bactéries prolifèrent (Reisner, Höller et al. 2006). La première étape de la formation du biofilm⁶³ commence lorsque des bactéries s'attachent à une surface et commencent à se multiplier (Hall-Stoodley, Costerton et al. 2004 p.96). En fonction de la topologie de la surface à laquelle elles adhèrent, les bactéries seront regroupées par les forces environnementales aléatoires qui les dirigent ou par leur propre mouvement, celui-ci étant guidé par chimiotaxie⁶⁴ (Park, Wolanin et al. 2003). Lors de la formation de cette communauté, les bactéries réagissent à la quantité de molécules auto-inductrices dans l'environnement. Ces molécules sont secrétées par les bactéries et font partie d'un processus de détection de quorum⁶⁵ (Miller and Bassler 2001). Lorsque la quantité d'auto-inducteurs est assez élevée, cela indique que la population a atteint le seuil nécessaire pour que la formation du biofilm puisse avoir lieu. Une altération dans l'expression génétique des bactéries survient alors et celles-ci commencent à produire une substance visqueuse, qui constitue la matrice qui enveloppera les procaryotes et maintiendra ensemble les cellules du biofilm (Miller and Bassler 2001 p.165). Cette substance visqueuse, communément désignée par l'acronyme EPS⁶⁶, est essentiellement constituée de polysaccharides (Donlan 2002 p.884) et d'ADN extracellulaire (Ehrlich, Ahmed et al. 2010 p.274) et consiste en l'environnement dans lequel les procaryotes vont alors se multiplier et porter le biofilm à maturité (Stoodley,

⁶³ Pour une bonne explication des différentes phases du développement des biofilms cf. (Stoodley 2002).

⁶⁴ La chimiotaxie est une forme de mouvement déterminé par des sécrétions chimiques se trouvant dans l'environnement. Pour plus d'informations sur la chimiotaxie cf. Eisenbach (2004).

⁶⁵ Ce processus s'appelle *quorum sensing* en Anglais.

Sauer et al. 2002). La matrice EPS joue un rôle crucial dans le fonctionnement du biofilm. En effet, l'EPS protège le biofilm grâce à des molécules qui s'attachent aux agents antimicrobiens empêchant ces derniers d'accéder aux cellules du biofilm (Ereshfsky and Pedroso à paraître). Par ailleurs, l'EPS constitue également une forme de système digestif puisqu'elle absorbe et emprisonne les nutriments qui se trouvent dans l'environnement puis les brisent à l'aide d'enzymes extracellulaires⁶⁷ (Flemming and Wingender 2010 p.624).

Dans leurs analyses, Dupré et O'Malley (2007, 2009) mettent l'accent sur les comportements collectifs qui surviennent une fois que le seuil de procaryotes est atteint et que le biofilm se forme. Ces comportements sont le résultat d'une suppression d'autonomie cellulaire. De fait, cette suppression mène à des caractéristiques communautaires telles que la coordination des parties du biofilm en vue d'accomplir une division des tâches permettant à la communauté d'avoir accès à une plus large variété de ressources énergétiques (O'Malley and Dupré 2007 p.164). De plus, ces caractéristiques communautaires sont souvent accomplies au détriment de certaines bactéries incluses dans le biofilm. Ceci est le cas particulièrement lors de l'autolyse, phénomène où certains microorganismes du biofilms s'auto-désintègrent au profit de la communauté (Dworkin 1996 p.82, O'Malley and Dupré 2007 p.165).

Selon Dupré et O'Malley (2007), un des traits communautaires les plus impressionnants est le transfert génétique qui peut avoir lieu entre les bactéries. Même si le transfert génétique entre bactéries peut avoir lieu lorsque celles-ci sont à l'état planctonique, puisque l'EPS consiste en un environnement stable et est composé en grand partie d'ADN extracellulaire, le transfert génétique survient avec une fréquence beaucoup plus grande au sein du biofilm (Ehrlich, Ahmed et al. 2010 p.274). Ce transfert latéral de gènes peut survenir par conjugaison, transduction ou transformation. L'échange par conjugaison se produit lorsque deux bactéries rentrent en contact, permettant ainsi une transmission directe d'éléments génétiques mobiles comme des transposons ou des plasmides. L'échange génétique par transduction survient par l'entremise de bactériophages lorsque ces derniers transportent de l'ADN d'une bactérie à une autre. Enfin, la transformation désigne l'absorption d'une fraction d'ADN qui flotte librement dans l'environnement et qui est ensuite incorporée dans le génome

⁶⁶ EPS est un acronyme pour *Extracellular Polymeric Substance*.

⁶⁷ Pour un tableau indiquant les multiples fonctions accomplies par l'EPS, cf. (Flemming et WIngender 2010 p.624)

(Ehlers 2000 p.218)⁶⁸. L'intérêt de Dupré et O'Malley pour le transfert génétique est issu du fait que cela permet aux communautés d'acquérir des fonctions propres à un type de bactérie de la communauté. Les exemples de ces fonctions sont nombreux et peuvent être représentés par l'acquisition d'une nouvelle fonction métabolique, une résistance accrue aux antibiotiques ou un accroissement de leur virulence (O'Malley and Dupré 2007 p.167). En raison du mode de vie des bactéries et des multiples caractéristiques qu'émergent lorsqu'elles sont en communauté, il convient de se demander laquelle des deux entités est plus fondamentale dans le cadre évolutif : la bactérie singulière ou la communauté?

Deux arguments pour l'individualité

Size doesn't matter

Comme nous l'avons déjà mentionné, le concept d'individualité qui nous occupe est celui de l'individualité évolutionnaire. Dans ce contexte, la question de l'individualité du biofilm revient à se demander si l'unité de sélection au niveau microbien est le biofilm ou la bactérie singulière. Cette question est par ailleurs la même qui intéresse Dupré et O'Malley dans *Size doesn't matter* (O'Malley and Dupré 2007). Dans cet article, Dupré et O'Malley proposent une courte étude historique du progrès de la microbiologie afin de justifier le manque d'intérêt pour l'étude du biofilm. Selon les deux philosophes (2007 p.167), la science microbiologique prit son essor grâce à la méthode formalisée par les postulats de Robert Koch à la fin du 19^{ème} siècle. Ces postulats supposaient, d'une part, que les microbes étaient des individus unicellulaires qui devaient être isolés et cultivés dans des cultures de souches pures, c'est-à-dire où un seul type de bactérie est cultivé. D'autre part, ces postulats prisait également l'aspect contrôlé de l'environnement des laboratoires. En expliquant comment ces postulats influencèrent profondément l'étude de la microbiologie subséquente, notamment les travaux de Carl Woese sur le développement de la génomique microbienne, Dupré et O'Malley exposent alors comment la phylogénétique microbienne développa des modèles analogues à

⁶⁸ Ehlers fournit un schéma représentant les différents types de transfert génétique latéraux. Contrairement à Dupré et O'Malley, Ehlers distingue quatre types de transfert génétique possible, car elle considère que l'échange des transposons est d'ordre différent de celui des plasmides. Selon Ehlers, étant donné que les transposons peuvent consister en un procédé de transfert génétique intracellulaire aussi bien qu'intercellulaire, elle classifie les processus d'échange génétique issus des transposons de transposition.

ceux de la phylogénétique des macro-organismes⁶⁹ (2007 p.167-169). En effet, les modèles d'arbres phylogénétiques de microorganismes étaient établis selon les mêmes marqueurs génétiques que ceux utilisés pour différencier les espèces macro-organismiques, en particulier le gène 16S (Sapp 2005a p.301). En adoptant cette approche méthodologique, l'accent était mis sur la reproduction et l'établissement de lignées, ce qui eut pour effet d'influencer profondément les définitions de la communauté et de l'organisme utilisés en microbiologie. Or, la définition de l'organisme était basée sur une division des tâches fondée sur la différenciation des tissus organismiques. Puisque la communauté microbienne ne correspondait pas à cette définition, le statut d'organisme et d'unité de sélection fut conféré à la bactérie singulière plutôt qu'à la communauté bactérienne.

Malgré les succès du développement de ces modèles phylogénétiques, telle que la découverte du domaine des archées par Woese, plusieurs contradictions phylogénétiques étaient soulevées par les données génomiques, plus spécialement lors de la comparaison de génomes complets. Ces contradictions étaient issues des comparaisons des arbres phylogénétiques établis par différents marqueurs génétiques, car le transfert latéral de gènes n'était pas pris en compte dans l'établissement de ces modèles⁷⁰ (Sapp 2005b p.33). À la lumière de ces problèmes ainsi que des nouvelles données fournies par les méthodes plus récentes, Dupré et O'Malley appellent ainsi à réviser l'individualité qui a été conférée aux bactéries en soulevant la question de l'individualité du biofilm⁷¹ (2007). À noter que cette position vis-à-vis de la phylogénétique microbienne n'est pas marginale et est également défendue par d'autres philosophes et microbiologistes (Doolittle 1999, Bapteste, O'Malley et al. 2009, Bapteste, Burian et al. 2012).

Suite à l'analyse historique de la microbiologie fournie par Dupré et O'Malley, il est possible de comprendre pourquoi l'individualité du biofilm est problématique. En raison des contingences historiques qui ont affecté le développement de la microbiologie, les bactéries ont toujours été perçues de manière analogue aux organismes. En effet, ce sont uniquement les

⁶⁹ Pour une étude concise et plus approfondie que celle de Dupré et O'Malley sur le développement de la microbiologie de Pasteur à l'époque contemporaine, cf. (Sapp 2005b)

⁷⁰ Certains phylogénéticiens soutiennent qu'il existe chez les bactéries un noyau génétique qui n'est pas sujet au transfert latéral des gènes. Toutefois, cette position est remise en question. Pour un survol concis sur le débat cf. (Bapteste, Boucher et al. 2004).

bactéries singulières qui se reproduisent et non le biofilm dans son ensemble. De plus, 50 à 90% du biofilm est constitué par la partie abiotique qu'est l'EPS (Donlan 2002 p.884). Puisque cette grande partie du biofilm est abiotique et est normalement créée de nouveau à chaque formation d'un biofilm, une majorité du biofilm ne forme pas de lignées. Qui plus est, étant donné que les bactéries peuvent quitter un biofilm et rejoindre un autre, à chaque fois qu'un nouveau biofilm est formé, son matériel génétique est différent. Par conséquent, aucune lignée génétiquement isolée n'est formée par les biofilms. Selon Dupré et O'Malley (2007), la raison pour laquelle l'individualité du biofilm est problématique est principalement historique : l'accent était mis sur l'aspect reproductif des organismes et le biofilm ne se reproduit pas et ne forme pas de lignées.

Voulant s'éloigner des conceptions traditionnelles et élargir le domaine de l'individualité biologique en vue d'inclure les biofilms, Dupré et O'Malley fournissent un premier argument dans *Size doesn't matter*. En effet, la question qu'ils soulèvent consiste à savoir si les caractéristiques émergentes du niveau communautaire constituent un motif assez fort pour conférer le statut d'entité multicellulaire aux biofilms (O'Malley and Dupré 2007 p.164). Il existe effectivement plusieurs processus et fonctions accomplies par le biofilm qui démontrent une causalité descendante pouvant, selon Dupré et O'Malley, être considérée comme de l'intégration physiologique. Toutefois, le duo affirme que cela n'est pas suffisant afin d'établir le biofilm en tant qu'individu (2007 p.170). Selon Dupré et O'Malley, la raison pour laquelle nous devrions établir le biofilm en tant qu'individu relève du fait que nous ne pouvons pas établir des modèles évolutionnaires sensés si nous considérons les bactéries individuelles en tant qu'unités de sélection (2007 p.174).

Un modèle de changement évolutionnaire où les bactéries singulières sont les individus est un non-sens principalement en raison du transfert latéral de gènes. De fait, cette caractéristique microbienne nous empêche de construire des arbres phylogénétiques de lignées microbiennes génétiquement isolées. De plus, puisque des gènes peuvent être transférés d'une bactérie à l'autre, la question de l'extinction prend un nouveau sens au niveau microbien. Au lieu de parler d'extinction d'un gène ou d'un type de bactérie, Dupré et O'Malley considèrent que

⁷¹ Pour un compte rendu de plusieurs positions sur le débat des révisions que le transfert latéral génétique apporte à l'arbre phylogénétique traditionnellement conçue, cf. (O'Malley et al. 2010).

l'extinction ne peut être un concept significatif au niveau micro-organismique que dans la mesure où nous parlons de la disparition d'une fonction, comme par exemple une capacité métabolique. Toutefois, étant donné qu'une même fonction peut être le résultat de gènes différents, il est peu probable qu'une fonction puisse disparaître du monde microbien. Qui plus est, le transfert génétique entraîne un taux de changement et d'évolution à l'échelle microscopique beaucoup plus rapide qu'à l'échelle macroscopique. Or, un modèle de changements évolutifs ne peut être sensé sur une échelle temporelle aussi courte. Ainsi, en raison de ces trois facteurs, Dupré et O'Malley affirment que nous ne pouvons pas construire de modèles de changement évolutif qui aient un sens si nous considérons la bactérie singulière en tant qu'individu (O'Malley and Dupré 2007 p.173-174).

Dupré et O'Malley affirment alors que le statut d'individu devrait être conféré au biofilm, car il nous serait ainsi possible de construire des modèles évolutifs plus sensés. Étant donné que la durée de vie du biofilm est plus longue et qu'il assure des frontières bien délimitées à l'intérieur desquelles le transfert latéral peut avoir lieu, il y a une plus grande ressemblance entre les caractéristiques du biofilm et celles des organismes qu'entre les caractéristiques des bactéries singulières et celles des organismes. Considérer le biofilm en tant qu'individu nous permettrait donc d'établir des modèles évolutifs plus cohérents que ceux que nous obtiendrions si nous conférions ce statut à la bactérie singulière. Comme l'affirment Dupré et O'Malley : "It seems more promising to conceptualize microbial communities as individuals with somewhat indeterminate boundaries that have some "un-organism-like properties" while still possessing many organismal (or proto-organismal) characteristics" (2007 p.169).

Varieties of living things

L'approche adoptée par Dupré et O'Malley dans leur texte de 2009 est très différente de celle que nous venons d'exposer. Dans *Varieties of living things*, Dupré et O'Malley (Dupré and O'Malley 2009) se penchent sur les différentes définitions de la vie en vue de montrer que la délimitation entre vivant et non-vivant n'est pas une frontière nette puisque ce qui distingue ces deux aspects relève de la collaboration entre différentes entités. En soutenant cette thèse, le duo souhaite surmonter les tensions qui surgissent lorsque la vie est définie selon les deux écoles de pensée standards qui se penchent sur la question. Selon Dupré et O'Malley, la

dissension entre ces deux écoles est issue de la fonction à laquelle elles accordent une importance (2009 p.2). Une école soutiendra que l'entité vivante est celle qui détient un métabolisme qui s'auto-entretient, tandis que l'autre priorisera la capacité de former des lignées par reproduction. Des problèmes surgissent alors au sein des analyses de chacune de ces deux écoles de pensée lorsque celles-ci analysent des entités telles qu'un biofilm ou un prion, car dans chacun de ces cas nous avons respectivement une entité qui a un métabolisme auto-entretenu, mais ne se reproduit pas et une entité qui se reproduit, mais ne métabolise pas. Ainsi, selon l'école de pensée adoptée, ces entités seront considérées comme vivantes ou non. Dupré et O'Malley aspirent à mettre fin à ce débat en soutenant que la vie n'est pas issue d'une seule de ces deux caractéristiques, mais advient plutôt à l'intersection de ces deux fonctions (2009 p.2).

En vue d'atteindre cet objectif, tout en se distanciant des concepts paradigmatiques dans le domaine, Dupré et O'Malley adoptent une méthode *bottom-up* en analysant d'abord les entités microscopiques se situant en une zone grise entre le vivant et le non-vivant afin de les comparer par la suite aux entités incontestablement vivantes (2009 p.3). En commençant par les entités dont le statut peut être problématique, Dupré et O'Malley soulèvent la question suivante : pourquoi ne considérons-nous pas ces entités comme vivantes? Il est important de mentionner, qu'en raison de cette question, une ambiguïté s'insère dans la thèse de Dupré et O'Malley. L'objectif de ces derniers consiste à définir ce que sont les individus vivants. Or, à travers cette tentative, ils développent une thèse de l'individualité. Afin de ne pas importer cette ambiguïté dans notre analyse, lorsque nous nous approprierons la thèse du duo, nous l'interpréterons uniquement comme une thèse sur l'individualité⁷².

Afin de répondre à la question soulevée, Dupré et O'Malley passent en revue plusieurs exemples d'entités au statut problématique : des prions, des plasmides, des organites, des virus, des endosymbiotes et des exo-symbiotes (2009 p.4-10). Nous ne considérerons ici que l'exemple des organites et des virus. Les organites sont des compartiments délimités par une membrane au sein des cellules d'eucaryote. Ils accomplissent des fonctions hautement spécialisées grâce à leur capacité de communiquer entre eux afin de se diviser les tâches

⁷² Nous nous inspirons ici de la distinction qui est faite par Bouchard (2014). Nous reviendrons sur ce sujet dans la troisième partie de ce chapitre.

nécessaires pour accomplir les fonctions métaboliques et reproductives des cellules dans lesquelles ils se trouvent⁷³. Les organites sont souvent considérés comme structures autonomes en raison de leur mode de reproduction semi-indépendant du reste de la cellule (Warren and Wickner 1996 p.398). Ils se reproduisent à l'intérieur de la cellule et sont passés à la nouvelle cellule lors de la division cellulaire⁷⁴. L'aspect important de leur méthode reproductrice relève du fait que les membranes des organites ne sont normalement pas reformées à partir de rien à chaque fois⁷⁵. En effet, les membranes des organites sont normalement reproduites à partir d'information contenue dans la membrane d'organites préexistants (Lowe and Barr 2007 p.429-430). Mettant l'accent sur le fait que les organites produisent des lignées, Dupré et O'Malley concluent que les organites détiennent une grande autonomie vis-à-vis des cellules qui les contiennent. Toutefois, puisque l'organite ne peut se reproduire ni accomplir toutes ses activités métaboliques sans l'aide du reste de la cellule, ils affirment que les organites ne sont pas complètement autonomes (Dupré and O'Malley 2009 p.5-6).

Le cas du virus est semblable à celui des organites dans la mesure où celui-ci, malgré son haut degré d'indépendance, ne détient pas une totale autonomie. En effet, le statut d'être vivant n'est normalement pas conféré aux virus, car ces derniers ne sont pas en mesure de se reproduire ou de métaboliser de manière indépendante (Van Regenmortel 2007 p.133). La plupart des virus sont des entités constituées d'ADN ou d'ARN, monocaténaire ou à double brin, contenu dans une enveloppe protéinique⁷⁶. Ceci est la forme que détient le virus inerte lors de la première étape de son cycle de vie : le virion. Par la suite, le virus accoste la membrane d'une cellule hôte et entre dans celle-ci ou « injecte » son matériel génétique dans la cellule. Il se sert alors de la machinerie interne à la cellule pour reproduire son matériel génétique ainsi que les protéines qui envelopperont le génome nouvellement produit. Une fois

⁷³ Pour un exposé concis sur le transport de protéines accompli par les organites, le rôle qu'elles jouent dans certaines fonctions cellulaires et comment cela détermine leur identité cf. (Munro 2004).

⁷⁴ Pour des soucis de concision nous faisons comme Dupré et O'Malley et considérons les différents types de stratégie héréditaire des organites comme un seul. Toutefois, cela n'affecte pas notre argumentaire puisque nous nous concentrons sur l'autonomie de leur mode de reproduction et cet aspect est présent dans les différents types de stratégies héréditaires des organites. Pour une analyse des différents types de stratégie héréditaire des organites cf. (Warren et Wickner 1996).

⁷⁵ Mais cf. (Lowe and Barr 2007) pour une explication de la formation *de novo* de certaines membranes.

⁷⁶ Plusieurs virus ont leur matériel génétique confinés à l'intérieur d'une membrane de lipide, en plus de l'enveloppe de protéine extérieure. Toutefois, les viroïdes, des virus infectant les plantes, n'ont pas d'enveloppe de protéine. Cf. (Tsagris 2008).

que l'assemblage du virus nouvellement reproduit est complété, celui-ci quitte la cellule en la laissant intacte ou par un processus de lyse cellulaire⁷⁷ (Dupré and O'Malley 2009 p.6).

Dupré et O'Malley se servent de ces exemples ainsi que de plusieurs autres en vue de montrer que la distinction entre le vivant et le non-vivant est issue de la caractéristique d'autonomie (2009 p.10). Puisque les virus et les organites ne sont pas capables d'être pleinement fonctionnels de manière autonome, c'est-à-dire sans être en interaction avec d'autres entités, alors, selon Dupré et O'Malley, nous ne pouvons pas leur conférer le statut d'être vivant. Par conséquent, le duo conclut que le statut d'entité vivante doit être accordé aux entités qui sont pleinement fonctionnelles de manière autonome (2009 p.11). Suite à l'analyse de ces exemples, Dupré et O'Malley nous invitent à nous questionner sur la validité de la distinction établie entre ces entités non-vivantes et les cellules prises isolément ainsi que les organismes unicellulaires et multicellulaires (2009 p.10-11).

Selon Dupré et O'Malley, la démarcation entre les entités non-vivantes précédemment exposées et les organismes unicellulaires et multicellulaires n'est pas nette (2009 p.10). De fait, une cellule d'un organisme multicellulaire, lorsqu'elle est placée seule dans une boîte de pétri, n'est jamais considérée comme une entité vivante en raison du grand effort technique qui doit être fourni afin de la garder pleinement fonctionnelle (2009 p.10). En plus, Dupré et O'Malley affirment que lorsque des cellules sont considérées en isolation, elles sont toujours envisagées comme un ensemble de plusieurs parties en collaboration (2009 p.10), pouvant même être comparé à une communauté dont les membres coopèrent pour le bien commun de tous (Eberhard 1980 p.231). Selon le duo, il en va de même pour les organismes unicellulaires : ces derniers doivent être compris comme un ensemble de parties qui collaborent entre elles (Dupré and O'Malley 2009 p.11). Par conséquent, Dupré et O'Malley concluent que les organismes unicellulaires et les cellules seules ne sont réellement en vie que lorsqu'elles participent à une activité collaborative, puisque c'est uniquement en interaction avec d'autres entités qu'elles sont pleinement fonctionnelles (2009 p.15).

⁷⁷ L'explication que nous fournissons n'est qu'une esquisse globale pour plusieurs types de virus. Nous passons ainsi sous silence plusieurs caractéristiques différentes des modes de réplication viraux afin de se concentrer uniquement sur leur manque d'autonomie. Pour un schéma synthétique des différentes stratégies répliquatives des différents types de virus cf. (Koonin 2006 p.3).

Un argument semblable est utilisé par Dupré et O'Malley en vue de soutenir que les organismes multicellulaires sont en vie uniquement lorsqu'ils se trouvent en collaboration avec d'autres entités. Dupré et O'Malley affirment que l'évolution des eucaryotes a été grandement influencée par les multiples microorganismes avec lesquels ils ont été constamment en interaction (Dupré and O'Malley 2009 p.11). Par conséquent, plusieurs types de symbioses se sont ainsi créées à travers le temps entre les eucaryotes et leurs partenaires microbiens (McFall-Ngai, Hadfield et al. 2013). Un des exemples les plus illustratifs est celui du rôle joué par le microbiome au sein de la digestion humaine. En effet, la digestion effectuée par les êtres humains ne serait pas assez efficace sans la contribution du microbiome intestinal. Afin que le métabolisme humain puisse s'exercer pleinement et que l'espèce humaine persiste, l'interaction avec le microbiome est requise (Bouchard 2013 p.255). Dupré et O'Malley concluent ainsi que la vie des organismes multicellulaires est également le résultat d'une activité collaborative, nous obligeant ainsi à opérer un changement de perspective eu égard à notre manière de concevoir les entités multicellulaires : "multicellular organisms should be understood as including all the entities that interact to achieve shared metabolic and reproductive goals" (2009 p.11).

En démontrant que toute forme de vie, qu'elle soit unicellulaire ou multicellulaire, est toujours le résultat d'une activité collaborative, Dupré et O'Malley concluent qu'aucune forme de vie n'est pleinement autonome. Ce serait donc injustifié de considérer le virus ou l'organite comme des entités non-vivantes tout en considérant un organisme unicellulaire et un être humain comme vivants. Puisque, pour Dupré et O'Malley, le critère important qui permet de conférer à une entité le statut d'être vivant est le fait d'être pleinement fonctionnel et que le seul moyen pour une entité d'atteindre son plein fonctionnement est à travers la collaboration, ils concluent qu'une caractéristique fondamentale de la vie est son aspect collaboratif⁷⁸ : "we

⁷⁸ L'idée que la symbiose soit une caractéristique centrale à toute forme de vie n'est pas nouvelle. Portier (1918) avait déjà développée cette idée presque un siècle plus tôt. Or, ce n'est que vers les années 1960 et 1970 que le rôle évolutif de la symbiose a commencé à être étudié sérieusement. Pour une bonne analyse historique du concept de symbiose, ses différentes significations, l'ampleur que ce concept a pris dans la discipline, ainsi que les controverses générées cf. (Sapp 1994). En se penchant sur l'étude de la symbiose, Sapp finit également par défendre que l'individualité est toujours issue d'une collaboration (Sapp 2012).

suggest that collaboration is, therefore, one of the central characteristics of life”⁷⁹ (Dupré and O’Malley 2009 p.14).

Nous devons préciser que la collaboration dont il est question pour Dupré et O’Malley ne désigne pas toute forme de collaboration entre tous types d’entités. En suivant l’exemple des organites, des virus et des organismes multicellulaires, Dupré et O’Malley affirment que cette collaboration est une collaboration entre *lineage-forming entities* (2009 p.13). En effet, dans tous les cas étudiés par Dupré et O’Malley que nous avons présentés, les unités qui collaboraient étaient toujours des entités qui pouvaient également se reproduire. L’organite et le virus se reproduisent, de même que chaque cellule organismique et chaque organisme multicellulaire. En instaurant les unités collaboratives qui constituent les individus en tant que *lineage-forming entities*, Dupré et O’Malley restreignent le critère collaboratif de la vie à une collaboration qui est le résultat d’une évolution commune entre différentes entités qui étaient constamment en interaction dans le passé⁸⁰. Selon le duo, la collaboration dont il est question est ainsi une interaction issue de raisons évolutives : la collaboration entre les *lineage-forming entities* est justifiée par une codépendance évolutive entre entités. De plus, puisque l’entité vivante est constituée de *lineage-forming entities*, Dupré et O’Malley réussissent à surmonter le problème initial qu’ils avaient soulevé : le problème qui surgit des deux écoles de pensée qui se penchent exclusivement sur le métabolisme ou la reproduction. En effet, puisque l’entité fonctionnelle, c’est-à-dire celle qui a un métabolisme, est issue d’une collaboration de *lineage-forming entities*, Dupré et O’Malley se dissocient des deux écoles de pensée car ils ne définissent pas la vie uniquement selon la caractéristique du métabolisme ou de la reproduction. Dupré et O’Malley affirment ainsi que: “By conceiving of metabolism as a collaborative process performed by functional wholes, which are associations of a variety of lineage-forming entities, we avoid the standard tension between reproduction and metabolism in discussions of life” (2009 p.1).

Une telle perspective permet à Dupré et O’Malley de résoudre le problème de l’individualité du biofilm. Bien que le biofilm ne se reproduise pas, il constitue une entité

⁷⁹ La notion de collaboration avancée par Dupré et O’Malley soulève certains problèmes. Nous continuerons à analyser cette notion plus loin dans ce chapitre.

détenant un métabolisme qui s'auto-maintient et qui est composé de parties qui sont des *lineage-forming entities* collaborant entre elles, c'est-à-dire les bactéries⁸¹. La communauté microbienne du biofilm constitue ainsi un *functional-whole*, que Dupré et O'Malley affirment être "the most fundamental unit of selection" (2009 p.13).

Avant d'expliquer pourquoi la position avancée par Dupré et O'Malley dans cet article surmonte le problème du paradigme, nous devons nous attarder sur la notion de *lineage-forming entities* afin d'explicitier une imprécision. Nous avons choisi de garder le terme anglais proposé par le duo en raison de son ambiguïté. En effet, le terme *lineage-forming entity* peut avoir deux sens différents. En un premier temps, cette expression peut désigner une entité formant une lignée. En ce sens, l'expression désignerait la lignée en tant que tel. Cependant, le terme *lineage-forming entity* peut également désigner une entité formatrice de lignée. En ce deuxième sens, l'expression réfère à l'entité qui se reproduit et forme ainsi une lignée. Il est important de soulever cette distinction, car nous pouvons ainsi nous rendre compte du fait que le terme *lineage-forming entity* peut désigner des individus à des niveaux différents. Il est ainsi possible de considérer une entité telle que l'être humain, c'est-à-dire une entité qui se reproduit et qui métabolise, comme étant une *lineage-forming entity* formée en partie par d'autres entités qui sont également des *lineage-forming entities*.

4.2 La résolution du problème du paradigme

Afin de soutenir que Dupré et O'Malley surmontent le problème du paradigme, il nous est nécessaire de distinguer les arguments proposés par le duo dans leurs articles de 2007 et de 2009. En effet, l'argument en faveur de l'individualité du biofilm proposé par Dupré et O'Malley dans *Size doesn't matter* est sujet au problème du paradigme. Ainsi, si nous ne dissociions pas les deux arguments, nous ne pourrions pas soutenir que Dupré et O'Malley nous fournissent une thèse qui surmonte le problème du paradigme.

⁸⁰ Nous pourrions dire que la collaboration est un résultat du sort évolutionnaire commun entre différentes entités. D'ailleurs, Dupré affirme cela dans *Postgenomic Darwinism* : "The important point is that it, or most of it, will share an evolutionary fate" (2012b p.153)

⁸¹ Comme il a été expliqué dans la partie *Size doesn't matter*, il est peut-être impossible d'établir un arbre phylogénétique pour les bactéries. Cela ne veut pas pour autant dire qu'elles ne forment pas de lignées. En effet, les bactéries forment des lignées, mais ces dernières ne sont pas des lignées génétiquement isolées comme celles des macroorganismes. Ceci pousse certains (Baptiste, Boucher et al. 2004 p.409-410) à soutenir que nous

Rappelons-nous que dans *Size doesn't matter* Dupré et O'Malley soutenaient que nous devrions considérer le biofilm en tant qu'individu, car il nous est impossible d'établir un modèle évolutionnaire sensé si l'individualité est conférée à la bactérie. En établissant le biofilm comme individu, il nous serait possible de faire des modèles évolutionnaires plus significatifs puisque le biofilm a plus de caractéristiques ressemblant à celles des organismes que les bactéries. Ainsi, le modèle évolutionnaire qu'ils souhaitent établir est un modèle identique à celui développé pour expliquer le changement évolutionnaire des organismes. Toutefois, comme il a été démontré lorsque nous avons abordé Haber⁸², aucune raison ne nous pousse à affirmer que l'évolution des bactéries doit être identique à celle des organismes. Or, cette présupposition se trouve dans l'argumentaire fourni par Dupré et O'Malley dans leur article de 2007. Ainsi, il est possible de constater que Dupré et O'Malley présupposent que l'organisme est une forme paradigmatique d'individu⁸³. Si cela n'était pas le cas, ils ne considéreraient pas que le modèle évolutionnaire des bactéries est insensé en raison du fait que ce dernier n'est pas identique à celui des organismes. Nous pouvons ainsi conclure que l'approche adoptée par Dupré et O'Malley dans *Size doesn't matter* est une approche par sélection.

Toutefois, l'approche que Dupré et O'Malley développent dans *Varieties of living things* réussit à surmonter les problèmes soulevés par Haber (2013). Nous allons donc nous pencher maintenant sur les raisons qui nous poussent à soutenir que Dupré et O'Malley fournissent dans leur article de 2009 les fondations pour développer une approche méréologique.

L'approche méréologique de Dupré et O'Malley

Nous souhaitons démontrer que dans l'article *Varieties of living things*, deux formes de la même thèse sont avancées par Dupré et O'Malley : une thèse forte et une thèse faible. La thèse faible est celle que nous avons déjà présentée : l'individu est une entité ayant un métabolisme qui est toujours le résultat d'une collaboration entre des *lineage-forming entities*. La thèse forte est une thèse plus large que la faible en raison du fait qu'elle ne porte pas uniquement sur

devrions donc développer des modèles d'arbre de phylogénèse, plutôt que d'arbres phylogénétiques, dans lequel le rôle joué par le transfert latéral des gènes est tenu en compte dans la formation de nouveaux groupes.

⁸² Cf. p.59

⁸³ Le fait que l'approche adoptée par Dupré et O'Malley en 2007 est sujette au problème du paradigme peut être constatée dans la citation précédemment fournie à la fin de la section *Size doesn't matter*. Cf. p.76

la collaboration entre *lineage-forming entities*, mais sur la collaboration entre parties composant une entité. Au sein de la thèse forte, la définition de l'individu est ainsi élargie afin de désigner toute entité qui accomplit une fonction biologique à travers un processus collaboratif de ses parties⁸⁴. Rappelons-nous que Haber (2013) surmonte le problème du paradigme en introduisant la notion théorique de *Cohesion Generating Relations* qu'il développa en s'inspirant de la thèse de l'individualité de Hull (1976, 1978). Pour Haber (2013), le concept de CGR permet d'esquiver le problème du paradigme puisque ce concept ne spécifie aucune caractéristique particulière et est ainsi susceptible de dénoter tout type de relation biologique qui confère l'individualité à une entité. Or, afin de soutenir que Dupré et O'Malley avancent une thèse forte, nous soutenons que ces derniers, comme Haber (2013), déterminent également une relation qui génère la cohésion : la collaboration. Le fait que la notion de collaboration de Dupré et O'Malley désigne la même idée que le CGR de Haber peut être montré par une analyse de la notion de collaboration et de l'influence que Hull eut sur le duo.

Dans *Varieties of living things*, le terme de collaboration a une définition bien précise : "By collaboration we mean interactions between parts of a system that lead to different degrees of stability, maintenance, or transformation of that system" (Dupré and O'Malley 2009 p.2). Dans cette citation, nous devons mettre l'accent sur le fait que Dupré et O'Malley parlent d'interaction entre parties d'un système. Puisqu'ils parlent de parties, plutôt que de *lineage-forming entities*, la définition qu'ils fournissent pour la notion de collaboration désigne la même idée que celle soutenue par le CGR de Haber⁸⁵. La définition de collaboration fournie par Dupré et O'Malley semble toutefois étrange en raison du fait qu'elle ne semble pas s'accorder avec le reste de la thèse qu'ils avancent. Cependant, en expliquant pourquoi Dupré et O'Malley s'expriment en termes de parties plutôt que de *lineage-forming entities*, nous démontrerons l'existence de la thèse forte de Dupré et O'Malley.

Les auteurs de *Varieties of living things*, de même que Haber (2013), ont été grandement influencés par Hull. Comme nous avons vu au deuxième chapitre⁸⁶, Hull (1976, 1978, 1980)

⁸⁴ Nous expliquerons sous peu pourquoi dans la thèse forte il n'est pas uniquement question des fonctions métaboliques et reproductives, comme c'est le cas dans la thèse faible.

⁸⁵ Pour la définition de CGR voir p.65

⁸⁶ Cf. p.64-65

voulait se distancier de l'essentialisme qui se trouvait dans les définitions des espèces. Par conséquent, il détermina que les vrais individus étaient les espèces et que les relations entre celles-ci et les organismes qui la constituaient étaient des *part-whole relations* au lieu d'une *class-membership*. La raison justifiant le fait que Dupré et O'Malley (2009) parlent de parties dans leur définition de la collaboration relève de l'influence que Hull eut sur eux. Dupré et O'Malley ne nient pas cette influence et assument qu'ils s'inspirent du concept d'interacteur proposé par Hull (1980) en vue d'établir leur conception de l'entité métabolique en tant que *functional-whole* (Dupré and O'Malley 2009 p.13).

Toutefois, pour Hull, l'individu, c'est-à-dire le *whole*, dont il était question était une espèce ou une lignée tandis que les parties étaient des organismes. Or, Dupré et O'Malley (2009) s'intéressent aux biofilms et à d'autres entités métaboliques. Ainsi, lorsqu'ils adoptent le terme provenant de Hull et qu'ils désignent ces entités par le terme *whole*, la signification des parties qui constituent le *whole* subit un changement considérable. En effet, les parties ne peuvent plus désigner simplement les organismes; les parties désignent désormais des parties d'organismes. Ainsi, lorsque Dupré et O'Malley avancent dans *Varieties of living things* que l'individu est issu d'une collaboration entre parties, ils soutiennent, peut-être involontairement, une thèse beaucoup plus forte que celle soutenant que les individus sont issus d'une collaboration entre des *lineage-forming entities*. Puisque la thèse forte de Dupré et O'Malley traite des relations entre des tous et leurs parties, nous choisissons de la nommer approche méréologique.

Une thèse soutenant qu'un individu biologique est issu d'une interaction entre des parties peut sembler *prima facie* bien trop large et susceptible de conférer l'individualité à beaucoup trop d'entités auxquelles nous ne voudrions pas attribuer l'individualité. Or, l'approche méréologique n'attribue pas l'individualité à tout ce qui est issu d'une collaboration. Puisque la collaboration et le CGR de Haber désignent la même idée, le terme de collaboration utilisée par Dupré et O'Malley est synonyme de cohésion. Or, la notion de cohésion utilisée par Haber est une notion introduite par Hull pour la première fois dans son article de (1976). Comme mentionnent Ereshefsky et Pedroso (2013 p.343), Hull (1980) semble soutenir que la cohésion consiste en une interaction causale entre les parties qui forment le tout. Or, pour Haber, les relations causales de cohésion sont des relations biologiques (2013 p.207). Ainsi, selon

l'approche méréologique, la collaboration doit être comprise en tant qu'une relation causale biologique entre les parties, formant ainsi le *functional-whole*.

En établissant qu'il existe effectivement une thèse forte chez Dupré et O'Malley (2009), nous démontrons que leur approche fondée sur la collaboration est de fait compatible avec celle des CGRs de Haber. Toutefois, en vue de démontrer que l'approche du duo surmonte le problème du paradigme, notamment le problème d'étroitesse, nous devons fournir un argument supplémentaire. De fait, Dupré et O'Malley (2009) ne mettent l'accent que sur les caractéristiques métaboliques et reproductrices des entités. Ainsi, nous devons démontrer qu'au sein du cadre théorique qu'ils développent, chaque fonction biologique est considérée comme une caractéristique suffisante afin de conférer l'individualité à l'entité qui l'accomplit.

Nous pouvons soutenir que les différentes fonctions biologiques sont des caractéristiques suffisantes pour conférer l'individualité grâce au fait que chacune de ces fonctions constitue un des effets de la collaboration. Puisque chaque fonction est le résultat d'une activité collaborative entre parties, nous devrions considérer chacune d'elles comme un type spécifique de CGR. Ainsi, chacune de ces fonctions devrait être considérée comme un critère pour conférer la vie à une entité. En effet, cela semble s'accorder avec la position de Dupré et O'Malley puisque ces derniers semblent soutenir qu'il existe différents critères qui peuvent nous permettre de conférer le statut d'être vivant à une entité. Ceci est constatable lorsqu'ils affirment qu'il existe plusieurs processus de vie : "our thesis of multi-modal, interconnected, and overlapping life processes" (2009 p.15). Or, pour Dupré et O'Malley, puisqu'il n'existe pas de réelle autonomie, ce qui est en vie est ce qui accomplit un des processus de vie à travers une activité collaborative. Cette entité est ce qui constitue l'individu, c'est-à-dire le *functional-whole*. Puisqu'il existe différents processus de vie et que l'individualité correspond à l'entité fonctionnelle qui les accomplit, nous devons conclure qu'il existe différents types d'individualité. Chaque entité accomplissant un de ces différents processus de vie constitue donc un individu et se voit conférer le statut d'être vivant en vertu du processus qu'elle accomplit. Nous devons donc conclure que chaque fonction biologique, telle que le métabolisme ou la reproduction, constitue une caractéristique suffisante afin d'attribuer l'individualité à une entité.

Ayant démontré que chaque caractéristique qui confère l'individualité est toujours une caractéristique suffisante, il nous reste uniquement à démontrer que Dupré et O'Malley ne

soutiennent pas que la liste de critères de l'individualité est une « liste fermée ». Comme il a été expliqué, Dupré et O'Malley soutiennent que l'individu est issu d'une collaboration pour des raisons évolutives. Cela est très clair lorsqu'ils abordent l'exemple des organites, notamment les mitochondries (Dupré and O'Malley 2009 p.5-6). Ces dernières étaient des bactéries individuelles qui vivaient en grande proximité avec les cellules d'eucaryotes jusqu'à ce que la plupart de leur ADN migre au noyau de la cellule (Dupré and O'Malley 2009 p.5). À travers l'utilisation que Dupré et O'Malley font de ces exemples il nous est possible de constater que le duo considère que les interactions entre parties, c'est-à-dire la collaboration, peuvent mener à des nouveaux types d'interactions et à des processus qui confèrent l'individualité à des nouveaux types d'entités. Il nous est ainsi possible de conclure que Dupré et O'Malley n'excluent pas la possibilité que des nouveaux critères d'individualité puissent surgir avec le temps⁸⁷.

En tirant les conclusions logiques des arguments avancés par Dupré et O'Malley dans *Varieties of living things*, nous démontrons que la théorie de l'individualité qu'ils proposent est susceptible de rentrer dans le cadre théorique nécessaire en vue de surmonter les problèmes soulevés par Haber (2013). De fait, puisque nous sommes en mesure de fournir une interprétation de l'approche de Dupré et O'Malley (2009) qui nous permet de considérer chaque caractéristique qui confère l'individualité comme une caractéristique suffisante et de garder la liste de ces caractéristiques ouverte à ce que d'autres caractéristiques puissent s'y ajouter, cette approche permet de répondre à la critique d'étroitesse.

4.3 Les avantages de l'approche méréologique

L'approche méréologique de l'individualité n'est pas préférable à l'approche thermodynamique de Turner uniquement parce qu'elle surmonte le problème du paradigme. L'approche que nous développons en nous inspirant de Dupré et O'Malley (2009) nous permet aussi de surmonter certains problèmes que nous retrouvons chez Turner tout en prenant en compte l'aspect central de sa pensée : le fait que l'individu consiste en l'ensemble M .

⁸⁷ Nous parlons principalement des fonctions métaboliques et reproductrices dans notre analyse puisque ce sont les fonctions abordés par Dupré et O'Malley. Toutefois, il se pourrait que, suite à une étude empirique, les relations biologiques auxquelles nous soyons obligés de considérer en tant que CGR soient d'autres que le métabolisme et la reproduction.

michaelseni/Termitomyces/termitière en fonction du rôle que la structure abiotique qu'est la termitière joue dans l'accomplissement des fonctions homéostatiques de cette entité. Afin de démontrer cela nous devons d'abord apporter une critique à l'approche de Dupré et O'Malley (2009) et expliquer comment notre approche méréologique se distingue de la leur afin d'esquiver cette critique.

Dupré et O'Malley affirment qu'ils ne tentent pas de définir ce qu'est la vie (2009 p.1). Selon eux, ils fournissent plutôt une des caractéristiques de la vie (2009 p.14). Toutefois, puisque selon leur approche l'individu correspond à l'entité qui est en mesure d'accomplir une des fonctions biologiques à travers la collaboration de ses parties, ils n'instaurent pas la collaboration comme une des caractéristiques de la vie; ils instaurent la collaboration comme une caractéristique nous permettant d'identifier une vie individuelle⁸⁸. Ceci est problématique parce qu'ils mettent l'accent sur la capacité d'une entité à accomplir toutes ses fonctions afin de lui attribuer l'individualité. Or, plusieurs entités ne sont pas en mesure d'être pleinement fonctionnelles sans la contribution de certaines parties abiotiques, comme par exemple le biofilm. Le fait de considérer de telles entités qui constituent des *functional-wholes* en tant qu'entités vivantes pose problème, car cela signifie que leurs parties abiotiques, comme l'EPS, sont également en vie. Afin d'éviter que ce problème engendré par Dupré et O'Malley soit importé dans l'approche méréologique, nous préférons abandonner la tentative de définir la vie en vue de nous concentrer uniquement sur la question de l'individualité et sur la fonctionnalité.

Il est important d'explicitement cette distinction entre l'approche de Dupré et O'Malley et la nôtre, car en développant une approche qui se concentre uniquement sur la fonctionnalité, nous sommes en mesure de surmonter un problème présent chez Turner. En mettant l'accent sur la fonctionnalité et l'interaction entre parties, nous pouvons attribuer l'individualité à l'association *M. michaelseni/Termitomyces*/termitière et ne pas exclure le rôle que la termitière joue dans le fonctionnement de cette entité tripartite. Ceci constitue une des idées centrales de la thèse homéostatique de l'organisme étendu de Turner. Le problème de Turner que nous surmontons en adoptant cette approche est celui critiqué par Bouchard (2009, 2013). Comme il a été expliqué dans le deuxième chapitre, Bouchard (2009, 2013) critique Turner (2000a,

⁸⁸ Nous avons déjà évoqué cette ambiguïté plus tôt dans ce chapitre.

2013) sur le fait que ce dernier confère une importance trop grande aux termites et néglige le rôle fonctionnel des *Termitomyces* dans son analyse de la termitière en tant qu'organisme étendu. Nous avons avancé que cette critique ne s'appliquait qu'à la deuxième et troisième partie du corpus de Turner, c'est-à-dire ses écrits de 2007 à 2013 et non à la première partie du corpus de Turner qui inclut d'ailleurs son œuvre de 2000⁸⁹. Quoique la question du termito-centrisme de Turner dans la première partie de son corpus demeure peut-être ouverte, ce physiologiste ne peut échapper à cette critique lorsqu'elle est adressée à ses œuvres postérieures à 2007. Toutefois, étant donné que l'approche méréologique met l'accent sur la fonctionnalité issue d'une interaction entre parties, nous ne sommes pas susceptibles de négliger le rôle joué par les *Termitomyces* dans l'accomplissement des fonctions homéostatiques de l'entité *M. michaelsoni/Termitomyces/termitière*.

L'autre problème auquel l'approche thermodynamique de Turner est sujette, mais que notre interprétation de Dupré et O'Malley réussit à éviter, est celui de la définition de la vie. Dans le deuxième chapitre nous avons expliqué qu'en se basant sur la caractéristique thermodynamique des organismes, Turner définit la vie comme une différence énergétique entre un environnement homéostatique et son environnement extérieur⁹⁰. Cette définition est toutefois beaucoup trop large et nous oblige à considérer comme vivant des environnements auxquels nous n'aurions normalement pas tendance à conférer le statut de vivant. De fait, selon la définition du vivant fournie par Turner, une pièce dont le chauffage est régulé par un thermostat en vue de rester à la même température serait considérée comme une entité vivante. Or, pour l'approche que nous proposons, les exemples d'entités homéostatiques clairement non-vivantes ne sont pas un problème. En effet, comme notre approche est fondée sur celle de Dupré et O'Malley (2009), l'interaction entre les parties qui constituent l'individu a une justification évolutionnaire. Si ces parties collaborent entre elles, c'est parce qu'elles ont évolué de manière codépendante en raison du fort taux d'interaction qu'elles avaient dans le passé. Ainsi, puisque la pièce chauffée n'est pas le résultat d'une collaboration qui existe pour des raisons évolutionnaires, cet exemple ainsi que les autres de ce type ne constituent pas des cas problématiques pour notre approche.

⁸⁹ Cf. p.34

⁹⁰ Cf. p.26

En soulevant ce deuxième problème présent dans l'approche de Turner, il nous est possible de constater que la termitière de *M. michaelsoni* et le biofilm, entités centrales respectivement dans les oeuvres de Turner et de Dupré et O'Malley, sont analogues. De fait, des problèmes semblables concernant la définition de la vie se retrouvent autant chez le physiologiste que chez Dupré et O'Malley. Ceci est dû au fait que les deux entités ne sont pleinement fonctionnelles que lorsque leurs parties abiotiques contribuent aux fonctions qu'elles accomplissent. En ce sens, la critique que Bouchard (2009, 2013) adressait à Turner pourrait également être adressée à Dupré et O'Malley (2009) si au lieu de parler de termito-centrisme nous parlons de bactério-centrisme. En effet, Dupré et O'Malley (2009) développent une approche basée sur la fonctionnalité, mais négligent le rôle joué par la structure abiotique du biofilm dans le plein fonctionnement de celui-ci.

En soutenant l'approche méréologique, nous sommes donc capables de surmonter le problème du paradigme ainsi que deux problèmes qui touchent l'ensemble des œuvres de Turner, tout en tenant en compte l'aspect central de la pensée de Turner : l'individu consiste en l'ensemble *M. michaelsoni/Termitomyces*/termitière en fonction du rôle que la structure abiotique joue dans la fonctionnalité de cette entité. Or, puisque la termitière et le biofilm sont analogues en raison de leurs structures abiotiques, en surmontant les critiques qui sont adressées à Turner, nous surmontons également ces critiques applicables à Dupré et O'Malley (2009).

Conclusion

Dans le dernier chapitre de ce mémoire, nous avons abordé la théorie de l'individualité développée par Dupré et O'Malley en tant qu'exemple d'une théorie capable de surmonter les problèmes exposés. Afin de démontrer que la théorie de l'individualité développée par Dupré et O'Malley est effectivement capable d'éviter ces problèmes, nous avons dû différencier les arguments pour l'individualité des biofilms qu'ils proposent dans leur article *Size doesn't matter* et *Varieties of living things* puisque l'argument de 2007 consiste en une approche par sélection. Par la suite, en tirant les conclusions logiques de l'approche qu'ils développent dans *Varieties of living things*, nous avons fourni une interprétation de Dupré et O'Malley (2009) qui consistait en une thèse plus forte que celle qu'ils souhaitaient développer. Cette interprétation, que nous avons nommée approche méréologique, se distingue de la thèse faible

en ce qu'elle soutient que l'individu est constitué d'une association collaborative entre parties plutôt qu'une collaboration entre *lineage-forming entities*. En démontrant que l'approche méréologique considère que chaque critère qui confère l'individualité est un critère suffisant et que cette approche demeure ouverte à accepter que des nouveaux types d'individualité, autres que ceux qui seraient établis, puissent être inclus au sein de son cadre théorique, nous avons conclu que cette approche surmontait effectivement le problème du paradigme.

Nous avons ensuite développé davantage l'approche méréologique en soulevant certaines critiques qui pouvaient être adressées à Dupré et O'Malley (2009) et en répondant à celles-ci. Cela nous a permis d'explicitier à quel point les biofilms et les termitières des *M. michaelsoni* sont des structures analogues. En abandonnant le projet de la définition du vivant afin de se concentrer exclusivement sur la fonctionnalité des individus, nous avons démontré que notre approche nous permet de surmonter deux problèmes présents chez Turner. D'une part, notre approche nous permet de surmonter la critique de Bouchard (2009, 2013) qui soulève d'ailleurs un problème également présent chez Dupré et O'Malley : la négligence du rôle que certaines parties jouent dans la pleine fonctionnalité de certaines entités. D'autre part, nous avons pu éviter la définition du vivant beaucoup trop large fournie par Turner. Ainsi, nous avons démontré que l'approche méréologique que nous développons constitue une théorie écologique de l'individualité capable de surmonter le problème du paradigme tout en prenant en compte l'aspect central de l'approche thermodynamique de l'organisme étendu : l'individu consiste en l'association termites/champignons/termitière.

Conclusion

Dans ce mémoire, une question nous a servi de fil conducteur à notre analyse : est-il possible de développer une théorie de l'individualité biologique qui tienne compte des conclusions importantes de la théorie de Turner sans pour autant être sujette aux multiples problèmes de l'approche de ce dernier? Comme nous l'avons déjà mentionné, la conclusion de Turner que nous considérons importante est la considération qui est attribuée à la partie abiotique environnementale dans le fonctionnement des individus ainsi que la redéfinition de l'individu que celle-ci entraîne. En essayant de répondre à cette question, nous avons également soulevé une autre question qui ne fût pas explicitement traitée, mais dont les enjeux conceptuels, quoique souvent escamotés, ont surplombé l'ensemble de notre analyse. La deuxième question dont nous avons tenté d'apporter une réponse est une question épistémologique centrale à la théorisation de l'individualité en philosophie de la biologie : quelles conditions une théorie de l'individualité a-t-elle besoin de remplir afin d'être adéquate, et pourquoi?

Le premier chapitre a servi d'introduction et a pour but de fournir le contexte dans lequel se développa la position de Turner. Pour accomplir ce but, nous avons expliqué en quoi consistait la question de l'individualité biologique et pourquoi celle-ci était problématique. Afin d'exemplifier le débat sur l'individualité et les tensions inhérentes aux différentes approches concernant cette question, nous avons abordé le débat entre l'approche génocentriste du phénotype étendu et la théorie de la construction de niche (CN). L'opposition entre ces deux théories est due à plusieurs raisons. Selon la théorie génocentriste de Dawkins, les modifications environnementales faites par les organismes et bénéficiant à ces derniers sont considérées autant des effets phénotypiques que les membres de leurs corps. Toutefois, malgré l'extension de la définition de l'organisme, Dawkins continua à soutenir que la flèche causale du processus sélectif qui agit sur les organismes est la même que celle du processus de sélection naturelle darwinien, négligeant ainsi le rôle écologique qui peut être jouée par le phénotype étendu. Contrairement à Dawkins, la CN soutient que l'extension des frontières organisationnelles au-delà du corps implique que le processus sélectif soit soumis à une causalité cyclique. En effet, selon l'approche de la CN, puisque l'organisme modifie son

environnement, en plus d'avoir l'environnement qui influence le gène à travers les pressions de sélection, le gène influence également l'environnement en modifiant les pressions de sélection qui agissent sur lui. Ainsi, il n'y a pas que l'organisme qui est bien adapté à son environnement, il est également possible d'avoir un environnement bien ou mal adapté à l'organisme. Selon cette conception du processus sélectif, le gène ne serait pas la seule unité de sélection puisque l'environnement, ayant eu ses pressions de sélection modifiées, pourrait également être une unité d'hérédité. La théorie de la CN et du phénotype étendu sont ainsi incompatibles et puisque chacune de ces théories détient une vision différente de la manière dont le processus sélectif est opérée et sur quelle entité il agit, elles détiennent différentes définitions de l'individualité.

Ayant exposé le contexte dans lequel Turner développa son approche, nous avons entamé le deuxième chapitre. Dans ce dernier, notre visée consistait à présenter la pensée de Turner. Or, ce physiologiste apporta des changements majeurs à son approche au long de sa carrière. Dans la visée d'exposer la pensée de Turner, nous avons donc dû démontrer l'évolution de la théorie de ce dernier. Pour ce faire, nous avons partagé son corpus en trois parties desquelles seules les deux premières furent traitées, puisque c'est dans ces parties qu'il fait un travail théorique.

Dans la première partie de son corpus, Turner développe en détail la théorie de l'organisme étendu qui, en expliquant les fonctions des organismes à travers la thermodynamique, tente de réconcilier l'approche du phénotype étendu de Dawkins à la théorie de la CN. En se fondant sur les lois de la thermodynamique, Turner définit l'organisme en tant qu'un environnement homéostatique circonscrit par une barrière adaptative qui, à travers la canalisation d'énergie et de matière, permet un travail de maintien d'ordre afin que les fonctions physiologiques organismiques persistent. Puisque l'organisme est considéré en tant qu'un environnement homéostatique, sa caractéristique principale consiste en une différence énergétique avec l'environnement. Étant donné cette définition de l'organisme, toute partie qui contribue au processus homéostatique d'un organisme doit être comprise en tant qu'une partie de celui-ci, au même titre qu'un organe ou qu'un phénotype. Afin de démontrer comment cette théorie peut réconcilier le génocentrisme à la CN, Turner aborde plusieurs exemples différents, dont le plus approfondi est celui de la termitière des *M. michaelseni* et des *Termitomyces*. Puisque l'homéostasie sociale des *M. michaelseni* et des

Termitomyces est accomplie grâce à la termitière, il existe une grande différence énergétique entre la termitière et l'environnement, menant ainsi Turner à conclure que l'environnement délimité par cette structure abiotique est un environnement vivant et qu'ainsi la termitière est un organe étendu. Or, étant donné que les *M. michaelseni* aussi bien que les *Termitomyces* bénéficient de cette structure, Turner conclut que la termitière n'est pas un organe étendu à une des deux entités particulières. En effet, selon Turner, la termitière est un organe étendu qui fait partie de l'entité symbiotique *M. michaelseni/Termitomyces*. Cette dernière serait ainsi un superorganisme dont l'ensemble de ses gènes seraient sélectionnés conjointement. Selon Turner, cette position réconcilie le génocentrisme et la CN, car, d'une part, elle considère que les gènes sont la seule unité de sélection et que la structure abiotique est un équivalent du phénotype étendu dans la mesure où la structure extérieure à l'organisme peut aider les gènes de l'organisme à se propulser aux générations postérieures. D'autre part, la théorie de Turner soutient l'existence d'unités d'hérédité écologiques. Or, en soutenant cela Turner aboutit à une incohérence puisque s'il admet l'existence d'unités d'hérédités écologiques, alors le gène ne peut pas être la seule unité de sélection. De plus, comme la théorie de Turner admet également que le processus sélectif puisse suivre une causalité cyclique et qu'un locus génétique codant pour un phénotype de CN puisse affecter un locus génétique d'une autre espèce, la théorie de Turner était beaucoup plus proche de la CN que du génocentrisme de Dawkins.

Puisque Turner tenta de développer son approche en réconciliant deux théories incompatibles, la position de ce dernier était sujette à plusieurs incohérences. Ceci obligea Turner à apporter plusieurs modifications à sa théorie. Ainsi, dans la deuxième partie du deuxième chapitre nous nous sommes penchés sur la deuxième approche développée par Turner et nous avons exposé comment, selon le physiologiste, les *Bernard machines* rendent l'homéostasie des organismes téléologique, impliquant ainsi que l'évolution est guidée par la téléologie. En soutenant une telle théorie, Turner fut obligé de renoncer au génocentrisme puisque l'adoption du concept de *Bernard machine* impliquait que des unités d'hérédité écologiques pouvaient exister. Turner assumait ainsi que son approche était plus proche de la CN et rejeta le génocentrisme. Toutefois, en raison de la téléologie que le concept de *Bernard machine* imputa à la nature, Turner fût également obligé de se distancier de la CN. De plus, la

téléologie que le concept de *Bernard machine* impute à la nature emmena Turner à adopter une argumentation fort problématique et fallacieuse.

Dans le chapitre suivant, notre tâche fût double. Premièrement, nous avons révélé les trois erreurs commises par Turner dans *The Tinkerer's Accomplice* (2007). Pour ce faire, nous avons mis au jour les erreurs que Gould et Lewontin critiquent chez les adaptationnistes (1979) dans le but de démontrer que les erreurs commises par Turner sont les mêmes que celles critiquées par le duo : inversions (l'*explanans* fait référence à un effet de l'*explanandum*), confusion entre raison d'être et fonction, généralisation hâtive. Par la suite, nous avons expliqué en quoi consistait le problème du paradigme soulevé par Haber (2013) et quelles sont les différentes erreurs qu'il peut causer, c'est-à-dire l'imprécision et l'étroitesse. À travers notre analyse, nous avons démontré que le problème du paradigme est un effet d'une méthodologie erronée. Cette dernière consiste à adopter une approche normative des fonctions biologiques. Dans ce cadre méthodologique, toute observation doit nécessairement cadrer dans la théorie et, par conséquent, cette approche ne fournit pas une analyse de la façon dont la nature est. En effet, les approches normatives des fonctions biologiques sont des approches téléologiques qui fournissent des analyses de comment, selon eux, la nature doit être. Ayant démontré cela, nous avons été en mesure de faire le pont entre le problème du paradigme et la théorie développée dans la deuxième partie du corpus de Turner. La raison en est que, les critiques soulevées par Gould et Lewontin sont des conséquences de théories qu'ils qualifient de panglossiennes, c'est-à-dire de théories fonctionnelles à portée normative. Ainsi, puisque nous avons déjà démontré que Turner commettait les mêmes erreurs que celles décrites par Gould et Lewontin, nous avons pu conclure que Turner était sujet au problème du paradigme.

La deuxième tâche qui nous occupa dans le troisième chapitre consista dans le développement du cadre théorique auquel une théorie avait besoin de se conformer afin de surmonter le problème du paradigme. Puisque le but de ce mémoire consistait à sauver certaines notions développées par Turner, sans pour autant être sujet aux problèmes que nous trouvons dans la théorie de ce dernier, il nous fallait être en mesure de surmonter le problème du paradigme. Or, le problème du paradigme, en raison de l'aspect d'imprécision et d'étroitesse, semblait s'appliquer à toute théorie qui aurait des concepts bien définis. Il était ainsi difficile de concevoir à quoi ressemblerait une théorie susceptible de surmonter ce problème. Toutefois, en étudiant la réponse que Haber apporta au problème du paradigme

avec sa notion de CGR, nous avons été en mesure d'approfondir notre analyse de ce problème et démontrer comment il serait possible de développer une théorie qui le surmontait. En effet, nous avons démontré qu'afin de surmonter le problème du paradigme, il serait nécessaire de développer une théorie qui considérerait chacun des attributs qui pourraient conférer l'individualité à une entité en tant que condition suffisante de l'individualité. De plus, il faudrait également que la liste comprenant ces attributs de l'individualité demeure toujours ouverte à ce que d'autres attributs puissent être inclus dans cette liste. Ceci constitue ainsi la réponse à la problématique épistémologique que nous avons soulevée au début de cette conclusion. Soutenir que la liste des attributs de l'individualité doit demeurer ouverte soulève toutefois un autre problème. Puisqu'il est toujours possible d'introduire des nouveaux attributs de l'individualité dans cette liste, il semblerait qu'une théorie développée en fonction du cadre que nous avons exposé ne pourrait pas être performative en sciences et que la réponse de la question de l'individualité biologique ne pourrait jamais être complète.

C'est sur la base de cette question que nous avons débuté le quatrième et dernier chapitre de ce mémoire. Le but de ce chapitre consistait à développer une théorie de l'individualité qui surmontait le problème du paradigme et qui réussissait également à prendre en compte le rôle que la partie abiotique joue dans la fonctionnalité des individus. Pour ce faire, nous avons introduit la théorie de l'individualité de Dupré et O'Malley. Nous visions donc à démontrer comment, en apportant des légers changements à la théorie de ces derniers, il nous était possible d'avoir une théorie qui nous permettait d'atteindre notre but. Toutefois, à la lumière du problème du paradigme, nous avons conclu que Dupré et O'Malley avaient en fait deux théories différentes de l'individualité. La première (O'Malley and Dupré 2007) consistait en une approche par sélection et était ainsi sujette au problème du paradigme. Ainsi, c'est seulement en fonction de leur deuxième théorie de l'individualité (Dupré and O'Malley 2009) que nous avons développé notre approche.

Nous avons soutenu que, dans leur texte de 2009, Dupré et O'Malley avançaient deux thèses différentes : une thèse faible et une thèse forte. Nous nous sommes penchés sur la thèse forte, que nous avons qualifiée d'approche méréologique, afin de démontrer comment celle-ci surmontait le problème du paradigme. En effet, selon cette thèse, l'individu est constitué par la collaboration des différentes parties qui le constituent. Puisque l'individu peut être issu de différents types de collaboration, nous avons conclu qu'il peut y avoir différents types

d'individualité et que chacun de ces types était un attribut suffisant de l'individualité. De plus, puisque Dupré et O'Malley considèrent que de nouveaux types d'individus peuvent surgir grâce à l'évolution, ils n'excluent pas la possibilité que des nouveaux attributs de l'individualité soient rajoutés à la liste des propriétés pouvant définir l'individualité. Ainsi, cette théorie est capable de surmonter le problème du paradigme.

L'approche méréologique est également en mesure de prendre en compte les aspects que nous considérons importants dans la théorie de Turner puisque, dans cette approche, nous délaissions la tentative de définir la vie et nous nous penchons uniquement sur l'aspect fonctionnel de l'individualité. Sur ce point, nous nous distancions de ce qui a été proposé par Dupré et O'Malley. Toutefois, en nous penchant uniquement sur la fonctionnalité, nous évitons le problème de la définitions de la vie qui se retrouve chez Dupré et O'Malley (2009) ainsi que chez Turner. En plus, en nous penchant uniquement sur l'aspect fonctionnel des individus, nous ne négligeons pas le rôle que les parties abiotiques jouent dans le plein fonctionnement de l'entité, ce qui constituait la critique faite par Bouchard (2009, 2013). Ainsi, il nous est possible, grâce à notre approche méréologique, de soutenir le point central de la thèse thermodynamique de l'organisme étendu : l'individu consiste en l'entité tripartite termites/champignons/termitière.

Nous devons toutefois expliciter une réponse que nous n'avons abordée à date que de manière indirecte; celle de la performativité scientifique de notre approche. En effet, le fait de soutenir que la liste des attributs de l'individualité doit demeurer ouverte et que de nouveaux types d'individualité peuvent toujours être rajoutés à cette liste semble problématique puisque cela signifie que la réponse à la question de l'individualité ne serait jamais complète. Or, comme nous avons vu, l'approche de Dupré et O'Malley (2009) se conforme au critère de la liste ouverte puisqu'elle soutient que la collaboration entre entités, au fil des générations, peut mène à l'évolution de nouveaux individus. Ainsi, soutenir que la liste des attributs de l'individualité doit demeurer une liste ouverte n'est pas problématique puisque cela se conforme à ce qui semble être conclu par les études évolutionnaires : l'évolution crée des nouveaux individus. En soutenant que la liste des attributs de l'individualité doit demeurer ouverte, il nous sera donc possible d'accommoder les nouveaux types d'individus susceptibles d'émerger ainsi que leurs nouvelles propriétés. L'ouverture de la liste consiste donc en une évolutivité ouverte dans le temps. Même si la liste pourrait être considérée temporairement

fermée, ce qui serait le cas si tous les types d'individualité étaient connus, ultimement cette liste demeure ouverte.

L'adoption de l'approche méréologique nous permet de surmonter plusieurs problèmes, mais elle ouvre également la voie à plusieurs autres questionnements. En effet, comme nous avons déjà mentionné, les différents types d'attributs de l'individualité demeurent à être déterminés par des recherches empiriques. En fournissant un domaine de recherche précis aux sciences biologiques, l'approche méréologique se distancie donc de certaines approches en philosophie de la biologie qui ne sont presque qu'exclusivement métaphysiques en raison du fait qu'elles nous mènent à développer une ontologie des processus⁹¹. Ainsi, découvrir les différents types d'individus, comment ils participent au processus évolutif et comment ils s'agencent entre eux au sein d'un même organisme est une question qui, comme la liste des attributs de l'individualité, demeure ultimement ouverte.

⁹¹ Dupré et O'Malley (2009) est un exemple d'une telle approche.

Bibliographie

- Aristote (1993). De l'âme. R. Bodéüs. Paris, Garnier Flammarion: 292.
- Aristote (2003). Du ciel. P. Moraux. Paris, Les Belles Lettres: 167.
- Bapteste, E., et al. (2004). "Phylogenetic reconstruction and lateral gene transfer." Trends in microbiology **12**(9): 406-411.
- Bapteste, E., et al. (2012). Philosophy and evolution: minding the gap between evolutionary patterns and tree-like patterns. Evolutionary Genomics, Springer: 81-110.
- Bapteste, E., et al. (2009). "Prokaryotic evolution and the tree of life are two different things." Biol Direct **4**(1): 34.
- Batra, L. R. and S. W. Batra (1966). "Fungus-growing termites of tropical India and associated fungi." Journal of the Kansas Entomological Society: 725-738.
- Blackmore, S. (2000). The meme machine, Oxford University Press.
- Bouchard, F. (2008). "Causal processes, fitness, and the differential persistence of lineages." Philosophy of science **75**(5): 560-570.
- Bouchard, F. (2009). "Understanding colonial traits using symbiosis research and ecosystem ecology." Biol Theory **4**(3): 240-246.
- Bouchard, F. (2013). What Is a Symbiotic Superindividual and How Do You Measure Its Fitness? From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality: 243.
- Bouchard, F. (2014). "Ecosystem evolution is about variation and persistence, not populations and reproduction." Biological Theory.
- Bouchard, F. and A. Rosenberg (2004). "Fitness, probability and the principles of natural selection." The British journal for the philosophy of science **55**(4): 693-712.
- Boyd, R. (1999). "Kinds, complexity and multiple realization." Philosophical Studies **95**(1): 67-98.
- Caldwell, D. and J. Costerton (1996). "Are bacterial biofilms constrained to Darwin's concept of evolution through natural selection?" Microbiologia (Madrid, Spain) **12**(3): 347-358.
- Clarke, E. (2010). "The problem of biological individuality." Biological Theory **5**(4): 312-325.

- Clarke, E. (2012). "Plant individuality: a solution to the demographer's dilemma." Biology & Philosophy **27**(3): 321-361.
- Crick, F. (1981). Life itself: its origin and nature. New York, Simon and Schuster.
- Crick, F. H. (1958). On protein synthesis. Symposia of the Society for Experimental Biology.
- Dangerfield, J., et al. (1998). "The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer." Journal of Tropical Ecology **14**(4): 507-520.
- Darwin, C. (1859). L'origine des espèces. Paris, GF Flammarion.
- Darwin, C. (1881). The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits, J. Murray.
- Dawkins, R. (1976). Le Gène égoïste, éditions Odile Jacob.
- Dawkins, R. (1989). The Extended Phenotype, Oxford University Press.
- Dawkins, R. (2004). "Extended phenotype—but not too extended. A reply to Laland, Turner and Jablonka." Biology and Philosophy **19**(3): 377-396.
- De Duve, C. (1991). Blueprint for a cell: the nature and origin of life, N. Patterson Burlington, NC.
- Donlan, R. M. (2002). "Biofilms: microbial life on surfaces." Emerging infectious diseases **8**(9): 881-890.
- Doolittle, W. F. (1999). "Phylogenetic classification and the universal tree." Science **284**(5423): 2124-2128.
- Dupré, J. (2012a). Processes of life: essays in the philosophy of biology, Oxford University Press.
- Dupré, J. (2012b). Postgenomic Darwinism. Processes of Life: essays in the philosophy of biology. Oxford University Press: 143-160.
- Dupré, J. and M. A. O'Malley (2009). "Varieties of living things: life at the intersection of lineage and metabolism." Philosophy & Theory in Biology **1**: 1-25.
- Dworkin, M. (1996). "Recent advances in the social and developmental biology of the myxobacteria." Microbiological reviews **60**(1): 70-102.
- Eberhard, W. G. (1980). "Evolutionary consequences of intracellular organelle competition." Quarterly Review of Biology: 231-249.

Ehlers, L. J. (2000). Gene transfer in biofilms. Community structure and cooperation in biofilms, Cambridge; Cambridge University Press; 1999: 215-256.

Ehrlich, G. D., et al. (2010). "The distributed genome hypothesis as a rubric for understanding evolution in situ during chronic bacterial biofilm infectious processes." FEMS Immunology & Medical Microbiology **59**(3): 269-279.

Eisenbach, M. (2004). Chemotaxis. London, Imperial College Press.

Ereshefsky, M. (2007). "Foundational issues concerning taxa and taxon names." Systematic Biology **56**(2): 295-301.

Ereshefsky, M. and M. Pedroso (2013). "Biological individuality: the case of biofilms." Biology & Philosophy: 1-19.

Ereshefsky, M. and M. Pedroso (à paraître). What Biofilms Can Teach Us About Individuality. Individuals across sciences. A. Guay and T. Pradeu, Oxford University Press.

Flemming, H.-C. and J. Wingender (2010). "The biofilm matrix." Nature Reviews Microbiology **8**(9): 623-633.

Gerstein, M. B., et al. (2007). "What is a gene, post-ENCODE? History and updated definition." Genome research **17**(6): 669-681.

Godfrey-Smith, P. (1998). Complexity and the Function of Mind in Nature, Cambridge University Press.

Godfrey-Smith, P. (2009). Darwinian populations and natural selection, Oxford University Press.

Gould, S. J. (1990). Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History, Hutchison Radius.

Gould, S. J. (1993). Fulfilling the spandrels of world and mind. Understanding scientific prose. J. Selzer, The University of Wisconsin Press: 310-333.

Gould, S. J. (2010). The panda's thumb: More reflections in natural history, WW Norton & company, première publication 1980.

Gould, S. J. and R. C. Lewontin (1979). "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme." Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences **205**(1161): 581-598.

Grassé, P.-P. (1959). "La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. la théorie de la stigmergie: Essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs." Insectes Sociaux **6**(1): 41-80.

Haber, M. (2013). Colonies are Individuals: revisiting the superorganism revival. From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality, The MIT Press.

Hall-Stoodley, L., et al. (2004). "Bacterial biofilms: from the natural environment to infectious diseases." Nature Reviews Microbiology **2**(2): 95-108.

Hamilton, W. D. (1964). "The genetical evolution of social behaviour. I." Journal of theoretical Biology **7**(1): 1-16.

Hull, D. L. (1976). "Are species really individuals?" Systematic Biology **25**(2): 174-191.

Hull, D. L. (1978). "A matter of individuality." Philosophy of science: 335-360.

Hull, D. L. (1980). "Individuality and selection." Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 311-332.

Janzen, D. H. (1977). "What are dandelions and aphids?" The American Naturalist **111**(979): 586-589.

Korb, J. and D. K. Aanen (2003). "The evolution of uniparental transmission of fungal symbionts in fungus-growing termites (Macrotermitinae)." Behavioral Ecology and Sociobiology **53**(2): 65-71.

Laland, K. N. (2004). "Extending the extended phenotype." Biology and Philosophy **19**(3): 313-325.

Laland, K. N., et al. (1999). "Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology." Proceedings of the National Academy of Sciences **96**(18): 10242-10247.

Laland, K. N., et al. (2000). "Niche construction, biological evolution, and cultural change." Behavioral and brain sciences **23**(01): 131-146.

Laland, K. N., et al. (1996). "The evolutionary consequences of niche construction: a theoretical investigation using two-locus theory." Journal of Evolutionary Biology **9**(3): 293-316.

Lewontin, R. C. (1970). "The units of selection." Annual Review of Ecology and Systematics **1**: 1-18.

Lewontin, R. C. (1983). Gene, organism and environment. Evolution from molecules to men. D. S. Bendall, Cambridge University Press.

Lowe, M. and F. A. Barr (2007). "Inheritance and biogenesis of organelles in the secretory pathway." Nature Reviews Molecular Cell Biology **8**(6): 429-439.

- Maturana, H. R. (1975). "The organization of the living: a theory of the living organization." International journal of man-machine studies **7**(3): 313-332.
- Mayr, E. (1983). "How to carry out the adaptationist program?" American Naturalist: 324-334.
- McFall-Ngai, M., et al. (2013). "Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences." Proceedings of the National Academy of Sciences **110**(9): 3229-3236.
- Michod, R. E. (1997). "Cooperation and conflict in the evolution of individuality. I. Multilevel selection of the organism." American Naturalist: 607-645.
- Miller, M. B. and B. L. Bassler (2001). "Quorum sensing in bacteria." Annual Reviews in Microbiology **55**(1): 165-199.
- Neander, K. (1991). "The teleological notion of 'function'." Australasian Journal of Philosophy **69**(4): 454-468.
- O'Malley, M. A. and J. Dupré (2007). "Size doesn't matter: towards a more inclusive philosophy of biology." Biology & Philosophy **22**(2): 155-191.
- O'Malley, M. A., et al. (2010). "The tree of life: introduction to an evolutionary debate." Biology & Philosophy **25**(4): 441-453.
- Odling-Smee, F. (1988). Niche-constructing phenotypes. The role of behaviour in evolution. H. C. Plotkin, MIT Press.
- Odling-Smee, F. J. (2009). Niche Construction in Evolution, Ecosystems and Developmental Biology. Mapping the Future of Biology: Evolving Concepts and Theory. A. M. Barberousse, Michel; Pradeu, Thomas, Springer.
- Odling-Smee, F. J., et al. (1996). "Niche construction." The American Naturalist **147**(4): 641-648.
- Odling-Smee, F. J., et al. (2003). Niche construction: the neglected process in evolution, Princeton University Press.
- Oparin, A. I. and V. G. e. Fesenkov (1961). Life in the Universe. New York, Twayne Publishers
- Park, S., et al. (2003). "Motion to form a quorum." Science **301**(5630): 188-188.
- Pearce, T. (2011). "Ecosystem engineering, experiment, and evolution." Biology & Philosophy **26**(6): 793-812.

Peirce, C. S. (1877). The fixation of belief. Philosophy After Darwin: Classic and Contemporary Readings. M. Ruse, Princeton University Press: 39-49.

Pepper, J. W. and M. D. Herron (2008). "Does biology need an organism concept?" Biological Reviews **83**(4): 621-627.

Pocheville, A. (2010). La niche écologique: concepts, modèles, applications, École Normale Supérieure. **Ph.D.**

Portier, P. (1918). Les symbiotes, Masson Paris.

Pradeu, T. (2012). The Limits of the Self: Immunology and Biological Identity, Oxford University Press.

Queller, D. C. (1995). "The spaniels of St. Marx and the Panglossian paradox: a critique of a rhetorical programme." Quarterly Review of Biology: 485-489.

Queller, D. C. and J. E. Strassmann (2009). "Beyond society: the evolution of organismality." Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **364**(1533): 3143-3155.

Reisner, A., et al. (2006). "Synergistic effects in mixed *Escherichia coli* biofilms: conjugative plasmid transfer drives biofilm expansion." Journal of bacteriology **188**(10): 3582-3588.

Santelices, B. (1999). "How many kinds of individual are there?" Trends in Ecology & Evolution **14**(4): 152-155.

Sapp, J. (1994). Evolution by association: a history of symbiosis, Oxford University Press New York.

Sapp, J. (2005a). "The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology." Microbiology and molecular biology reviews **69**(2): 292-305.

Sapp, J. (2005b). The Bacterium's Place in Nature. Microbial phylogeny and Evolution. J. Sapp, Oxford University Press.

Sapp, J., et al. (2012). "A symbiotic view of life: We have never been individuals." The Quarterly review of biology **87**(4): 325-341.

Schrödinger, E. (1967). What is life?: With mind and matter and autobiographical sketches, Cambridge University Press.

Selzer, J. (1993). Understanding Scientific Prose, The University of Wisconsin Press.

Shapiro, J. A. (1998). "Thinking about bacterial populations as multicellular organisms." Annual Reviews in Microbiology **52**(1): 81-104.

- Sober, E. (1980). "Evolution, population thinking, and essentialism." Philosophy of science: 350-383.
- Sober, E. and R. C. Lewontin (1982). "Artifact, cause and genic selection." Philosophy of science: 157-180.
- Sterelny, K. (2007). Dawkins vs. Gould: survival of the fittest, Icon Books.
- Stoodley, P., et al. (2002). "Biofilms as complex differentiated communities." Annual Reviews in Microbiology **56**(1): 187-209.
- Turner, J. S. (2000a). The extended organism: the physiology of animal-built structures, Harvard University Press.
- Turner, J. S. (2000b). "Architecture and morphogenesis in the mound of *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt)(Isoptera: Termitidae, Macrotermitinae) in northern Namibia." Cimbebasia **16**: 143-175.
- Turner, J. S. (2001). "On the mound of *Macrotermes michaelseni* as an organ of respiratory gas exchange." Physiological and Biochemical Zoology **74**(6): 798-822.
- Turner, J. S. (2004). "Extended phenotypes and extended organisms." Biology and Philosophy **19**(3): 327-352.
- Turner, J. S. (2007). The Tinkerer's accomplice; How Design Emerges From Life, Harvard University Press.
- Turner, J. S. (2011). "Termites as models of swarm cognition." Swarm Intelligence **5**(1): 19-43.
- Turner, J. S. (2013). Superorganisms and Superindividuality. From groups to individuals : Evolution and emerging individuality, The MIT Press.
- Van Regenmortel, M. (2007). "Virus species and virus identification: past and current controversies." Infection, Genetics and Evolution **7**(1): 133-144.
- Van Valen, L. M. (1989). "Three paradigms of evolution." Evolutionary theory **9**(2).
- Varela, F. G., et al. (1974). "Autopoiesis: the organization of living systems, its characterization and a model." Biosystems **5**(4): 187-196.
- Varela, F. J. (1981). "Autonomy and autopoiesis." Self-Organizing Systems: An interdisciplinary approach. Frankfurt and New York: Campus Verlag. pp: 14-24.
- Warren, G. and W. Wickner (1996). "Organelle inheritance." Cell **84**(3): 395-400.

Watson, J. D. and F. H. Crick (1953). "Molecular structure of nucleic acids." Nature **171**(4356): 737-738.

Werndl, C. (2012). "Do Microbes Question Standard Thinking in the Philosophy of Biology? Critical Notice of John Dupré" Processes of Life—Essays in the Philosophy of Biology".

Wilson, E. O. (1971). The insect societies. Cambridge, MA, Harvard University Press.

Wilson, J. A. (2000). "Ontological butchery: organism concepts and biological generalizations." Philosophy of science: S301-S311.

Wilson, R. A. (2005). Genes and the agents of life: The individual in the fragile sciences biology, Cambridge University Press.

Wilson, R. A. and M. Barker (2007). The biological notion of individual **The Stanford Encyclopedia of Philosophy**(URL = <http://plato.stanford.edu/archives/spr2013/entries/biology-individual/>).

Wood, T. and R. Thomas (1989). The Mutualistic Association between Macrotermitinae and *Termitomyces*. Insect-fungus interactions. 14th Symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological Society, 16-17 September 1987 at the Department of Physics Lecture Theatre, Imperial College, London. N. Wilding, N. Collins, P. Hammond and J. Webber, Academic Press: 69-88.

Annexe

Les arguments de Turner dans *The Tinkerer's Accomplice*

Argument α

- 1- Les *Bernard machines* sont des entités téléologiques qui construisent et régulent les environnements.
 - 2- Les environnements vivants (homéostatiques) sont construits par des organismes.
- C [1+2] → 3- Les organismes sont des *Bernard machines*.
- C [1+2+3] → 4- Tous les environnements vivants sont construits par des *Bernard machines*.
- C [1+2+3+4] → 5- Tout processus homéostatique est téléologique.

Argument β

- 1- Le gène a une *fitness*, car il étend son biais dans le futur.
 - 2- Les processus peuvent étendre leur biais dans le futur.
- C [1+2] → 3 Les processus ont une *fitness*.