HAL open science

Nouveaux regards sur l'individualité biologique : autoproduction, composition, transition

Isaac Hernandez

To cite this version:

Isaac Hernandez. Nouveaux regards sur l'individualité biologique : autoproduction, composition, transition. Philosophie. Université Toulouse le Mirail - Toulouse II, 2018. Français. NNT : 2018TOU20052 . tel-02429436v2

HAL Id: tel-02429436

https://theses.hal.science/tel-02429436v2

Submitted on 10 Jan 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université Fédérale
Toulouse Midi-Pyrénées

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par Université de Toulouse 2 Jean Jaurès

Présentée et soutenue par

Isaac HERNANDEZ

Le 5 octobre 2018

Nouveaux regards sur l'individualité biologique : autoproduction, composition, transition

École doctorale et discipline : ALLPH@

Spécialité : Philosophie

Unité de recherche
Equipe de Recherche sur les Rationalités Philosophiques et les Savoirs (ERRaPhiS)

Directeur de Thèse
MIQUEL Paul-Antoine

Jury
SOTO Ana (Rapporteur)
MORENO Alvaro (Rapporteur)
MOSSIO Matteo (Examinateur)
THERAULAZ Guy (Examinateur)
PRADEU Thomas (Examinateur)
MONTEBELLO Pierre (Président du Jury)

Université Toulouse 2-Jean Jaurès
Laboratoire ERRAPHIS

THÈSE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ TOULOUSE JEAN JAURES
Philosophie

Nouveaux regards sur **l'individualité biologique** : autoproduction, composition, transition

HERNANDEZ Isaac

Présentée et soutenue publiquement
Le 05 octobre 2018

Directeur de Recherche
MIQUEL Paul-Antoine, Professeur

JURY
Pierre MONTEBELLO, Professeur, Université de Toulouse II
Alvaro MORENO, Professeur, Universidad del País Vasco
Matteo MOSSIO, Chargé de Recherche CNRS, Université de Paris I, IHPST
Thomas PRADEU, Directeur de Recherche CNRS, Université de Bordeaux
Ana SOTO, Professeur, Tufts University of Boston
Guy THERAULAZ, Directeur de Recherche CNRS, Université de Toulouse III

À Antoine et Elisa

Remerciements

Avant tout, je ne remercierai jamais assez ma famille, qui a vécu stoïquement ce long processus avec moi, malgré toutes les difficultés quotidiennes que cela représentait.

Je voudrais remercier également mon directeur de thèse, Paul-Antoine Miquel, pour sa bienveillance, sa confiance et son soutien inconditionnel. Son accueil et ses qualités humaines ont été déterminants pour mener ce projet à son terme.

Je remercie Matteo Mossio, pour ses analyses méticuleuses qui ont contribué énormément à ma formation en tant que chercheur et à la maturité de ma réflexion.

Je tiens aussi à remercier Pierre Montebello, pour ses conseils très avisés, me montrant une dimension philosophique de mon travail alors encore diffuse pour moi.

Finalement, je remercie toutes les personnes qui ont contribué à la correction de ce texte : Flora, Benoît, Julien, Regis, Laure, Aline, Sébastien.

SOMMAIRE

SOMMAIRE **4**

RESUME **7**

ABSTRACT **9**

INTRODUCTION **11**

CHAPITRE I **21**

L'APPROCHE EVOLUTIONNISTE DE L'INDIVIDU BIOLOGIQUE **21**

1. INTRODUCTION. 22
2. INDIVIDUS, CATÉGORIES, PARTICULIÈRES ET ESSENTIALISME. 24
   2.1 L'individu au-delà son acception logique *25*
   2.2 La notion d'individu chez Aristote *28*
   2.3 De la fixité des espèces à la l'unité de sélection *30*
3. ANALYSE PRÉLIMINAIRE DE LA PROBLÉMATIQUE DE L'INDIVIDU BIOLOGIQUE 33
   3.1 L'individu biologique et le sens commun. *34*
4. L'EXTENSION DE L'INDIVIDU BIOLOGIQUE DARWINIEN 38
   4.1 L'individu biologique darwinien classique *39*
   4.2 L'unité de sélection contemporaine. *42*
   4.3 La formulation contemporaine de la théorie de l'évolution par sélection naturelle .. *45*
   4.4 Le gène en tant qu'individu biologique *47*
      4.4.1 Critique au réductionnisme génétique de Dawkins 50
      4.4.2 Le réplicateur et l'interacteur 53
   4.5 L'espèce en tant qu'individu biologique *55*
      4.5.1 L'espèce en tant qu'individu ; l'argument logique. 56
      4.5.2 L'espèce en tant qu'individu ; l'argument ontologique 58
      4.5.3 La production de lignées évolutives comme condition pour l'individu-espèce .. 61
      4.5.4 L'émergence et cohésion au niveau de l'espèce 63
      4.5.5 Quelques conséquences philosophiques de l'ontologisation de l'espèce 66
   4.6 Le superorganisme en tant qu'individu biologique. *67*
      4.6.1 La structure de la thèse du superorganisme 68
      4.6.2 Le superorganisme et l'unité de sélection darwinienne 72
   4.7 L'écosystème en tant qu'individu biologique. *76*
      4.7.1 Le concept d'individualité faible comme quasi-indépendance 81
      4.7.2 L'écosystème en tant qu'agent d'adaptation. 82
5. CONSIDÉRATIONS FINALES 85

CHAPITRE II **93**

L'APPROCHE AUTOPOIETIQUE DE L'INDIVIDU BIOLOGIQUE **93**

1.INTRODUCTION 94
2. CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'INDIVIDU ONTOGÉNÉTIQUE 96
2.1 De l'individu évolutif à l'individu organisme 96
2.2 Physiologie et individualité. 98
2.3 Immunologie et individualité. 103
3.KANT ET LES SOURCES DE L'AUTONOMIE BIOLOGIQUE 108
3.1 L'organisme chez Kant : ébauches d'un problème épistémique 108
3.2 L'impossibilité d'un Newton du brin d'herbe. 112
3.3 Premières approximations de la notion d'organisme 114
3.4 Les conditions épistémiques pour penser l'organisme. 118
3.5 Dépendance constitutive ; entre un régime causal descendant et ascendant. 125
3.6 Le sens heuristique de la notion de fin naturelle chez Kant. 126
3.7 De Kant à l'autonomie biologique. 129
4. CIRCULARITÉ, AUTO-ORGANISATION ET INDIVIDUALITÉ : NOTIONS PRÉLIMINAIRES POUR PENSER L'INDIVIDU AUTOPOÏÉTIQUE 132
4.1 Circularité 133
4.2 Autodétermination 135
4.3 Auto-organisation 138
5. L'AUTOPOÏÈSE ET L'ORGANISATION DU VIVANT 145
5.1 La logique de l'autopoïèse 148
5.2 Autopoïèse et individualité 154
5.3 Autonomie et clôture opérationnelle 162
5.3.1 La thèse de la clôture 163
5.3.2 Les problèmes de la clôture opérationnelle 170
5.3.3 Clôture de production et co-dépendance 175
5.3.4 Clôture et individualité 179
5.4 Autonomie et ouverture thermodynamique 182
5.4.1 Couplage structural 184
5.4.2 Les sources thermodynamiques. 188
5.4.3 Organisme et agentivité 191
6. CONSIDÉRATIONS FINALES 194

CHAPITRE III 201

LA TRANSITION DE L'INDIVIDUALITÉ 201

1. INTRODUCTION 202
2. LA NOTION DE « TRANSITION ÉVOLUTIVE MAJEURE » 206
3. ÉVOLUTION DE LA COMPLEXITÉ ET HIÉRARCHISATION DU VIVANT. 209
3.1 Quelques notions autour de la complexité du vivant 210
3.2 Hiérarchies et niveaux 215
3.3 Complexité, hiérarchisation et transitions majeures 221
4. D'UNE MULTIPLICITÉ À UNE UNITÉ : LA TRANSITION. 227
4.1 De la sélection individuelle à la sélection de groupes. 228
4.2. De la sélection de groupes à la sélection multiniveau 232
4.3 Quelques interprétations d'une approche multiniveau 237

4.4 De la sélection multiniveau à la constitution d'une hiérarchie *241*
4.4.1 Groupes d'individus et individus. 241
4.4.2 L'harmonie multiniveau et l'hypothèse de la corrélation négative. 247
5. COLLABORATION ET CONFLIT ; DES CONDITIONS POUR L'ÉMERGENCE DE L'INDIVIDU-ORGANISME. 250
5.1 Quelques problématiques de la coopération *253*
5.2 Organismalité *258*
5.2.1 Types de fusion d'organismes 260
5.2.2 Les conditions pour l'organismalité 264
5.2.3 La spécialisation 267
5.3 Transfert de fonctions *271*
5.3.1 Complexification par simplification 275
5.3.2 Redistribution fonctionnelle 277
6. CONSIDÉRATIONS FINALES. 281

CHAPITRE 4 288

L'INDIVIDU ONTOGENETIQUE : ENTRE PRODUCTION ET COMPOSITION 288

1. INTRODUCTION 289
2. ÉBAUCHES D'UNE NOTION COMPOSITIONNELLE DE L'ORGANISME. 291
2.1 D'une composition évolutive à une composition ontogénétique *293*
2.2 Combinant l'individu évolutif et l'individu ontogénétique *297*
2.3 L'idée d'une organismalité ontogénétique *304*
2.3.1 De l'unité de sélection à l'unité de fonction 307
2.3.2 L'agencement de fonctions collectives à l'échelle ontogénétique. 311
2.3.3 Les limites de l'organismalité. 314
3. REPRENDRE LA TRADITION DE L'AUTONOMIE BIOLOGIQUE. 318
3.1 Quelques défis de la clôture organisationnelle *320*
3.2 Analyse de variétés des compositions *324*
3.2.1 Exemple de l'individualité de l'écosystème microbien 326
3.2.2 Exemple de dépendance par des échanges enzymatiques horizontaux et par co-transmission reproductive. 327
4. L'AUTONOMIE BIOLOGIQUE ; AUTOPRODUCTION ET COMPOSITION 329
4.1 Contre la clôture enzymatique d'autoproduction *330*
4.2 Analyse de la clôture de contraintes. *334*
4.3 Fusion de systèmes de contraintes et tendance à la clôture *338*
5. CONSIDÉRATIONS FINALES. 343

CONCLUSION 345

BIBLIOGRAPHIE 352

RESUME

Le thème de l'individuation et de la persistance des entités vivantes constitue l'une des problématiques centrales de la philosophie de la biologie. L'appréhension des différents types d'entités peuplant le monde biologique, ainsi que les efforts pour circonscrire leurs limites, interrogent directement l'ontologie biologique. Dans cette perspective, il convient de s'attarder en tout premier lieu sur la place qu'occupe l'organisme dans la biologie. Dans les sciences du vivant, l'organisme représente traditionnellement l'exemple paradigmatique de l'individu biologique. Toutefois, il est important de souligner que, malgré le lien intuitif entre l'organisme et l'individu, la biologie contemporaine a su faire un usage plus large du concept d'individu. Ainsi, la circonscription de ce qui était appréhendé comme appartenant au vivant a été élargie par la reconnaissance de plusieurs types d'individus biologiques, parmi lesquels nous trouvons non seulement les organismes dits « traditionnels », mais également toute une variété d'entités telles que des protistes, des molécules d'ARN, des prions, des virus et des bactéries de toutes sortes.

Par ailleurs, cette nouvelle vision de l'individu biologique a été utilisée afin d'illustrer les différents niveaux de l'organisation biologique. Cette idée est confirmée par le squelette logique du principe de sélection naturelle, qui s'avère suffisamment abstrait pour être appliqué à tous les niveaux de l'organisation biologique. C'est ainsi que la notion d'unité de sélection est devenue le critère le plus répandu pour définir un individu biologique, soulignant son caractère évolutif. Un individu correspond, selon cette vision, à une entité sujette à la force de la sélection naturelle, dont le pouvoir causal agit sur cette unité en tant qu'ensemble. En ce sens, la discussion porte principalement sur le niveau – gènes, cellules, organismes, superorganismes, espèces, écosystèmes – où la sélection agit, dans lequel l'organisme, en tant qu'exemple paradigmatique d'individu, peut être considéré comme un simple niveau entre une diversité de niveaux de sélection.

Par conséquent, l'extension des limites de l'ontologie biologique a permis, d'une part, d'interroger le concept d'individu en le libérant de la référence à l'organisme, et d'une autre, de relativiser l'importance de l'organisme au sein du discours biologique. Désormais, les philosophes et les biologistes vont s'interroger sur la nécessité d'ériger les organismes en tant que catégorie indispensable pour penser le vivant. Pourtant, nous soutenons que, pour contribuer au développement de la thématique de l'individu biologique, il faut donner voix à

un autre discours sur l'individualité, qui émerge des discussions sur l'ontologie des organismes. C'est vers la tradition systémique qu'il convient de tourner le regard, dans le but d'étendre les recherches sur la nature de l'individualité biologique sous l'angle d'une définition renouvelée de l'organisme.

Notre démarche suppose d'établir une distinction importante entre deux tendances biologiques à propos du problème de l'individu biologique : l'individu darwinien et l'individu ontogénétique. Dans une approche ontogénétique, un individu, loin d'être l'entité qui subit l'action de la sélection, correspond à l'entité qui s'autodétermine au cours de son temps de vie individuel. Ainsi, cette position n'est pas fondée sur une vision évolutionniste hiérarchique dans laquelle l'organisme représente un simple niveau d'analyse entre une pluralité d'individus biologiques. Au contraire, elle repose sur une conception davantage physiologique, centrée sur l'organisation biologique. La question de l'ontologie des organismes prend alors la forme d'une enquête sur la particularité de cette forme de l'individualité biologique qui est, depuis Kant, caractérisée par des objets naturels faits de « choses liées dans l'unité du tout, en étant réciproquement les unes par rapport aux autres cause et effet de leur forme ».

ABSTRACT

The theme about individuation and persistence of living entities is one of the central issues in the philosophy of biology. Embrace the different types of entities inhabiting the biological world, as the tentative to define their limits well, question biological ontology directly. In this perspective, it is important to focus first on the place occupied by the organism in biology. In the life sciences, the organism represents traditionally the paradigmatic example of the biological individual. However, it is important to emphasize that, despite the intuitive connection between the organism and the individual, contemporary biology has been able to make wider use of the concept of the individual. Thus, the contours of what was apprehended as belonging to the living world has been enlarged by the recognition of several types of biological individuals, among which we find not only so-called "traditional" organisms, but also a variety of entities such as protists, RNA molecules, prions, viruses and bacteria of all kinds. In addition, this new vision of the biological individual has been used to illustrate the different levels of biological organization. This idea is confirmed by the logical structure of the principle of natural selection, which is sufficiently abstract to be applied at all levels of biological organization. Thus the notion of “unit of selection” has become the most common criterion as defining a biological individual, emphasizing its evolutionary character. An individual corresponds, according to this vision, to an entity subject to the force of natural selection, whose causal power acts on this unity as a whole. In this sense, the discussion focuses on the level - genes, cells, organisms, superorganisms, species, ecosystems - where selection acts, in which the organism can be considered a simple level between a variety of levels of selection.

Consequently, the extension of the limits of biological ontology allowed, on the one hand, to question the concept of the individual by releasing it from the reference to the organism, and on the other hand, to relativize the importance of the organism within the biological discourse. From there, philosophers and biologists question the necessity of erecting organisms as an indispensable category for thinking about life. However, we argue that, to contribute to the development of biological individuality theme, we must give voice to another discourse on individuality, which emerges from discussions on the ontology of organisms. It is towards the systemic tradition that we must turn our attention, in order to extend research on the nature of biological individuality in the light of a renewed definition of the organism. Thus, we assumes an important distinction between two non-exclusive biological tendencies about

the problem of the biological individual: the Darwinian individual on one side, and the ontogenetic individual on the other.

In an ontogenetic approach, an individual, far from being the entity that undergoes the action of selection during evolutionary time, corresponds to the entity that self-determines during its individual life time. Thus, this approach is not based on a hierarchical evolutionary vision in which the organism represents a simple level of analysis between a plurality of biological individuals. On the contrary, it is based on a more physiological conception, centered on biological organization. The question of the ontology of organisms then takes the form of an inquiry into the peculiarity of this form of biological individuality which is, since Kant, characterized by natural objects made of things related into "the unity of a whole by being reciprocally cause and effect of their form".

INTRODUCTION

Le thème de l'individuation et de la persistance des entités vivantes constitue l'une des problématiques centrales de la philosophie de la biologie. L'appréhension des différents types d'entités peuplant le monde biologique, ainsi que les efforts pour circonscrire leurs limites, soulèvent un des enjeux théoriques majeurs de la discipline. C'est, en effet, l'ontologie biologique qui est directement interrogée par la détermination de ces entités, et par là même, la justification de la biologie en tant que discipline autonome. En ce sens, la problématique de l'individu biologique, de son identification, de sa désignation et de ses limites, émerge inévitablement à partir des questions relatives à l'ontologie du vivant.

Dans cette perspective, il convient de s'attarder en tout premier lieu sur la place qu'occupe l'organisme dans la biologie. En effet, dans les sciences du vivant, l'organisme représente traditionnellement l'exemple paradigmatique de l'individu biologique[1]. Toutefois, il est important de souligner que, malgré le lien intuitif entre l'organisme et l'individu biologique, la biologie contemporaine a su faire un usage plus large du concept d'individu, que ce soit au niveau instrumental et méthodologique ou bien au niveau ontologique. En effet, la biologie contemporaine a démontré que quasiment n'importe quelle partie du monde vivant contient une variété incroyablement diversifiée d'individus, souvent difficilement réductibles aux seuls organismes. Ainsi, la circonscription de ce qui était appréhendé comme appartenant au vivant a été ainsi remise en question par la reconnaissance de plusieurs types d'individus biologiques, parmi lesquels nous trouvons non seulement les organismes dits « traditionnels », mais également toute une variété d'entités telles que des protistes, des molécules d'ARN, des prions, des virus et des bactéries de toutes sortes.

L'extension des limites de l'ontologie biologique a permis d'interroger le concept d'individu en le libérant de la référence à l'organisme. Par ailleurs, cette nouvelle vision de l'individu biologique a été utilisée afin d'illustrer les différents niveaux de l'organisation biologique. Richard Lewontin, dans son article « Units of Selections », souligne ce fait lorsqu'il insiste sur l'idée selon laquelle le squelette logique du principe de sélection naturelle s'avère

[1] Jack A. Wilson, « Ontological butchery: organism concepts and biological generalizations », *Philosophy of Science*, 2000, vol. 67, p. S301-S311.

suffisamment pertinent pour être appliqué à tous les niveaux de l'organisation biologique[2], que ce soient les cellules et les organismes, et jusqu'aux interactions supérieures telles que les espèces et les communautés écologiques. De ce fait, chacune de ces entités est, en somme, devenue un candidat légitime pour illustrer l'individu biologique, et chacune a été traitée comme telle dans les différents domaines des sciences biologiques.

L'effort d'exhaustivité récent dans la prise en compte des différentes facettes du vivant a finalement permis de relativiser l'importance de l'organisme au sein du discours biologique. Désormais, les philosophes et les biologistes vont même jusqu'à s'interroger sur la nécessité d'ériger les organismes en tant que catégorie indispensable pour penser le vivant[3]. Il semblerait en effet qu'il soit possible de faire abstraction de ce concept sans pour autant délaisser les problématiques fondamentales de la biologie[4].

Au-delà du questionnement sur la définition et la place occupée par l'organisme dans la constitution de la biologie en tant que discipline autonome, il convient maintenant de souligner que le thème de l'individualité biologique est devenu fondamental à partir du développement de la théorie de l'évolution et des débats consécutifs à la notion de sélection inhérente à cette théorie. En effet, l'explication évolutionniste requiert des individus –souvent en concurrence– qui constituent des populations en évolution. La pensée évolutionniste introduit également une perspective diachronique. Les individus sont alors conçus comme des produits de l'évolution, et peuvent apparemment être identifiés à de nombreux niveaux de la hiérarchie biologique (au-dessus et au-dessous du niveau de l'organisme)[5]. Ainsi, face à l'apparition de multiples acteurs du vivant, la question de la détermination de l'individu biologique a été traitée la plupart du temps à partir de la notion de « sélection ». Lewontin justifie cette idée lorsqu'il explicite qu'au sein de la structure de l'évolution par sélection naturelle, plusieurs agents sont susceptibles d'être sélectionnés[6]. À cet égard, David Hull définit un individu biologique comme « des entités

[2] Richard C. Lewontin, « The units of selection », *Annual review of ecology and systematics*, 1970, vol. 1, n° 1, p. 1-18.
[3] Kepa Ruiz-Mirazo et al., « Organisms and their place in biology », *Theory in biosciences*, 2000, vol. 119, n° 3-4, p. 209.
[4] John W. Pepper et Matthew D. Herron, « Does biology need an organism concept? », *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2008, vol. 83, n° 4, p. 621-627.
[5] Austin Booth, *Essays on Biological Individuality*, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 2014, 120 p.
[6] R.C. Lewontin, « The units of selection », art cit.

localisées spatiotemporellement, cohésives et continues (des entités historiques) »[7]. L'aspect historique souligné par cette définition nous situe directement dans le temps de l'évolution. Ici, le principe de la sélection naturelle représente la force motrice de l'évolution, cette même force que Darwin annonçait en termes de « lutte pour l'existence » des individus dans un environnement limité en ressources[8]. A partir de la théorie de la sélection naturelle, c'est par conséquent l'approche évolutionniste de l'individualité biologique qui s'est installée de manière dominante au sein des discussions contemporaines sur l'individualité biologique, tandis que la question de l'individu biologique a été saisie, de manière simultanée, en tant qu'une unité de sélection[9].

Sans aucun doute, l'unité de sélection est le critère le plus répandu pour définir un individu biologique, soulignant son caractère évolutif[10]. Un individu correspond, selon cette vision, à une entité sujette à la force de la sélection naturelle, dont le pouvoir causal agit sur cette unité en tant qu'ensemble. Dans ce sens, la discussion porte principalement sur le niveau où la sélection agit, dans lequel l'organisme, en tant qu'exemple paradigmatique d'individu, peut être considéré comme un simple niveau entre une diversité de niveaux de sélection. C'est pour cela que l'importance de penser la sélection au niveau de l'organisme peut être relativisée, parce qu'il est toujours possible d'aller plus loin et de déplacer l'organisme, en mettant l'accent sur l'action causale des gènes qui seraient, selon une vision géno-centriste, la seule unité requise pour que la variation évolutive apparaisse[11]. On peut également faire référence aux composants d'un organisme en affirmant que le cœur, par exemple, en tant que trait individuel, a été sélectionné pour pomper le sang dans l'organisme[12]. On peut ainsi remonter dans les niveaux hiérarchiques de la vie et utiliser la notion d'individu biologique pour désigner des groupes ou des communautés d'organismes qui sont devenus fonctionnellement organisés pour survivre et

---

[7] David L. Hull, « A Matter of Individuality », *Philosophy of Science*, 1978, vol. 45, nº 3, p. 335–360. (spatiotemporally localized cohesive and continuous entities (historical entities))

[8] Charles Darwin, *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou, la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie*, Paris, Flammarion, 2008, p.111.

[9] David L. Hull, « Individuality and selection », *Annual review of ecology and systematics*, 1980, vol. 11, nº 1, p. 311-332 ; Peter Godfrey-Smith, *Darwinian populations and natural selection*, Oxford, Oxford University Press, 2009, 224 p ; Ellen Clarke, « The problem of biological individuality », *Biological Theory*, 2010, vol. 5, nº 4, p. 312-325 ; Robert A. Wilson, *Genes and the agents of life: the individual in the fragile sciences biology*, Cambridge, Cambridge University Press, 2005, 314 p ; Michael T. Ghiselin, « The individual in the Darwinian revolution », *New Literary History*, 1971, vol. 3, nº 1, p. 113-134.

[10] E. Clarke, « The problem of biological individuality », art cit.

[11] Richard Dawkins, *The blind watchmaker: why the evidence of evolution reveals a world without design*, New York, Norton & Company, 1986, 496 p.

[12] Karen Neander, « Les explications fonctionnelles », *Revue philosophique de la France et de l'étranger*, 2009, vol. 134, nº 1, p. 5-34.

se reproduire dans leur environnement, par le processus de la sélection naturelle[13]. Ainsi, face à cette pluralité des acteurs dans le monde vivant, dans lequel il n'y a pas forcément que des organismes[14], le concept d'organisme est obligé de disputer sa place en justifiant sa particularité sur tous les autres acteurs qui composent la variété du vivant, au risque de disparaître en tant que concept indispensable[15]. Par conséquent, l'un des résultats d'une approche sélectionniste sur l'individualité biologique est bien la banalisation de la place de l'organisme dans le discours biologique, ce qui a précipité la dilution de son ontologie.

Or, nous pensons, au contraire, que pour contribuer à développer la thématique de l'individu biologique, nous devons donner voix à un autre discours biologique sur l'individualité qui émerge des discussions sur l'ontologie des organismes. Pour cela, il est indispensable d'expliciter de quel type d'individu il s'agit, de manière à réaliser une distinction entre les différents acteurs du vivant, et pour lesquels l'organisme pourrait être considéré comme une classe particulière d'individu biologique.

C'est vers la tradition systémique, largement oubliée par les théories darwiniennes et leurs héritières, qu'il convient de tourner le regard, dans le but d'étendre les recherches sur la nature de l'individualité biologique sous l'angle d'une définition renouvelée de l'organisme. Cette approche suppose d'établir une distinction importante entre deux tendances biologiques non exclusives concernant le problème de l'individu biologique : l'individu darwinien d'un côté et l'individu ontogénétique de l'autre.

D'une part, il est possible de distinguer une tradition qui donne la priorité à l'évolution des systèmes, en caractérisant les individus biologiques comme des entités spatio-temporelles sur lesquelles la sélection naturelle peut agir. Comme nous l'avons précisé, du point de vue évolutionniste, les organismes ne représentent pas plus qu'un individu parmi de nombreux types d'individus biologiques dans les niveaux d'organisation biologiques. Ici, l'individu, en tant que produit adaptatif, correspond à l'entité sélectionnée, et l'individuation est un processus évolutif.

---

[13] Frédéric Bouchard, « Ecosystem evolution is about variation and persistence, not populations and reproduction », *Biological Theory*, 2014, vol. 9, n° 4, p. 382-391.

[14] John Dupré et Maureen A. O'Malley, « Varieties of Living Things: Life at the Intersection of Lineage and Metabolism », *Philosophy and Theory in Biology*, décembre 2009, vol. 1, n° 20170609, p. 1-25.

[15] Gerry Webster et B. C Goodwin, *Form and transformation: generative and relational principles in biology*, Cambridge, Cambridge University Press, 2011, 302 p.

D'autre part, nous pouvons distinguer une tradition systémique orientée vers l'intégration fonctionnelle d'un individu. A partir d'une telle approche, nous pouvons enrichir la question de l'individu biologique en prenant en compte les systèmes vivants, leur dynamique et leur fonctionnement, dans le temps présent, indépendamment de toute connotation évolutionniste. Dans cette approche, l'individuation est un processus ontogénétique qui est canalisé par la dynamique interne du système. Cette dynamique, en tant que processus qui détermine et distingue un individu de son environnement (et de ce fait d'autres individus), spécifie la nature de l'individu et précise les limites du domaine à l'intérieur duquel il existe. De cette façon, il est possible de mettre en valeur deux angles d'étude dans lesquels la notion d'individu joue des rôles différents dans le contexte biologique : l'individu darwinien et l'individu ontogénétique. C'est sur ce dernier point qui nos recherches se canaliseront pour contribuer à la question de l'individu biologique.

Il est important de préciser qu'une approche ontogénétique mobilise une ontologie de l'individu biologique qui nous positionne épistémologiquement dans l'angle inverse du cadre évolutionniste. En effet, une telle approche positionne l'organisme comme un agent activement impliqué dans la génération et le maintien de sa propre identité tout au long de son existence. Dans une approche ontogénétique, un individu, loin d'être l'entité qui subit l'action de la sélection au cours du temps évolutif, correspond à l'entité qui s'autodétermine au cours de son temps de vie individuel. Ainsi, cette position n'est pas fondée sur une vision évolutionniste hiérarchique dans laquelle l'organisme représente un simple niveau d'analyse entre une pluralité d'individus biologiques. Au contraire, elle se cimente sur une conception davantage physiologique, centrée sur l'organisation biologique. À ce propos, la question de l'ontologie des organismes prend la forme d'une enquête sur la particularité de cette forme de l'individualité biologique qui est, depuis Kant, caractérisée par des objets naturels faits de « choses liées dans l'unité du tout, en étant réciproquement les unes par rapport aux autres cause et effet de leur forme »[16].

La réhabilitation de l'organisme au sein d'une ontologie biologique renouvelée, qui se saisit des dernières réflexions sur l'approche systémique, se trouve au cœur de notre projet. Cette recherche représente par conséquent une tentative pour réactualiser un organicisme qui prend sa source dans la philosophie critique de Kant et de sa notion d'« être organisé ». En ce

[16] Immanuel Kant, *Critique de la faculté de juger*, Alain Renaut (ed.)., Paris, Flammarion, 2000, 540 p.

sens, l'individu est pensé comme un synonyme de l'organisme, celui-ci représentant –par sa phénoménologie– le seul niveau pertinent pour parler d'individualité ontogénétique. La vision ontogénétique de l'individualité se trouve ainsi enrichie par une revitalisation de la notion d'organisme, intégrée à la question de l'individu biologique.

Une vision ontogénétique de l'individualité biologique implique la présence de plusieurs approches : il est en effet possible de s'orienter du côté de l'immunologie[17], de la biologie du développement[18] ou encore de la physiologie[19]. En effet, la phénoménologie ontogénétique de l'individu biologique découle d'un arrangement et d'un maintien spécifique des parties, celles-ci étant constitutives des processus développementaux, physiologiques et immunologiques des individus.

Parmi les approches ontogénétiques, il en est une qui permet d'enrichir la notion d'organisme tout en s'interrogeant sur les limites de l'individu biologique : il s'agit de l'approche autopoïétique de l'organisme. Cette approche met en avant la persistance identitaire de l'individu au cours de son temps ontogénétique. L'analyse de cette persistance, dans le mode spécifique de l'autopoïèse (en tant que régime particulier d'organisation biologique), permet de cadrer nos réflexions autour des limites et du maintien de l'individu biologique. Jusqu'à présent, cette approche autopoïétique n'a été que trop peu exploitée dans le cadre d'une interrogation sur l'individu biologique. Pourtant, elle fournit des outils conceptuels fondamentaux pour enrichir la définition d'un individu, et tout particulièrement avec l'hypothèse d'une invariance fondamentale au sein de l'organisation biologique des organismes[20]. Cette invariance, en tant que circularité des relations internes, est représentative de l'individualité biologique sous la forme des entités spatio-temporelles discrètes. Plus important encore, l'autopoïèse permet d'opérer un renversement ontologique de la question de l'individu biologique, à partir d'une interrogation renouvelée sur les niveaux de sélection. En effet, la théorie de l'autopoïèse implique une reprise de la notion d'organisme dans un contexte théorique qui pense l'individu biologique uniquement à partir du critère de l'unité de sélection[21]. L'autopoïèse affirme que,

---

[17] Thomas Pradeu, « What is an organism? An immunological answer », *History and Philosophy of the Life Sciences*, 2010, vol. 32, n° 2-3, p. 247-267.

[18] Laura Nuño de la Rosa, « Becoming Organisms: The Organisation of Development and the Development of Organisation », *History and Philosophy of the Life Sciences*, 2010, vol. 32, 2/3, p. 289-315.

[19] Claude Bernard, *Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux*, Paris, Baillière, 1879, 464 p.

[20] Francisco J. Varela, *Autonomie et connaissance: essai sur le vivant*, Paul Bourgine., Paris, Seuil, 1989, 247 p., p.45

[21] Samir Okasha, *Evolution and the levels of selection*, Oxford ; New York, Clarendon Press ; Oxford University Press, 2008, 263 p.

matériellement, la vie se manifeste sous la forme d'individus hautement organisés, qui possèdent une organisation de base commune : ce sont des systèmes de production de composants qui maintiennent dynamiquement leur propre organisation dans un environnement variable[22]. C'est ainsi que la notion d'autoproduction, concept central de cette approche, ouvre une voie pour appréhender l'individu biologique en tant que système auto-organisé, séparé de son environnement par ses propres opérations et ses dynamiques internes. On mesure bien tout l'enjeu d'une telle approche qui s'oppose fondamentalement à une vision de la vie déterminée par les propriétés des composants moléculaires tels que les gènes, conditionnés par les propriétés de l'environnement de la sélection naturelle[23].

Ainsi, pour contribuer à la question de l'individu biologique à partir d'une approche ontogénétique, nous aborderons quatre questions principales.

a. Le premier chapitre interroge la notion d'individu évolutionniste. Il est en effet nécessaire, au préalable, d'établir le substrat conceptuel sur lequel la plupart des recherches sur l'individu biologique ont été jusqu'à présent développées. Nous souhaitons reconstruire la structure épistémique des discussions sur l'individu biologique évolutionniste qui ont eu lieu au cours du XXième siècle. Dans le but de démontrer que, dans une approche fondée sur le critère de l'unité de sélection, un certain arbitraire persiste sur ce que l'on entend par « niveaux » et par « individus » sujets à la sélection. En effet, l'approche de l'unité de sélection dépend absolument de la détermination des niveaux de sélection à travers une échelle hiérarchique souvent négociable. Or, la labilité du vivant n'aide pas à différencier facilement ces niveaux hiérarchiques. Ceci est dû au fait que dans l'univers darwinien, il n'existe pas de niveau exclusif d'organisation qui puisse offrir la perspective privilégiée de l'individualité. Par conséquent, le critère d'individualité reposant sur les unités de sélection doit faire face à la difficulté épistémologique de préciser le niveau pertinent pour que la sélection agisse.
b. Le deuxième chapitre s'attache à développer l'approche ontogénétique de l'individu biologique à partir de la notion d'autopoïèse. Pour cela, il conviendra de changer le cadre temporel de l'individu évolutionniste, ainsi que l'angle épistémique pour lequel on conçoit le rôle de l'individu. En effet, une approche ontogénétique de l'individualité biologique

[22] H. R. Maturana et F. J. Varela, « Autopoiesis: The organization of the living 1973 », *H. Maturana, et F. Varela, (1980), Autopoiesis and cognition: The realization of the living*, 1980, p. 59-141.
[23] Arantza Etxeberria et Álvaro Moreno, « La idea de autonomía en la biología », *Logos: Anales del Seminario de Metafísica*, 2007, n° 40, p. 21-37.

mobilise une ontologie de l'individu qui positionne l'organisme comme un acteur activement impliqué dans la génération et le maintien de sa propre identité tout au long de sa vie. L'individu ontogénétique représente ainsi l'entité qui s'autodétermine au cours de son temps de vie individuel.

Différentes approches ontogénétiques de l'individu biologique seront présentées, puis complétées par une analyse de la tradition systémique à partir de Kant, afin de pouvoir penser l'organisme autopoïétique. Nous allons ensuite préciser les limites de l'approche autopoïétique, en insistant tout particulièrement sur le fait qu'elle ne prend pas en charge la complexité croissante de la phénoménologie biologique. Sur ce point-là, l'analyse critique de la dialectique entre l'organisme et le milieu devient cruciale.

c. Cette discussion, au cœur du troisième chapitre, soulève l'une des problématiques centrales de l'individualité biologique : la question de l'émergence de l'individualité à partir d'une collectivité. A ce propos, l'autopoïèse, en tant que théorie conçue pour capturer la phénoménologie minimale du vivant, ne prend pas en charge la complexification de cette même phénoménologie dans la forme des unités composés d'unités (la multicellularité). Ceci est l'une de conséquences logiques de la structure conceptuelle de cette approche. En effet, la cellule, en tant qu'exemple paradigmatique d'unité-individu, possède une organisation dans laquelle l'identité est spécifiée par un réseau de processus dynamiques dont les effets demeurent dans le réseau. C'est pour cela que, dans le cadre théorique de l'autopoïèse, le reste de la phénoménologie biologique –ce qui correspond à la complexification des systèmes biologiques minimaux– n'est pas facile à théoriser en tant que cas dérivé de l'autopoïèse de « premier ordre »[24]. Comme nous le verrons, comprendre la complexification des systèmes par l'émergence d'individus supérieurs, doit prendre en compte le fait que les parties qui constituent cette nouvelle forme d'entité sont, elles aussi, des cellules autopoïétiques soumises à leurs propres conditions de fonctionnement, voire à leurs propres normes. Cette problématique, fondamentale dans notre chapitre, comprend la difficulté de penser une transition vers une entité supérieure, à partir des principes de base de l'autopoïèse cellulaire[25]. En conséquence, dans le but d'élargir la notion d'individu précédemment exposée à partir de la notion d'autopoïèse, il

[24] Les unités de premier ordre correspondent aux entités unicellulaires.

[25] Cette problématique est, de plus, attestée par les auteurs eux-mêmes de la théorie de l'autopoïèse, qui ont reconnu la difficulté de décrire les relations internes à un organisme, de façon à ce que l'organisation de celui-ci se révèle comme étant une autopoïèse moléculaire du même type que celle d'une cellule. Humberto Maturana et Francisco Varela, *El árbol del conocimiento : las bases biológicas del entendimiento humano.*, Santiago de Chile, Editorial Universitaria, 2009, p. 172.

est essentiel d'expliquer comment cette individualité est construite *au-delà* des frontières de l'autopoïèse unicellulaire, en notant que ce phénomène s'est produit plusieurs fois, et de manière indépendante, dans l'histoire naturelle. De ce fait, nous proposons de prendre en charge ce problème en commençant par une enquête sur l'émergence de l'individualité des unités qui se sont imbriquées, devenant alors une seule unité.

Pour comprendre l'émergence de l'individualité, il est nécessaire d'approfondir le phénomène d'interaction entre organismes, étant donné qu'il est fondamental pour penser la complexification des systèmes, voire leur individuation collective et leur intégration. C'est ainsi que l'élargissement de notre problématique sur l'individualité biologique conduit à s'interroger sur la nature du phénomène d'intégration, à l'intérieur duquel la problématique de l'individualité biologique prend la forme d'une enquête sur l'individuation collective de systèmes auparavant autonomes. Ainsi, c'est sur le processus d'individuation de groupes que nous allons fixer notre recherche pour comprendre l'émergence d'un nouveau niveau d'individualité biologique. Pour développer ce chapitre, nous allons nous appuyer sur l'approche des « transitions évolutives majeures »[26]. Bien que cette approche corresponde essentiellement à une approche évolutive de l'individualité, nous pouvons extraire des outils théoriques pour penser l'individu biologique au-delà du cadre darwinien.

d. L'idée de l'émergence d'une unité à partir d'une collectivité, qui revient à penser l'origine de l'unité à partir de la notion de composition, sera explicitement analysée dans le quatrième chapitre. Nous allons réfléchir à la manière par laquelle l'individualité, issue de la composition d'organismes, opère dans le temps ontogénétique. En même temps, les conditions théoriques pour penser une transition de l'individualité à partir du phénomène de composition horizontale permettront d'orienter nos recherches vers la relation entre l'organisme et son milieu, dès lors que les impacts de ces relations contraignent l'organisation du système dans le temps ontogénétique. Ceci constitue un problème central, non seulement pour la théorie de l'autopoïèse et ses dérivés, mais aussi pour la biologie évolutionniste et ses ramifications. La remise en question de ce que l'on entend traditionnellement par « individualité » permettent de mettre à l'épreuve les tentatives de définition et de circonscription des frontières des systèmes vivants, notamment les systèmes vivants de comportement colonial, les organismes symbiotiques composés de plusieurs

[26] John Maynard Smith et Eörs Szathmáry, *The major transitions in evolution*, Reprinted., Oxford, Oxford University Press, 2010, 346 p.

espèces ou les plantes. Ainsi, dans ce dernier chapitre, nous nous interrogerons sur le fait qu'un système biologique garde son individualité malgré l'interaction et les échanges avec les éléments biotiques et abiotiques de son environnement. Pour ce projet, nous développerons la notion de composition pour enrichir celle d'organisme. Penser l'organisme à travers la notion de composition implique une adaptation des éléments théoriques issus de l'approche autopoïétique de l'individu biologique. Cette question constitue la dernière étape pour la construction d'une notion d'individu biologique ontogénétique complète.

CHAPITRE I

L'APPROCHE EVOLUTIONNISTE DE L'INDIVIDU BIOLOGIQUE

1.Introduction.

La notion d'individu, dans son sens naturel, appelle au moins deux approches qui peuvent être traitées de manière séparée, mais qui souvent sont mélangées comme s'il s'agissait d'une seule et même problématique.

Tout d'abord, nous pouvons remarquer que la question de l'individu rapproche les différentes réflexions sur la détermination d'une entité, c'est-à-dire qu'elle amène à se demander en quoi une entité peut être considérée comme un individu ou pas. Cette question inclut une facette épistémologique, quand on pense à l'acte cognitif d'individuation d'un objet ou d'une entité, par l'examen des critères que nous avons à disposition pour décrire cette entité en tant qu'individu. Mais elle correspond aussi à un problème métaphysique et ontologique, en s'intéressant à la nature de l'individu et ses propres conditions d'individuation. Ainsi, notre mode de connaissance des entités particulières, telles que les atomes, les montagnes ou les nuages, et nos questions à propos de leur nature et de leur composition, donnent forme aux questionnements fondamentaux sur la notion d'individu, pouvant être traités sans référence explicite au vivant. En effet, la notion d'individu n'est pas liée à la question de la nature du vivant par nécessité conceptuelle, même si cette question-là est inextricablement liée à la question de l'individu. Il y a, après tout, d'innombrables entités clairement individuelles qui ne sont pas vivantes, comme les montagnes et les électrons – et ces entités peuvent même être créées et/ou disparaître à volonté, comme les bâtiments et les voitures – ce qui veut dire que la référence à l'objet individuel n'a pas à comprendre l'ensemble de toutes les entités susceptibles d'individuation. Ceci est probablement dû au fait que les principes de cohésion et de persistance de ces objets, voire de leur individuation, ne doivent pas être liés nécessairement aux mêmes principes chez le vivant.

D'autre part, la notion d'individu ouvre la question de la nature de l'individualité vivante ; et cette question a aussi, bien entendu, une facette épistémique et métaphysique-ontologique. Il est bien connu que le vivant pose un problème à la science en termes de définition générale, et ce problème nous contraint à le traiter en termes de consistance et d'adéquation entre notre mode de connaissance et le mode d'apparition de l'objet individué qui obéit à ses propres principes d'individuation.

La manière par laquelle intervient le problème du mode de connaissance du vivant dans les sciences biologiques actuelles est canalisée, selon nous, par différentes approches de l'individu biologique, chacune amenant à différentes ontologies. En ce sens-là, il peut paraître artificiel

de vouloir établir une distinction entre une approche épistémique et une approche ontologique de l'individualité, étant donné qu'il s'agit de notions inséparables. Toutefois, lorsqu'on traite l'individualité vivante, il devient intéressant de définir le champ dans lequel le questionnement se place : ainsi, la question sur l'individualité vivante ne se situe pas dans le même champ que les problématiques sur l'individuation des objets de la nature ; même si traditionnellement elles ont souvent été mélangées et traitées comme une même problématique dans l'histoire de la philosophie. Par exemple, comme nous le verrons plus loin, Aristote considérait les chevaux individuels et les individus comme des exemples de substances primaires, une catégorie enracinée totalement dans la métaphysique[27], et qui ne distinguait pas forcement entre l'individu-objet et l'individu vivant. Ainsi, dans ce chapitre, de même qu'au fil de notre recherche, nous allons nous concentrer sur le problème de l'individu vivant, en nous écartant des développements autour de la notion d'individu général.

En même temps, comme nous l'avons annoncé dans l'introduction de cette recherche, nous pensons que dans la tradition philosophique et biologique il est possible d'identifier clairement au moins deux approches qui abordent différemment le problème de l'individualité biologique. D'une part, nous avons une tradition qui donne la priorité à l'évolution, en caractérisant les individus biologiques comme des entités spatio-temporelles sur lesquelles la sélection naturelle peut agir. De ce point de vue, les organismes ne représentent pas plus qu'un individu parmi de nombreux types d'individus biologiques dans l'échelle hiérarchique du vivant. Ici, l'individu correspond à l'entité sélectionnée, et l'individuation est un processus évolutif. D'autre part, une tradition axée sur l'intégration fonctionnelle caractérise les individus biologiques en termes d'autonomie. De cette façon, nous pouvons parler davantage de deux manières d'aborder la notion d'individu : à partir de l'individu darwinien et à partir de l'individu ontogénétique.

Dans ce chapitre, nous nous donnerons pour tâche de décrire la première approche, celle de l'individu darwinien, en laissant la seconde approche pour le deuxième chapitre, dans lequel nous argumenterons en faveur d'une approche ontogénétique de l'individu centrée davantage sur l'organisme.

[27] Aristote, *Catégories*, F. Ildefonse, J. Lallot (ed)., Paris, Seuil, 2002, 368 p.

Ce chapitre sera organisé comme suit : dans la section 2 nous nous écarterons des objets qui, bien qu'ils aient été au centre de la problématique de la notion d'individu, ne nous sont pas utiles pour parvenir à traiter le problème de l'individu biologique. Ceci a pour but de préciser notre approche de la problématique, celle que nous suivrons au long de cette recherche. Dans la section 3, nous introduirons certaines problématiques fondamentales dont nous devrons tenir compte au moment d'aborder la problématique de l'individu biologique. Nous montrerons qu'avec l'arrivée du darwinisme, l'individu biologique prend une tout autre dimension conceptuelle, complexifiant les rapports entre individu et organisme, admettant l'introduction de multiples acteurs et candidats afin de définir le statut ontologique de l'individu biologique. Dans la section 4, nous analyserons l'extension de l'individu biologique darwinien, à travers la notion d'unité de sélection. Nous allons montrer que la structure de la théorie de l'évolution par sélection naturelle permet la coexistence simultanée de plusieurs entités dans l'échelle du vivant, ce qui amplifie la complexité de la notion d'individu. Dans le même temps, l'approche darwinienne conduit à une relativisation de la notion d'organisme, laquelle peut désigner des individus vivants qui débordent le sens traditionnel attribué au terme d'organisme. Finalement, nous insisterons sur la nécessité de donner voix à une autre approche de l'individualité biologique centrée sur l'organisme. Ceci en tout cas sera le thème central du deuxième chapitre.

2. Individus, catégories, particulières et essentialisme.

Pour avancer dans la problématique de l'individu biologique, il est nécessaire d'indiquer ce dont nous n'allons pas traiter au cours de nos recherches. En nous écartant des débats relatifs à la notion d'individu en général, nous pourrons définir avec beaucoup plus de précision des notions qui ont jusque-là souvent été traitées, de manière trop vague, comme des homonymes. En effet, le sens du mot « individu » dans les sciences biologiques est tout à fait différent du sens attribué au même mot dans le langage courant.

D'une part, comme nous l'avons déjà annoncé dans l'introduction, nous n'allons pas traiter le problème de l'individu au sens large. Ceci veut dire que nous n'allons pas traiter de tous les objets naturels susceptibles d'individuation. Nous pensons toutefois qu'il est important, avant de rentrer dans la discussion actuelle sur la problématique de l'individu biologique, de

faire une distinction conceptuelle entre *particulier* et *individu*. En effet, notre recherche se consacrant uniquement au développement d'une notion d'individu vivant, il est important de s'écarter de tout traitement du problème qui vise l'individu à travers les modes ou actes cognitifs d'individuation des objets matériels, en étant bien clair sur le fait que notre but central est une ontologie de l'individu biologique.

D'autre part, nous allons écarter de nos analyses les problèmes traditionnels relatifs à l'individu sous sa désignation logique ou catégoriale. Sur ce dernier point, nous rappellerons succinctement que la définition logique de la notion d'individu est intimement liée au projet de fondation de la science aristotélicienne. Ceci a largement influencé postérieurement la considération de l'individu vivant uniquement en termes d'espèce. Nous allons montrer comment la notion d'espèce aristotélicienne, en étant une catégorie purement logique, a influencé le développement d'une forme d'essentialisme qui a perduré longtemps dans l'exercice taxonomique des espèces. La notion d'individu, en étant comprise en tant qu'unité de classification et d'identification sur des critères nécessaires et suffisants, a dû attendre longtemps pour être remise en cause par l'approche évolutive introduite par Darwin, renversant une conception statique et immuable de la forme vivante en une conception dynamique et évolutive.

2.1 L'individu au-delà son acception logique

Quand la notion d'individu est reliée à la problématique de l'organisme ou du vivant, elle dépasse sa seule connotation logique ou catégoriale. La notion d'individu, en dehors de sa connotation logique, devrait pouvoir nous dire, non seulement ce qu'il y a de commun dans les choses que nous désignons comme des particuliers, mais aussi ce qu'ont de spécial ces particuliers, par exemple, deux individus. Sur ce point-là, pour s'écarter du sens purement logique de la problématique et se rapprocher de la problématique de l'individu vivant, nous pensons, dans la ligne de Stéphane Chauvier[28], qu'il est tout d'abord nécessaire de faire une séparation conceptuelle entre les notions de *particulier* et d'*individu*. En effet, la notion de particulier, en étant employée normalement pour un acte de référence exclusive, peut se voir affecter la désignation d'un individu, sans pourtant que l'ensemble de ces représentations de

[28] Stéphane Chauvier, « Why individuality matters » dans *Individuals across the sciences*, Oxford University Press., New York, A. Guay et T. Paredu ed., 2016, p. 25-45.

particuliers nous parle nécessairement des individus au sens ontologique. En d'autres termes, souvent la désignation d'un particulier conduit à une référence démonstrative : cette ville, ce bus, cette table, ces deux chats, cet ordinateur, etc. Cet acte démonstratif peut opérer naturellement comme un acte courant de désignation des individus particuliers, faisant abstraction de la nature de ce particulier. Après tout, l'acte désignatif, étant un acte purement pragmatique, ne précise pas la nature du désigné. En même temps, il est vrai que nos pensées portent souvent sur des particuliers, et cet acte demande en même temps l'identification effective de ce particulier[29]. L'identification effective d'un particulier demande aussi sa distinction parmi d'autres particuliers, ce qui correspond au fondement de la synthèse de notre pensée sur ce particulier. Mais, cet acte particularisant de notre pensée n'octroie pas nécessairement une forme d'individualité à ce particulier, étant donné que tout ce qui est un objet individuel de pensée n'est pas nécessairement un individu réel ou en soi[30].

Les questions philosophiques que nous pouvons trouver dans un simple acte référentiel sont vastes et ont été développés profondément au cours du siècle passé, notamment à partir de la philosophie analytique du langage et le courant positiviste logique. Une de ces problématiques tient à l'existence de multiples façons de penser référentiellement à des particuliers, et au fait qu'il existe des concepts singuliers en tant qu'objets de pensée. Cette discussion n'étant pas notre but initial, nous ne pourrons pas la développer ici. Il est suffisant pour l'instant de préciser que tous ces actes référentiels, d'ordre cognitif ou épistémique, ne sont pas armés des principes d'individuation nécessaires et suffisants pour définir les objets individués.

Par ailleurs, comme l'a bien montré Chauvier[31], la problématique de l'individu ne se joue pas nécessairement sur ces voies. En fait, les problèmes soulevés par la désignation d'un particulier n'ont pas une connexion nécessaire avec la question de l'individuation ontologique. Ceci parce que, bien que notre pensée peut se comprimer dans un particulier en le distinguant des autres particuliers, et notre pensée peut aussi produire des synthèses à partir de concepts généraux sur des objets qui existent particulièrement, comme les nuages et le nuage que je vois dans le ciel, « il peut y avoir un sens à dire que tous les particuliers ne sont pas aussi et en même

[29] Peter Frederick Strawson, *Individuals: an essay in descriptive metaphysics*, London, Routledge, 2011, 255 p.
[30] S. Chauvier, « Why individuality matters », art cit.
[31] Stéphane Chauvier, « Particuliers, individus et individuation », *Ludwig P. et Pradeu T. (dir.), L'individu, Perspectives contemporaines*, Paris, Vrin, 2008, p. 11-35

temps ou, du moins, ne sont pas des individus aux mêmes degrés »[32]. En effet, on peut assumer que des particuliers tels une paire de chaussures, une paire des tables, ou une paire de villes, n'ont pas le même degré d'individualité qu'une paire les pommiers du jardin, une paire de chats ou une paire des hommes. Même si dans tous les cas, on peut dire que ces paires de particuliers partagent une même nature, on dégage une approche ontologique de l'individu qui va au-delà de l'acception logique du terme ou d'un acte référentiel général. Ainsi, un individu ne serait pas uniquement tout ce qui peut être désigné par un acte de référence démonstrative, mais tout ce qui manifeste de l'individualité, cette dernière semblant en même temps pouvoir être susceptible de degrés[33]. En conséquence, la différence entre un acte d'individuation perceptuel ou cognitif et la problématique de l'individu ontologique nous conduit à nous écarter de ces questions si on veut s'attaquer au problème de l'individu biologique.

Comme nous l'avons déjà vu, établir une distinction entre les concepts de particulier et d'individu est pertinent en vue d'isoler le problème spécifique de l'individuation cognitive. Dans le même temps, elle permet d'introduire l'idée de degrés d'individualité du côté de l'individuation ontologique, ainsi que l'idée d'une individualité propre au vivant. En effet, cette idée peut être discutée, et nous y reviendrons plus loin, lorsque nous aurons fait face aux exemples de phénomènes d'agrégation d'individus qui brouillent la nature individuelle de ces phénomènes. Il importe simplement pour l'instant que cette distinction nous permet de produire une notion d'individu qui n'est pas attachée à la notion logique de particulier ni à celle de la référence démonstrative. Autrement dit, comprendre le fait qu'un objet ou une chose puisse subir un acte de référence démonstrative ne lui confère pas une authentique individualité. L'enquête se dirige alors vers la détermination de ce qui donne l'individualité chez le vivant au-delà de l'acte de synthèse cognitive d'un sujet connaissant. Bien sûr un lecteur versé dans la tradition philosophique transcendantale pourrait s'opposer à ce projet, en renvoyant à l'impossibilité de traiter le problème de l'individu indépendamment du sujet qu'impose l'individualité à l'objet dans l'acte même de désigner. Sans vouloir nier ou approuver cet argument, nous affirmons que le problème de l'individu biologique vise toutefois une ontologie de l'individu qui est basée sur des principes d'individuation qui n'ont rien à voir avec un acte désignatif ou cognitif. Notre objectif, plus modeste, consiste en la récupération du problème philosophique de l'individu biologique sous son acception ontologique. En dernier lieu, à partir

[32] *Ibid.*, p.17
[33] *Ibid.*

de la perspective évolutionniste postulée par Darwin, la problématique se joue purement au niveau ontologique.

2.2 La notion d'individu chez Aristote

On prenait plus haut comme exemple Aristote pour indiquer comment la problématique de l'individu pouvait être traitée de manière large, incluant des entités inertes comme des entités vivantes. Mais pour être juste, la notion d'individu chez Aristote est multiple et supporte plusieurs sens, pouvant représenter l'individu en tant qu'unité numérique ou indivisible, sans oublier cependant qu'il n'y a pas d'équivalence nécessaire entre le singulier et l'individu[34]. L'importance du projet aristotélicien relatif à l'individu est vaste, et son développement dépasse notre but initial. Cependant, il est important de signaler brièvement son influence sur la biologie, notamment sur les systèmes de classifications taxonomiques à travers la notion d'espèce.

D'abord, l'individu chez Aristote n'est pas uniquement une référence démonstrative se rapportant à des entités vivantes, mais plutôt une notion qui prend sens à l'intérieur du cadre hylémorphique de la composition des substances : « il s'agit d'élucider la structure ontologique de la substance première »[35]. Dans la *Métaphysique*, l'individu vivant est présenté en tant que composé hylémorphique de matière et forme. La problématique de l'individu prend alors forme, chez Aristote, à partir d'une double conception de l'individualité ; d'une part, l'individu est caractérisé par le nombre rapporté à la matière : « êtres dont la matière est une »[36]. Comme la forme se trouve identique pour toute l'espèce considérée, c'est à la matière qu'il revient de produire des différenciations individuelles[37]. D'autre part, la forme désigne la substance de chaque chose, celle qui donne à l'individu, du point de vue ontologique, toute sa réalité[38]. La forme, en tant qu'*eidos*, révèle, au-delà du visible, ce qui constitue la vraie nature de la chose. La substance, ainsi que ses causes internes, la matière et la forme, représente la chose (*ousia*) susceptible d'être individuée. Quand une chose vient à l'existence, la forme et la matière

[34] Annick Jaulin, « Les individus chez Aristote » dans *Vie, monde, individuation*, Hildesheim ; New York, Georg Olms Verlag., New York, Jean-Marie Vaysse et Université de Toulouse-Le Mirail (eds.), 2003, p. 9-18.
[35] Philippe Caspar, « Le problème de l'individu chez Aristote », *Revue philosophique de Louvain*, 1986, vol. 84, n° 62, p. 173-186.
[36] Aristote, *Métaphysique*, J. Tricot (éd. et trad.)., Paris, Vrin, 1986, 878 p.
[37] Jacques J. Rozenberg, *Bio-cognition de l'individualité: philosophèmes de la vie et du concept*, 1re éd., Paris, Presses universitaires de France, 1992, 249 p., p71
[38] *Ibid.*

composent ensemble un être composite, et cet être existe tant que sa forme persiste. L'*eidos* représente ici « le principe d'organisation d'une chose qui, uni a la matière spécifique de la chose, forme le composé qui est ce à quoi Aristote accorde la réalité ontologique la plus forte »[39]. Pour les substances vivantes, le principe général de fonctionnement pour ce qui compte comme la persistance d'un seul et même individu substantiel à travers le temps, est celui qui constitue la continuité métabolique auto-suffisante d'un corps organique[40]. La forme substantielle joue ainsi un rôle causal dans le maintien de l'intégration de la matière qui compose un organisme. Elle est la responsable de l'automaintient métabolique qui constitue la continuité de l'être en question. Ainsi, la forme substantielle va permettre que le vivant soit le genre de chose vivante qu'il est. C'est ce qui permet la réalisation du vivant par un acte d'individuation particulier composé de matière et forme.

D'autre part, il est important de comprendre que la notion aristotélicienne d'individu est connectée, dans son système, au problème des universaux et à la possibilité de la science, au sein de laquelle un singulier peut uniquement être désigné, mais non expliqué. La notion d'individu rencontre ici la difficulté d'expliquer le monde en tant que somme de particuliers, parce que le Stagirite ne reconnait pas d'autre substance que les individus[41], tout en relevant de la science, fondée pourtant les universels et leur possibilité. Cette dichotomie entre particulier et universel opère inéluctablement ensemble parce que sans particuliers la science n'aurait pas d'objet, et sans les universels, les particuliers ne pourraient se lier en une systématique cohérente ; donc la science serait impossible. Ainsi, la thématique de l'individu, bien qu'elle ne soit pas réduite au problème des universaux, est amplement traitée par la justification de la science, sous la nécessité de généraliser les particuliers[42].

De cette manière, un traitement purement catégoriel ne lie pas nécessairement la problématique de l'individu à celle de l'organisme individuel, mais plutôt la possibilité de penser un particulier et un général dans un même système de pensée. La discussion autour de l'individu, comme projet de relier la science à la connaissance de l'universel, a conduit dans les siècles suivants cette problématique principalement sur la voie de l'identification des formes

[39] Pierre Pellegrin, *Le vocabulaire d'Aristote*, Paris, Ellipses, 2009, 120 p.
[40] Montgomery Furth, *Substance, form and psyche: an Aristotelean metaphysics*, Cambridge, Cambridge University Press, 2007, 300 p.
[41] Suzanne Mansion, « Le jugement d'existence chez Aristote, coll. « Aristote. Traductions et études » », *Revue Philosophique de la France Et de l'Etranger*, 1976, vol. 166, n° 4, p. 466-467.
[42] Annick Jaulin, « Les individus chez Aristote », art cit.

communes entre les choses particulières. La réalité des universaux et la critique des nominalistes envers toute prétention universaliste a tourné presque uniquement autour de la possibilité logique de penser la susceptibilité des particuliers, des choses, à entrer dans un univers général de concepts communs ; ou, autrement dit, comment justifier l'usage de concepts généraux. Cette discussion, qui a suivi le cours de la scolastique jusqu'à Descartes[43], a permis d'exclure l'individu du domaine de la science, privilégiant, dans le cas du vivant, sa considération uniquement en termes d'espèce. Ainsi, la question qui concerne l'exercice des taxonomistes dans la classification du vivant et l'existence effective des espèces comme unité de classification, a reposé pendant longtemps sur le système aristotélicien, ignorant les problèmes logiques d'adéquation avec l'individu ou l'unité. C'est une fois entrés dans la modernité que les naturalistes paraissent s'accorder sur le primat de la différence spécifique qui sous-tend le problème de l'individu, et avec l'arrivée de Georges Cuvier, Geoffroy Saint-Hilaire et Charles Darwin, l'attention se fixe sur l'individuel en tant que tel[44].

2.3 De la fixité des espèces à la l'unité de sélection

Il est historiquement reconnu que la taxonomie est arrivée à maturité comme discipline un peu plus tard que les autres disciplines biologiques, probablement par l'influence de la logique aristotélicienne appliquée à la classification, ce qui rendait les taxonomistes incapables de définir les espèces de manière adéquate[45]. Pendant longtemps, l'influence d'Aristote, à travers la doctrine scolastique, permettait de placer la taxonomie comme la science de la classification, dont l'identification des espèces était fondée sur la recherche des traits essentiels dans la variété du vivant. En effet, face au devoir de classer les diverses formes de la nature, un taxonomiste peut se simplifier la tâche en prétendant que certaines propriétés sont « essentielles » par définition, à savoir que tel ou tel trait est l'essence inhérente ou naturelle d'une chose. Cette disposition, qui correspond à une sorte « d'essentialisme méthodologique »[46] a indéniablement amené les taxonomistes à adopter l'essentialisme tout court, même bien après l'arrivée du concept d'évolution. Ernst Mayr avait identifié cela comme

[43] Geneviève Rodis Lewis, *L'individualité selon Descartes*, Paris, Librairie Philosophique Vrin, 1950, 252 p.
[44] J.J. Rozenberg, *Bio-cognition de l'individualité*, *op. cit.*
[45] David L. Hull, « The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis », *British Journal for the Philosophy of Science*, 1964, vol. 15, n° 60, p. 314-326.
[46] Karl R. Popper, Alan Ryan et E. H. Gombrich, *The Open Society and Its Enemies*, Princeton, Princeton University Press, 2013, 755 p., p.34

le paradoxe de la taxonomie post-évolution[47], ce reste d'essentialisme qui n'a pas été complètement éliminé de la taxonomie alors qu'elle devait désormais classer des espèces-individus, donc « dés-essentialisées »[48].

Avec l'arrivée du darwinisme, l'unité de classification est tournée vers l'unité de sélection. Le projet de définir une espèce par des propriétés qui soient connectées de manière nécessaire et suffisante[49], ne se montre pas en adéquation avec la notion d'espèce en constante évolution. La révolution qui impose les idées de Lamarck et Darwin à la biologie va changer l'ontologie traditionnelle fondée sur la *stase* des formes de la nature et va mettre en question la validité de la taxonomie comme recherche des invariants morphologiques.

Dans son discours d'ouverture, Lamarck explicite cette problématique de la manière suivante :

> « La partie du travail des naturalistes qui concerne la détermination de ce qu'on nomme espèce, devient de jour en jour plus défectueuse, c'est-à-dire plus embarrassée et plus confuse ; parce qu'on l'exécute dans la supposition presque généralement admise, que les productions de la nature constituent des espèces constamment distinctes par des caractères invariables, et dont l'existence est aussi ancienne que celle de la nature même. […] L'espèce, vous le savez, n'est autre chose que la collection des individus semblables ; et vous l'avez cru jusqu'à présent immutable et aussi ancienne que la nature… »[50].

L'introduction d'une notion qui permettait de penser les espèces comme une collection d'individus mutables, et même nécessairement mutables, va déplacer inévitablement la problématique de l'unité de l'espèce en tant que fixité vers l'unité de sélection. La problématique de l'individu prend avec cette révolution un tout autre aspect. En effet, l'existence de « types » de formes ou de « types » d'espèces définis par une liste de caractéristiques nécessaires *a priori* a été remise en cause par une conception conditionnée par la non-fixité des espèces. Autrement dit, si la seule base d'une classification naturelle est la théorie de l'évolution, et si, selon la théorie de l'évolution, les espèces ont évolué de manière

[47] Ernst Mayr, *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*, Cambridge, Massachusetts, London, Harvard University Press, 1942., p.10
[48] Arthur J. Cain, « Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. », London, Wiley Online Library, 1958, vol.169, 144-163.
[49] Ce qui est en accorde avec la définition de « forme éternelle ».
[50] Jean-Baptiste Lamarck, *Discours d'ouverture du cours des animaux sans vertèbres*, Paris, 1806, vol.1v., 432 p.

progressive, elles ne peuvent être délimitées au moyen d'une propriété unique ou d'un ensemble de propriétés. Si les espèces ne peuvent être ainsi définies, alors les noms des espèces ne peuvent être définis de manière classique. Dès lors, celles-ci ne peuvent pas du tout être définies. Par conséquent, les espèces ne peuvent pas être réelles. En fin de compte, si les espèces ne peuvent être définies et qu'elles ne sont pas réelles, alors les espèces n'ont pas de référence et la classification devient complètement arbitraire[51].

En conséquence, le développement d'une notion dynamique de l'individu biologique va s'imposer au-delà de sa conception logique désignative ou d'un essentialisme qui puisse définir l'individu par une série de propriétés nécessaires et suffisantes. Par ailleurs, il est important de considérer le fait que la notion d'individu biologique, sous le paradigme de l'évolution, doit également faire face à la détermination et limites de cet individu, mais dans un univers où la *stase* n'est plus la norme. En effet Darwin, dans son célèbre ouvrage *On the Origin of Species* décrira la sélection naturelle comme une force qui agit sur les individus. Les populations d'organismes sont ce qu'il avait en tête au moment de penser à la puissance sélective derrière l'évolution des espèces. Ainsi, à partir d'une notion de l'individu vivant, qui inclut sa nécessaire mutation à travers le temps, le problème de l'individu biologique n'aura plus besoin d'une approche essentialiste.

Pour résumer, nous pouvons dire qu'avec l'introduction de la notion d'évolution, on passe d'une approche essentialiste-logique-catégorielle à une approche non-essentialiste-mutationnelle-évolutive, qui représente la nouvelle ontologie de l'individu vivant, même si jusqu'à présent le statut exact de la notion d'individu biologique reste une énigme.

[51] D.L. Hull, « The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis », art cit.

3. Analyse préliminaire de la problématique de l'individu biologique

Pour introduire la problématique de l'individu biologique nous proposons d'analyser quelques sources dont cette discussion se nourrit à travers ses différents développements.

La première source du problème a rapport avec nos idées préconçues. Lorsque nous essayons de désigner l'individu biologique, nous prenons en effet des exemples qui ne sont pas vraiment représentatifs du monde vivant. En effet, la discussion sur l'individualité en biologie est remplie d'exemples, que nous pouvons qualifier de paradigmatiques, mais qui sont le produit d'une intuition qui n'est ni critique, ni réflexive. On peut rajouter également que le fait de lier systématiquement l'individu biologique avec la notion d'organisme souvent est dénué d'un fondement clair et précis, non pas simplement parce qu'il s'agit de deux concepts différents, mais parce que la notion d'organisme continue à être un problème pour la communauté de chercheurs, en étant même l'une des problématiques les plus actuelles dans la biologie théorique contemporaine.

La deuxième source du problème provient, selon nous, du fait que le darwinisme est propice à une sorte de relativisation de la place de l'organisme en biologie, ce qui induit aussi une généralisation imprécise de la notion d'individu biologique. Nous allons voir qu'en adoptant la sélection naturelle comme critère de pertinence pour désigner l'individu biologique, la biologie contemporaine a inséré une multitude d'agents ou individus qui vont au-delà de la notion d'organisme. Ainsi, la biologie se déploie à travers toute une échelle d'individus qui ne sont pas forcément des organismes ; ceci a permis d'actualiser la problématique autour de l'individu biologique, augmentant les entités qui peuplent le monde biologique, mais qui permet un certain relativisme arbitraire par rapport à l'entité désignée en tant qu'individu.

Comme on vient de le voir, la généralisation de la notion d'individu biologique a motivé, selon nous, un usage méthodologique excessif dans les sciences du vivant, lequel a complexifié le projet d'une ontologie de l'organisme cohérente. En même temps, si nous abordons l'ontologie de l'organisme par le biais du problème de l'individu biologique, nous devons être en mesure de relier de manière critique individu biologique et organisme, et par-là même expliquer pourquoi l'organisme devient l'exemple paradigmatique d'individualité. En d'autres termes, qu'est-ce qui fait de l'organisme une classe spéciale d'individu biologique ? Ce dernier point n'est pas facile à justifier, et nous allons voir plus loin que la structure de la théorie de la

sélection naturelle favorise plutôt une pluralité d'individus, contournant ainsi le recours à une telle justification.

3.1 L'individu biologique et le sens commun.

La notion d'individu dans la sphère du vivant, celle qui est couramment désignée dans les sciences du vivant comme « l'individu biologique », a été habituellement assimilée à la problématique de l'organisme, en étant souvent considérée comme synonyme de celle-ci. La difficulté propre à cette discipline, celle de fournir un concept d'organisme univoque, a sans doute contribué à penser le problème de l'individu en relation avec le problème de l'organisme, parce que la naissance et le développement d'une discipline scientifique demandent d'abord la détermination claire de son objet d'étude. Ainsi, l'organisme, toujours considéré en tant qu'objet singulier sur lequel on applique les catégories qui structurent la pensée en biologie, est très proche des notions « d'agent » et « d'individu », dont les organismes servent traditionnellement d'exemple paradigmatique.

L'assimilation de ces deux notions comme étant deux faces inséparables d'une même pièce obéit aussi à l'intuition commune, celle qui semble reconnaitre dans la diversité des objets extérieurs des organismes qui se donnent à notre perception comme des entités clairement différenciables de leur entourage. Les organismes, ceux que nous voyons en dehors de nous et que nous pouvons différencier et comptabiliser de manière relativement facile, apparaissent comme des individus paradigmatiques, reconnaissables par tous au moment de leur accorder un domaine d'existence individuelle. Si on pouvait se permettre une définition simple et générale de la notion d'individu, on pourrait dire qu'un « individu est un certain particulier, caractérisé par sa perséité (sa séparation), son unité (ce particulier peut être compté, il possède des frontières, et il se caractérise par une identité transtemporelle), et éventuellement son unicité »[52]. Ainsi, si on prend en compte la définition précédente, l'individu biologique se laisse encadrer inéluctablement dans les frontières de l'organisme parce qu'il constitue l'exemple paradigmatique de l'individualité dans le monde vivant. En effet, un simple regard vers le monde vivant révèle une immense variété d'individus à tous les niveaux ou échelles de

[52] Thomas Pradeu, « Qu'est-ce qu'un Individu Biologique ? » dans *L'individu : perspectives contemporaines*, Pascal Ludwig, Thomas Pradeu (eds.), Paris, Vrin, 2008, 240 p., p.98.

complexité auxquels nous parvenons facilement à donner le statut d'objet séparé et différencié de leur entourage, qui possède des frontières claires et qui demeure lui-même à travers une période de temps, chaque objet étant lui-même unique. La notion d'organisme ainsi est reliée automatiquement à la notion d'individu biologique, notamment parce que dans l'intuition courante tout organisme apparaît comme un individu ; en tout cas, l'organisme s'érige comme le meilleur exemple pour expliquer ce que nous avons en tête au moment de définir ce qu'est un individu.

Cependant, l'assimilation spontanée de l'individu biologique à l'organisme dénoue la première problématique que nous pouvons identifier dans la théorisation de l'individu biologique en tant qu'organisme. Le problème est lié en partie aux exemples que nous avons à l'esprit, souvent intuitifs, au moment de désigner ce que l'on considère comme un individu. Par ailleurs, nous ne sommes pas opposés à la compréhension de l'organisme en tant qu'individu, bien au contraire, simplement, les raisons couramment invoquées derrière cette compréhension ne relèvent pas de l'analyse critique.

La plupart de ces exemples d'individus concernent des êtres vivants nettement séparés et différenciés de leur entourage et facilement dénombrables. Souvent ils correspondent à des mammifères qui se reproduisent sexuellement, des êtres multicellulaires qui se développent à partir d'une seule cellule œuf. Ainsi, le cheval, l'homme, l'arbre, l'oiseau, etc. apparaissent fréquemment comme les exemples privilégiés lorsqu'il s'agit de noter ce qui compte comme individu biologique ; toujours des organismes. En effet, même Aristote, au moment d'expliquer sa notion de substance première en érigeant l'existence individuelle comme principale caractéristique de celle-ci, prenait comme exemple des organismes classiques qui s'identifient facilement à des individus. Ainsi, pour Aristote, « la substance, au sens le plus fondamental, premier et principal du terme, c'est ce qui n'est ni affirmé d'un sujet, ni dans un sujet: par exemple, l'homme individuel ou le cheval individuel »[53].

De même, John Locke, dans *An Essay Concerning Human Understanding*, soutient sa notion d'individuation en s'appuyant sur la persistance de l'identité d'un organisme à travers le flux constant de la matière le constituant. L'intéressante théorie de Locke sur l'individuation n'exige pas que la persistance d'une entité vivante du point de vue de l'identité soit dépendante

[53] Aristote, Frédérique Ildefonse et Jean Lallot, *Catégories*, *op cit*.

d'une identité de composition matérielle dans la mesure où « *their identity depends not on a Mass of the same Particles ; but something else. For them the variations of great parcels of Matters alters not the identity* »[54][55]. En effet, pour Locke ce qui préserve l'identité, c'est le flux constant de matière qui permet une persistance identitaire à travers le temps. La continuité identitaire persiste en étant connectée spatiotemporellement à travers le flux de matière, comme la plante *« which has such organization of parts in one coherent body, partaking of one common life, it continues to be the same plant, as long it partakes of the same life, though that life be communicated to new particles of matter vitally united to the living plant, in a like continued organization, conformable to that sort of plants* »[56]. Ce qui est curieux dans le traitement de Locke est le fait qu'il ne propose pas une explication du fonctionnement de l'individuation dans la vie en général, même s'il développe une explication sur les principes d'individuation des animaux et plantes. Sans doute parce qu'il pensait qu'il y avait là une forme d'évidence[57]. C'est justement pour cela que la notion d'individu semble fonctionner sans problèmes, lorsque sont employés des exemples très communs à propos de la reconnaissance d'une entité particulière – un chien par exemple– qui demeure identique à travers les années malgré le flux constant de matériaux constitutifs. En effet, « From Socrates and Plato to Kripke and Putnam, organisms have been paradigm examples of primary substances, particulars and/or individuals, while species have served as paradigm examples of secondary substances, universals and/or classes »[58].

Lorsque nous assimilons de manière intuitive la notion d'organisme à celle d'individu, nous sommes en train de produire une sorte de synthèse conceptuelle économique ; ce qui compte pour l'organisme devrait compter aussi pour l'individu. Autrement dit, tout le contenu de la notion d'organisme devrait nourrir aussi la notion d'individu biologique, puisqu'un organisme est l'exemple paradigmatique d'un individu. Cependant, cette stratégie se heurte à un obstacle redoutable du fait que les sciences du vivant ont toujours eu du mal à spécifier de manière univoque ce qu'est réellement un organisme. En d'autres termes, la biologie ne possède toujours pas de concept général d'organisme qui fasse consensus. Ceci implique que la notion globale d'individu demeure toujours extrêmement problématique.

---

[54] Compte tenu du thème de recherche, l'ensemble de références en langue étrangère sera cité dans la version originale.
[55] John Locke, *An essay concerning human understanding*, London, J.F. Dove, 1828, 590 p., p. 217
[56] *Ibid.*145
[57] Jack Wilson, *Biological Individuality: the Identity and Persistence of Living Entities.*, New York, Cambridge University Press, 2008, 152 p.
[58] David L. Hull, « A Matter of Individuality », *Philosophy of Science*, 1978, vol. 45, n° 3, p. 335–360, p.338.

Ainsi, l'assimilation courante et intuitive de l'individu biologique à l'organisme correspond à une méconnaissance du monde vivant, qui ne repose que sur des exemples d'organismes restreints et stéréotypés pour évoquer l'individu (comme un cheval ou un homme) ; or, ces exemples ne sont absolument pas typiques dans la mesure où ils ne sont en rien représentatifs de la diversité des entités du monde vivant. Un examen plus attentif montre que le monde vivant est composé en majorité par des entités qui ne sont ni des mammifères, ni des vertébrés, ni même des multicellulaires, tous ces êtres que nous rapportons à des individus nettement différenciés et délimités. Or, sans chercher bien loin, les frontières du vivant sont remises en question à travers les exemples de fusion d'organismes comme la symbiose, et le fonctionnement colonial des ensembles hétérogènes d'individus qui paraissent agir comme une seule entité. « Physalia physalis » (la galère portugaise) par exemple a toujours surpris la communauté des chercheurs pour son mode opératoire colonial hétérogène, permettant à plusieurs individus d'agir ensemble temporairement pour former un seul individu[59]. Chaque individu se spécialise dans une tâche spécifique tout en conservant des cycles de vie indépendants, c'est-à-dire avec un développement individuel séparé des autres. Des exemples de comportement colonial ou social sont très communs en biologie, et dans ces cas nous avons souvent du mal à estimer où se trouve le niveau pertinent pour définir l'individualité biologique : l'individualité se trouve-t-elle dans les parties ou dans le tout ? Dans la mesure où les individus ou les organismes qui composent, par exemple, Physalia physalis, accomplissent des fonctions collectives, on est amené à se demander si le fait de constituer un ensemble peut être légitimement considéré comme un critère de l'organisme, comme dans le cas d'un cheval ou d'un homme ?

Comme nous pouvons apprécier, la désignation de l'organisme, c'est-à-dire, la possibilité de pouvoir designer de manière univoque ce qu'est un organisme, n'est en rien un problème simple à résoudre. Il représente au contraire l'un des défis majeurs de la biologie en tant que discipline scientifique. En effet, malgré la clarté des exemples paradigmatiques de l'individu biologique, lorsqu'on prend la peine de faire face à la variété multidimensionnelle du vivant, on ne peut plus reconnaitre et désigner avec certitude ce qui compte comme un organisme et ses frontières.

[59] Gillian M. Mapstone, « Global Diversity and Review of Siphonophorae (Cnidaria: Hydrozoa) », *PLoS ONE*, 6 février 2014, vol. 9, n° 2, p. e87737.

4. L'extension de l'individu biologique darwinien

Avant l'apparition des notions d'évolution et de sélection, séparer l'individu biologique de l'organisme ne paraissait guère naturel. En effet, le concept d'évolution permet d'introduire une dynamique au sein même des taxons, auparavant fixes, ce qui révèle par là même la coexistence de plusieurs niveaux ontologiques dans le paysage du vivant.

L'introduction de la notion de sélection naturelle implique une extension de la notion d'individu biologique qui dépasse le cadre traditionnel focalisé sur l'organisme. De cette façon, même si selon un usage ordinaire, l'organisme fait clairement référence à l'individu biologique, la biologie contemporaine a su faire un usage plus large du concept d'individu. Par conséquent, l'organisme, en tant que catégorie spéciale d'individu, a subi une certaine relativisation, notamment parce que l'exploration de toutes les facettes que comporte le vivant –souvent représentée par la dynamique hiérarchisée des bio-molécules, des gènes, des virus, des tissus et des organes, jusqu'aux macro-interactions écologiques et symbiotiques des organismes, des populations ou des espèces– a montré une variété de phénomènes qui relativise l'importance de l'organisme dans le discours biologique. C'est pourquoi les philosophes et les biologistes se demandent à juste titre si les organismes font partie d'une catégorie spéciale et nécessaire pour penser le vivant[60], ou si on peut faire abstraction de celle-ci et continuer de développer la biologie sans le recours à une notion précise de l'organisme vivant, étant donné que les problématiques centrales peuvent potentiellement être posées sans avoir besoin d'un tel concept[61]. En effet, nous pensons que la relativisation de la notion d'organisme est facilitée notamment par la structure de l'hypothèse de la sélection naturelle et par la synthèse moderne néo-darwinienne, au sein de laquelle plusieurs agents sont susceptibles d'être sélectionnés.

En fait, la biologie s'appuie sur le paradigme de l'évolution par sélection naturelle, lequel est dans l'obligation de cerner l'unité sur laquelle la sélection agit. Le cadre théorique de la biologie, à partir du moment où celle-ci est définie comme discipline historique, dépend d'une spécification adéquate de l'unité au sein de laquelle ces changements historiques ont été produits. Par ailleurs, l'intérêt que suscite cette problématique pour les philosophes résulte,

[60] K. Ruiz-Mirazo et al., « Organisms and their place in biology », art cit.
[61] J.A. Wilson, « Ontological butchery: organism concepts and biological generalizations », art cit.

d'une part, du fait qu'une réponse adéquate à celle-ci pourrait clarifier de notions qui ont été liées depuis toujours, comme la notion d'organisme ou la notion d'entité vivante ; d'autre part, la réponse apportée à cette question mobilise des ontologies différentes, voire des univers avec des entités et statuts différents qui méritent être distingués.

L'extension de l'individu biologique a plusieurs moments, commençant par la notion classique darwinienne, pour laquelle l'unité de sélection équivaut quasi-exclusivement au niveau de l'organisme, jusqu'à la synthèse moderne, pour laquelle l'extension de la notion d'unité de sélection va au-delà de l'organisme comme entité porteuse de la pression sélective. Dans cette section, nous allons revisiter rapidement tous ces moments, dans le but d'offrir une perspective générale de l'ampleur de l'unité de sélection. Il est important pour nous, dans le cadre de notre recherche, de souligner la mise en place du concept d'individu évolutionniste, montrant qu'il s'installe pour désigner une pluralité d'entités. Ceci montre, selon nous, à la fois la puissance et la faiblesse la plus évidente de cette approche. Sa puissance consiste à unifier une notion qui s'adapte et qui enrichit l'ontologie biologique, en faisant émerger des entités qu'avant on n'admettait pas. Mais, sa difficulté tourne autour de la généralisation radicale de l'individu et de la perte de la consistance ontologique de l'organisme en tant que niveau spécial d'individualité.

4.1 L'individu biologique darwinien classique

L'assimilation de l'individu biologique aux organismes, dans le cadre darwinien classique, est tout à fait explicite. L'action de la sélection naturelle est décrite comme une force qui agit sur les individus, en même temps que l'organisme est compris par Darwin comme l'entité sur laquelle porte l'action causale de cette sélection[62]. Pour comprendre la notion d'évolution par sélection naturelle, et ainsi comprendre l'importance de l'individu dans le cadre darwinien, il faut comprendre ce qu'il y a d'essentiel à ce processus.

Dans la fin de l'*Origine des espèces*, Darwin décrit les conditions de base –de simples lois naturelles– grâce auxquelles la sélection peut agir :

[62] Jean Gayon, *Darwin et l'après Darwin: une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*, Paris, Editions Kimé, 1992, 453 p.

> « Ces lois, prises dans leur sens le plus large, sont : la loi de la croissance et de la reproduction ; la loi d'hérédité qu'implique presque la loi de reproduction ; la loi de variabilité, résultant de l'action directe et indirecte de conditions d'existence, de l'usage et du défaut d'usage ; la loi de la multiplication des espèces en raison assez élevée pour amener la lutte pour l'existence, qui a pour conséquence la sélection naturelle, laquelle détermine la divergence de caractères, et l'extinction de formes moins perfectionnées »[63].

Comme le montre bien la citation, les conditions fondamentales pour que l'évolution par sélection naturelle opère sont très abstraites et générales. Dans le même temps, l'enjeu semble très clair ; une fois que les conditions requises sont là, le changement évolutif est inévitable. Même si le caractère abstrait de cette formulation demande une analyse plus détaillée, ce qui importe pour le moment c'est de voir que, dans cette formulation, il n'existe aucune mention explicite de la structure ou du support physique où les lois mentionnés dans le paragraphe peuvent s'appliquer ; par exemple, quelle entité est concernée dans la reproduction ou la variabilité, l'organisme, l'espèce, les traits ? Cependant, l'individu, sans qu'importent ni le support ni l'entité désignée par cette notion, est forcément au centre de la logique interne de l'évolution par sélection naturelle. En effet, l'hypothèse de la sélection naturelle repose sur l'existence effective de la reproduction et de la survie différentielle des individus. La théorie de la sélection naturelle, même dans sa formulation la plus abstraite ou schématique, dépend pour être pensée, de l'existence d'une multiplicité d'individus qui sont suffisamment séparés et différents entre eux pour être différentiellement sélectionnés et reproduits.

Pour prolonger l'idée précédente, la notion darwinienne d'individu biologique va s'imposer auprès des biologistes grâce aussi à sa pertinence instrumentale. En fait, l'individu biologique darwinien est strictement lié à l'action de recenser des entités dans un système naturel. En d'autres termes, l'individu biologique correspond à l'entité dont les biologistes recensent les naissances et les morts dans un espace naturel, ce qui constitue le processus évolutif lui-même. Si un certain type de maladie mortelle affecte les individus les plus petits dans la population de façon disproportionnée, et si la taille est héritable, alors nous pouvons

[63] Charles Darwin, *L'origine des espèces*, Paris, Flammarion, 2008., p. 563.

supposer que la taille moyenne des membres de cette population augmentera au fil du temps[64]. Ainsi, la notion d'individu biologique est liée à la notion de valeur sélective (*fitness)*.

La notion de valeur sélective, est un outil principalement utilisé par la biologie évolutive moderne afin de décrire le changement évolutif en se focalisant sur le changement relatif de la fréquence génétique à travers les générations. Il s'agit d'un outil à la fois prédictif et explicatif du processus évolutif, qui peut notamment offrir une explication cohérente de la persistance d'un trait dans une population ou de l'adéquation entre phénotype et environnement. Or, mis à part le fait que tous les concepts tels que, « génération », « trait », et « phénotype » ne font sens que par rapport au concept basique « d'individu », et vu que les biologistes invoquent implicitement une qualification particulière de l'individu à chaque fois qu'ils utilisent ces notions[65], utiliser la notion de valeur sélective comme outil de mesure, requiert de pouvoir compter des individus, sans trop se poser de questions sur la nature de ceux-ci.

La notion d'individu chez Darwin précède aussi les notions de classe ou de type naturel. Premièrement, on peut le constater par les présupposés théoriques du schéma darwinien, au sein duquel de légères différences entre les individus accompagnent le mécanisme de l'évolution par sélection naturelle. C'est l'accumulation de ces différences qui se transforme en différences taxonomiques majeures entre espèces, genres et toutes les grandes classes d'organismes[66]. De plus, même en voulant admettre que des groupes d'organismes correspondent à un certain « type » d'organisme, comme une espèce ou une race, ce qui compte pour Darwin ce sont leurs différences, parce que c'est bien à partir des différences dans leurs perspectives de survie ou de reproduction (*fitness*), que nous allons pouvoir concevoir un taux moyen de reproduction et de survie réelle. Du fait que certaines différences pertinentes pour la survie et la reproduction sont héritables, les aptitudes de survie et de reproduction moyennes des organismes au sein d'une espèce sélectionnée tendent à augmenter avec le temps, toutes choses égales par ailleurs.

Deuxièmement, Darwin a rejeté l'idée d'une *stase* fondamentale représentée par des traits invariables au sein d'une espèce qui définiraient ces espèces. Le remplacement de la notion classique d'espèce, comme type immuable, par une notion d'espèce conçue comme dynamique temporelle d'un ensemble de populations correspond probablement à la transformation la plus radicale de la pensée biologique introduite par Darwin[67]. Les différences

[64] E. Clarke, « The problem of biological individuality », art cit.
[65] *Ibid.*
[66] André Pichot, *Histoire de la notion de vie*, Paris, Gallimard, 1993, 973 p.
[67] Jan Sapp, *Genesis: the evolution of biology*, Oxford, New York : Oxford University Press, 2003, 364 p., p.28

individuelles sont la seule réalité existante, alors que les espèces ne représentent que des abstractions en partie au moins arbitraires. Ainsi, en se focalisant sur l'individu comme seule unité pertinente, Darwin a pris ses distances avec l'un des concepts centraux de la philosophie depuis Platon : L'*eidos* (idée, type, ou essence). Comme le souligne Ernst Mayr, la notion de population chez Darwin est construite sur la base de l'unicité de l'individu, où « *All organisms and organic phenomena are composed of unique features and can be described collectively only in statistical terms. Individuals, or any kind of organic entities, form populations of which we can determine the arithmetic mean and the statistics of variation. Averages are merely statistical abstractions, only the individuals of which the populations are composed have reality* »[68]. De ce fait, l'individu est au centre de la vision classique de la notion de sélection naturelle, et Darwin considère l'organisme comme unité sélective de base[69]. La sélection opère à travers le succès reproductif différentiel des organismes individuels. Autrement dit, la sélection est une interaction entre individus, et si une espèce survit plus longtemps, c'est dû à l'agrégation du succès reproductif des individus de l'espèce à travers leurs interactions, et non à une propriété ou une essence de l'espèce[70].

Toutefois, c'est bien avec l'arrivée de la « synthèse moderne » que la notion d'individu biologique va connaître une extension considérable, grâce notamment à la formalisation mathématique de la théorie de la sélection naturelle, qui permet la coexistence de plusieurs entités, avec la seule condition de respecter les conditions structurelles de la théorie.

4.2 L'unité de sélection contemporaine.

Bien que Darwin se soit contenté de constater la variation des individus sans pourtant connaitre le mécanisme qui la rendait possible, pour lui il était clair que les variations étaient graduelles, et non discontinues[71]. Le fait que les espèces ne soient pas fixes, à cause de

[68] Ernst Mayr, « Typological Versus Population Thinking » dans E. Sober (ed.), *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, Cambridge, Massachusetts, London, The Mit Press. Bradford Books, 1994, p. 157–160.
[69] E. Clarke, « The problem of biological individuality », art cit.
[70] S. J. Gould, « Darwinism and the expansion of evolutionary theory », *Science (New York, N.Y.)*, 23 avril 1982, vol. 216, n° 4544, p. 380-387.
[71] Les discussions, presque immédiatement après la formulation de la théorie de la sélection naturelle, sur les mécanismes et la manière dont les mutations des organismes ont lieu, sont très intéressantes et riches. Elles permettent en effet constater que les propositions de Darwin ont été souvent refusées. L'une des disputes les plus virulentes correspond au mécanisme de variation, et à l'incompatibilité supposée entre le projet mendélien, qui admettait des sauts mutationnels, et le projet darwinien, qui théorisait le changement évolutif par des

l'accumulation de petites différences entre les individus, si bien que les espèces s'apparentent à un groupe hétérogène, permet de justifier le célèbre aphorisme selon lequel l'évolution agit graduellement. Ce gradualisme, qui s'est exprimé dans un premier temps par opposition au mendélisme, mais qui plus tard se réconciliera avec lui, s'est imposé car il a trouvé une voie de conciliation avec les mécanismes de mutation, notamment à partir des travaux de Fisher[72]. On observa que les mutations, dont les effets sont la plupart du temps limités, sont parfaitement compatibles avec le gradualisme darwinien, et en constituent en réalité le mécanisme de variation, tant recherché depuis Darwin[73]. Plus tard, au début des années 50, s'est produite une association de diverses disciplines biologiques autour de la génétique des populations qui était le cœur de la théorie néo-darwinienne. Il s'agit de l'unification de pratiquement toutes les branches de la biologie sur la base de principes relatifs à l'évolution. Ainsi, Julian Huxley introduit le terme « synthèse évolutionniste » dans *Evolution: The Modern Synthesis* (1942) pour désigner l'acceptation générale de deux conclusions : l'évolution graduelle peut s'expliquer en termes de petits changements génétiques (« mutations »), de recombinaisons, et de l'arrangement de la variation génétique par la sélection naturelle ; et les phénomènes évolutifs observés, en particulier les processus macro-évolutifs et la spéciation, peuvent être expliqués d'une manière compatible avec les mécanismes génétiques connus[74]. La particularité de cette fusion est que, entre autres, elle permit de surimposer la structure de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle à de nombreuses disciplines biologiques, parmi lesquelles nous trouvons la paléontologie, la morphologie, la biologie moléculaire, la systématique, etc. Par ailleurs, l'intégration du projet mendélien demeure sans aucun doute le pivot de cette synthèse, notamment parce que, grâce à la toute nouvelle et très théorique génétique des populations, on disposait enfin d'un mécanisme quantitatif pour décrire le changement évolutif[75].

---

variations graduelles. Ainsi, les généticiens, fidèles au projet mendélien, traitaient les mécanismes de variations comme des mutations susceptibles de « sauts ». Le phénomène de spéciation, par exemple, était expliqué comme conséquence des sauts variationnels (voir la thèse de De Vries par exemple). C'est à partir de la synthèse moderne que la thèse de Darwin fut amplement acceptée, justement à partir de l'unification du projet mendélien et des mécanismes d'évolution proposés par Darwin.

[72] R. A. Fisher, « XV.—The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. », *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, ed 1919, vol. 52, nº 2, p. 399-433.

[73] Thomas Pradeu, « Philosophie de la Biologie » dans *Précis de Philosophie des Sciences*, A. Barberousse, D. Bonnay, M. Cozic (eds.)., Paris, Vuibert, 2011, p. 378-403.

[74] Ernst Mayr (ed.), *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*, 4. printing., Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press, 1998, 487 p.

[75] S.J. Gould, « Darwinism and the expansion of evolutionary theory », art cit.

Le débat autour de l'unité de sélection, celle que Darwin situait au niveau de l'organisme, prend par conséquent une extension considérable. De manière générale, on peut dire que la synthèse néo-darwinienne résulte d'une connexion entre une nouvelle unité de sélection (le gène) et le mécanisme de la sélection naturelle. Les idées de la génétique mendélienne sont transformées en une dynamique de fréquences alléliques, unifiant deux traditions de recherche très différentes et autrefois divisées, le naturalisme darwinien et les généticiens expérimentaux. Les processus évolutifs darwiniens sont dès lors compris en termes génétiques comme des changements graduels de fréquences alléliques dans la population au cours des générations[76]. Et ceci à cause de l'impact de la sélection naturelle sur le phénotype des individus d'une population[77]. Cette variation génétique conduit à des changements phénotypiques parmi les membres d'une population.

Comme on peut voir, la portée de l'idée darwinienne de la sélection naturelle a été étendue, notamment par l'intégration de nouveaux acteurs et de concepts inconnus à l'époque de Darwin, tels que la génétique, puis la découverte de l'ADN qui n'a fait que conforter la synthèse des années trente. Ces nouvelles données ont à leur tour permis d'introduire de nouvelles analyses des phénomènes tels que la sélection de parentèle, l'altruisme et la spéciation. Dans cette perspective, notons l'importance du *gène* comme unité de sélection. La vision traditionnelle selon laquelle la sélection est censée agir sur les organismes d'une population est contestée par l'application de la notion de sélection au-dessus du niveau de l'organisme. Richard Dawkins par exemple a proposé de considérer que le gène est la seule véritable unité de sélection, tandis que certains évolutionnistes comme Stephen J. Gould, Elliot Sober, David Wilson ou David Hull avancent que la sélection naturelle agit sur des groupes d'organismes, tels que les groupes sociaux, les espèces et les superorganismes.

[76] Neo-Darwinism. (2013, August 20). *New World Encyclopedia,* Retrieved 14:22, December 4, 2016 from http://www.newworldencyclopedia.org/p/index.php?title=Neo-Darwinism&oldid=972876.

[77] Pour plus de détails consulter : Arie J. van Noordwijk, « Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary Biology 2nd edition, Sinauer Associates Inc. Sunderland, Mass. », *Journal of Evolutionary Biology*, janvier 1988, vol. 1, n° 1, p. 89-90.

4.3 La formulation contemporaine de la théorie de l'évolution par sélection naturelle

Dans un article publié en 1970, Mary Williams propose une axiomatisation de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. Williams suggère d'exprimer la théorie de l'évolution de Darwin comme un système déductif dans lequel les principes fondamentaux de la théorie sont utilisés comme axiomes à partir desquels le reste des principes de la théorie peuvent être dérivés déductivement[78]. Richard Lewontin, à la suite de l'article de Mary Williams, montre que la structure de la théorie de l'évolution par sélection naturelle la rend applicable à des entités très différentes, et non pas seulement aux organismes. Pour Lewontin, l'axiomatisation de Williams montre clairement que les principes peuvent être appliqués également aux gènes, aux organismes, aux populations, aux espèces, et aux extrémités opposées de l'échelle, des molécules pré-biotiques et des écosystèmes. Ainsi, dans son article « units of selections » Lewontin présente la formulation de la structure de la sélection naturelle de la manière suivante :

> As seen by present-day evolutionists, Darwin's scheme embodies three principles …:
>
> « 1. Different individuals in a population have different morphologies, physiologies, and behaviors (phenotypic variation).
>
> 2. Different phenotypes have different rates of survival and reproduction in different environments (differential fitness).
>
> 3. There is a correlation between parents and offspring in the contribution of each to future generations (fitness is heritable). »[79]

Ces trois principes constituent certainement les trois axiomes de base de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. Tant qu'une population sera soumise à ces principes, elle fera inévitablement l'objet d'un changement évolutif. Ainsi, le théoricien peut commencer par décrire la façon dont le processus évolutif fonctionne dans les populations d'organismes individuels, mais les facteurs d'évolution se retrouvent aussi dans d'autres domaines. Des entités beaucoup plus petites que les organismes, tels que les chromosomes ou les gènes, et des

[78] Mary B. Williams, « Deducing the consequences of evolution: A mathematical model », *Journal of Theoretical Biology*, décembre 1970, vol. 29, n° 3, p. 343-385.
[79] R.C. Lewontin, « The units of selection », art cit., p2.

entités plus grandes que les organismes, tels que les groupes sociaux ou les espèces pourraient satisfaire les exigences de la théorie de l'évolution par sélection naturelle[80]. En effet, la généralité des principes de la sélection naturelle signifie que toutes les entités potentiellement sujettes à des variations de reproduction et d'hérédité peuvent évoluer. Ainsi, les unités de la sélection darwinienne gagnent toute l'échelle du vivant en s'appuyant sur la structure générale de la théorie. La formule de Lewontin envisage la logique de l'évolution d'une manière particulière, parce qu'elle synthétise le processus évolutif sur le mode d'une « recette de cuisine ». Il y a trois ingrédients principaux : la diversité, l'héritabilité, et les différences reproductives entre les individus (différences de *fitness*), et il suffit de les mettre ensemble pour avoir le produit final : du changement évolutif.

On trouve dans le livre de Mark Ridley, *Evolution*, une autre formulation du même genre :

> « Natural selection is easiest to understand, in the abstract, as a logical argument, leading from premises to conclusion. The argument, in its most general form, requires four conditions:
>
> 1. Reproduction. Entities must reproduce to form a new generation.
>
> 2. Heredity. The offspring must tend to resemble their parents: roughly speaking, ''like must produce like.''
>
> 3. Variation in individual characters among the members of the population. …
>
> 4. Variation in the *fitness* of organisms according to the state they have for a heritable character. In evolutionary theory, fitness is a technical term, meaning the average number of offspring left by an individual relative to the number of offspring left by an average member of the population. …
>
> If these conditions are met for any property of a species, natural selection automatically results. If any conditions are not met, natural selection does not occur[81] ».

La logique interne de l'évolution par sélection naturelle est présentée comme une formule chimique dans laquelle les ingrédients sont mélangés pour obtenir un résultat

[80] P. Godfrey-Smith, *Darwinian populations and natural selection*, *op. cit.*
[81] Mark Ridley, *Evolution*, 3rd ed., Malden, MA, Blackwell Pub, 2004, 751 p., p.109

inévitable. L'accent est porté sur le fait de comprendre l'action de la sélection naturelle en termes d'interaction d'un ensemble d'ingrédients, donnant comme résultat le changement évolutif[82]. A partir de cette analogie avec les recettes de cuisine, d'un côté s'ouvre une voie de naturalisation du processus, se frayant un chemin vers des formalisations statistiques et mathématiques. D'un autre côté – et c'est le plus important pour nous– cette formule a été postulée aussi pour identifier l'unité causale de sélection. En d'autres termes, pour décrire où se trouve le niveau pertinent (l'individu) pour que le mécanisme causal de l'évolution agisse.

Par ailleurs, prenant note de la nature abstraite de l'évolution par sélection naturelle, quelques années après la publication de Lewontin, Richard Dawkins lance un débat qui va motiver l'engagement de toute une communauté de biologistes et de philosophes autour du problème de l'individu biologique.

4.4 Le gène en tant qu'individu biologique

Dans son livre G. C. Williams redéfinit le « gene », en tant que « any hereditary information for which there is a favorable or unfavorable selection bias equal to several or many times its rate of endogenous change »[83]. Dawkins accepte cette manière de comprendre le gène sous sa *forme évolutive* et l'envisage comme une notion encore plus générale : la notion de réplicateur.

Le gène égoïste[84], a pour originalité d'amener jusqu'à ses limites la thèse de l'unité de sélection, tout en profitant de la structure de la théorie darwinienne mise en évidence par Lewontin. Dawkins propose de situer l'unité de sélection, non pas au niveau de l'organisme, mais au niveau des gènes, affirmant que la seule unité pertinente pour que la sélection agisse,

[82] Sans vouloir entrer dans les détails, il faut bien prendre en compte que, comme montre Geofrey-Smith, les formules standards ne couvrent pas tous les cas, et ne suffisent pas à prédire le changement évolutif. Les formulations standards ont des problèmes parce qu'elles tentent d'accomplir deux tâches théoriques à la fois : d'une part, décrire tous les cas authentiques de l'évolution par la sélection naturelle, et d'autre part, décrire un mécanisme causal transparent.

[83] George C. Williams, *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*, Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 1996, 307 p., p.25

[84] Richard Dawkins, *The selfish gene*, 30th anniversary ed., Oxford ; New York, Oxford University Press, 2006, 360 p.

c'est le gène. Il ne s'agit pas uniquement de penser que la fréquence de certains allèles augmente comme résultat de la sélection, ce qui est tout à fait trivial. L'idée de Dawkins s'appuie sur une modification du statut du gène : les différences individuelles (la valeur sélective) entre gènes – traduites par leur capacité d'engendrer des copies d'eux-mêmes – expliquent pourquoi plus de gènes apparaissent dans chaque génération qui peuvent se copier jusqu'à leur plein potentiel phénotypique. De cette manière, les différences sélectives entre eux résultent d'une différence en rapport à leurs perspectives reproductives, ce qui est interprété par le nombre de copies réelles d'eux-mêmes qui apparaissent dans la génération suivante. L'évolution par sélection naturelle est donc un processus par lequel la capacité moyenne des gènes à laisser des copies d'eux-mêmes augmente avec le temps. Par cette voie, le gène est redéfini comme un « réplicateur »[85] et la sélection est comprise comme la lutte entre les réplicateurs des lignées germinales actives. Les réplicateurs sont des entités qui peuvent être copiées. Les réplicateurs actifs sont ceux dont les propriétés peuvent influencer leurs chances d'être copié. Les réplicateurs de la ligne germinale sont ceux qui ont le potentiel de laisser un nombre infini de descendants[86].

De ce fait, on peut bien identifier la logique à l'œuvre dans la thèse de Dawkins, en érigeant le gène comme seule unité de sélection tributaire des effets de la sélection naturelle. En effet, sur une échelle temporelle longue comme celle de l'évolution, les organismes et groupes exhibent une nature très transitoire, « *they are like clouds in the sky or dust-storms in the desert* »[87], ils ne sont pas stables au fil du temps évolutif. Les populations, toujours en mouvement et recomposition, ne peuvent avoir une identité constante, en étant de surcroît soumises à des changements évolutifs de l'intérieur. Autrement dit, une population n'est pas une entité assez discrète pour être une unité de sélection naturelle ; elle n'est pas assez stable et unitaire pour être « sélectionnée » parmi d'autres populations. La même remarque s'applique aux organismes, qui changent au cours des générations suivantes. En effet, « *individuals are not stable things, they are fleeting* »[88], toujours en passage, et dans tous les cas ils ne sont pas destinés à persévérer à travers le temps.

D'un autre côté, les gènes contenus par les organismes qui forment les populations, sont transmis très fidèlement de génération en génération, ils incarnent les entités qui persistent au

[85] *Ibid*, p.15
[86] Kim Sterelny et Philip Kitcher, « The return of the gene », *The Journal of Philosophy*, 1988, vol. 85, n° 7, p. 339-361.
[87] R. Dawkins, *The selfish gene*, *op. cit.*, p. 34
[88] *Ibid.*, p.35

cours du temps, rendant possible l'accumulation de petites adaptations. Les gènes ne sont pas détruits à travers les générations, comme c'est le cas des organismes, ils ne font que modifier les partenaires (les organismes) dans lesquels ils existent. La molécule d'ADN peut vivre théoriquement indéfiniment par la lignée de ses propres copies, en tant que réplicateur potentiellement quasi-immortel. En conséquence, la théorie de l'évolution par sélection naturelle ne devrait pas s'appliquer aux organismes, tel qu'envisagé traditionnellement, mais aux entités qui persistent véritablement à travers le temps, à savoir les gènes ; « *They are the replicators and we are their survival machines* »[89]. Les meilleurs réplicateurs construisent de meilleures machines de survie, des *véhicules*, et par conséquent ils se font copier plus souvent. En même temps, les véhicules qui sont associés avec les réplicateurs qui ont plus de succès deviennent plus communs aussi. Ainsi, si l'histoire orthodoxe se concentre sur le succès des organismes individuels, Dawkins prétend exposer une lutte sous-jacente entre les réplicateurs[90], les véritables entités causales des organismes.

Comme on peut désormais le souligner, la logique de Dawkins pour aborder le problème de l'unité de sélection repose sur la persistance de l'entité, c'est-à-dire la capacité de se conserver en se répliquant. Dans cette entreprise, l'organisme joue le rôle de simple réceptacle au service de l'unité qui persiste : le gène. L'organisme a pour but de préserver et propager les réplicateurs qu'il contient, permettant leur existence à travers le temps. Ainsi, le véritable bénéficiaire de la sélection naturelle c'est le gène, la seule entité qui persiste au fil du temps.

Dawkins abandonne par conséquent la vision classique darwinienne de l'unité de sélection comme individu-organisme : « *I shall argue that the fundamental unit of selection, and therefore of self-interest, is not the species, nor the group, nor even, strictly, the individual. It is the gene, the unit of heredity* »[91]. L'exemple de Dawkins illustre parfaitement la plasticité interprétative de la structure abstraite de la théorie de l'évolution par sélection naturelle. La théorie, prise de manière abstraite, n'empêche pas de modifier l'unité de sélection, au point même de relativiser l'importance de l'organisme. Ainsi, l'individu biologique compris comme l'unité bénéficiaire de la sélection, peut être pensé à des niveaux différents de l'organisme, ici

[89] *Ibid.*
[90] K. Sterelny et P. Kitcher, « The return of the gene », art cit.
[91] R. Dawkins, « The selfish gene », art cit., p. 34

au niveau des gènes, mais comme on va le voir plus loin, aussi au niveau des espèces, des groupes et des super-organismes.

Avant d'analyser les autres niveaux qui peuvent faire office d'unité de sélection, nous allons montrer que, malgré l'effervescence intellectuelle qu'a déclenchée la conception de Dawkins sa thèse sur le gène comme unité de sélection ne fonctionne tout simplement pas.

4.4.1 Critique au réductionnisme génétique de Dawkins

Tout d'abord, la conception utilitariste du gène selon laquelle les organismes sont au service d'un agent qui tire les fils à l'image d'un spectacle de marionnettes, ne peut être sérieusement envisagée dans son sens littéral car elle suppose que les gènes seraient doués d'une forme d'intentionalité. On peut certes accorder à Dawkins que son hypothèse vaut comme métaphore explicative heuristique[92]. L'idée de suggérer que les gènes ont pour but de faire plus de copies d'eux-mêmes en utilisant les organismes comme centre d'opérations signifie que la sélection a favorisé les gènes qui, par hasard, ont varié de manière à ce que plusieurs exemplaires aient survécu au cours des générations suivantes. Toutefois, cette idée ne peut pas être employée pour décrire factuellement l'action de la sélection naturelle dans la mesure où, comme le signale Stephen Jay Gould, « *no matter how much power Dawkins wishes to assign to genes, there is one thing that he cannot give them –direct visibility to natural selection* »[93]. Les gènes ne peuvent être, à strictement parler, des unités de sélection, car la sélection naturelle ne peut être en contact direct avec de simples gènes, mais uniquement avec des intermédiaires que sont les organismes entiers. Ainsi, Gould défend l'argument que l'unité de sélection doit être en relation directe avec la survie différentielle et la reproduction que demande la sélection : or, les gènes ne sont pas dans cette relation directe. La sélection peut agir uniquement sur les individus qui contiennent ces molécules et ces traits, et non sur l'ADN, situé dans le noyau cellulaire.

On pourrait répondre que la sélection, en favorisant des traits adaptatifs spécifiques des organismes, favorise les gènes qui sont directement reliés à ces traits. Ainsi, la sélection agirait

---

[92] Pour la valeur heuristique de la thèse de Dawkins voir : Alan Grafen et Mark Ridley, *Richard Dawkins: how a scientist changed the way we think: reflections by scientists, writers, and philosophers*, Oxford, Oxford University Press, USA, 2007.

[93] S. J. Gould, *Caring Groups and Selfish Genes' in The Panda's Thumb*, New York, WW Norton, 1980., 339 p., p. 87

directement sur les gènes, qui dirigent directement ces traits. Une corrélation exacte entre trait et gène serait alors établie, et même nécessaire, à même de sauver la thèse de Dawkins. Mais on sait très bien que cette corrélation est un mythe[94]. Les organismes ne se ramènent pas à une mosaïque ou à un puzzle dont chaque pièce serait un trait phénotypique construit par un gène particulier. Ainsi, comme le signale Godfrey-Smith, pour que la sélection naturelle puisse fonctionner sur un seul gène, les organismes devraient s'apparenter à une sorte de « patchwork[95] » formé par des apports causaux distincts de ces gènes. Or, cette hypothèse de « patchwork » est incompatible avec ce que nous savons à propos de l'action des gènes et de leur développement[96]. L'approche de Dawkins exige que les gènes aient une influence directe sur les corps, traduisant cette influence par des traits morphologiques et physiologiques qui sont censés influer directement sur le succès d'un organisme. Cette favorise uniquement une vision réductionniste, par conséquent non réaliste, de la construction d'un organisme. Comme le souligne encore Gould, « *It may be that many, if not most, genes work equally well (or at least well enough) in all their variants and that selection does not choose among them. If most genes do not present themselves for review, then they cannot be the unit of selection* »[97].

Cette conception s'appuie épistémologiquement sur trois présupposés qui se font écho : l'atomisme, le réductionnisme et le déterminisme. L'idée classique selon laquelle le tout est égal à la somme de ces parties implique que pour comprendre le tout, il faut le décomposer en unités fondamentales. La détermination causale va alors des unités et des propriétés microscopiques vers les macroscopiques ; tous les événements et les objets sont déterminés par des causes précises qu'il faut dévoiler jusqu'à l'intérieur de la matière. Ainsi, dans l'univers biologique, cette approche épistémologique postule que « *all biological properties are realized by combinations – sometimes vastly complex combinations – of molecular properties* »[98]. Cette perspective centrée sur la molécule a trouvé en l'ADN le candidat le plus prometteur pour prendre le rôle d'« atome » biologique. Selon cette logique, les seuls phénomènes observables correspondent à des séquences linéaires de réactions chimiques qui *causent* des transformations moléculaires spécifiques. Il n'y a pas de place pour la dimension spatiale du phénomène, ni pour

[94] Pour une histoire précise de la notion du gène et la construction mythique-conceptuelle qui va avec, vous pouvez consulter : Evelyn Fox Keller, *The century of the gene*, Cambridge, Harvard University Press, 2009, 192 p.
[95] Métaphore introduite par Godfrey-Smith. Un patchwork est une technique de couture qui consiste à assembler plusieurs morceaux de tissus de tailles, formes et couleurs différentes pour réaliser différents types d'ouvrages.
[96] Peter Godfrey-Smith, « The replicator in retrospect », *Biology and Philosophy*, 2000, vol. 15, nº 3, p. 403-423.
[97] S.J. Gould, *Caring Groups and Selfish Genes' in The Panda's Thumb*, *op. cit.*, p. 91
[98] Alex Rosenberg, « Reductionism redux: computing the embryo », *Biology and Philosophy*, 1997, vol. 12, nº 4, p. 445-470., p. 464

l'importance que joue la structure organisée des systèmes en développement dans les descriptions des interactions moléculaires ; cela permet d'ignorer une propriété fondamentale des processus de développement, à savoir le fait que les processus de développement varient souvent plus profondément que les caractères qui se développent[99]. De plus, les organismes, en tant qu'entités éminemment historiques, sont construits grâce à un concert de facteurs internes, parmi lesquels on trouve les gènes, qui sont eux-mêmes influencés par leurs environnements interne et externe.

Nous ne voulons toutefois pas rentrer dans une longue discussion entre le réductionnisme génétique et l'holisme ou l'organicisme. Ce point a été largement traité par la philosophie de la biologie à travers une multiplicité d'articles[100], précisant que le mythe du gène tout puissant est parvenu depuis un moment à sa fin. Cependant, la critique que l'on peut opérer contre la thèse de Dawkins ne s'épuise pas dans l'analyse critique de son réductionnisme manifeste[101] ou dans les conditions irréelles qu'il nous demande d'accepter pour définir le gène, mais dans le fait que sa thèse ne traite pas vraiment de la problématique de l'unité de sélection. Autrement dit, Dawkins, en argumentant en faveur d'un sélectionnisme génétique exacerbé confond le problème de Lewontin par rapport aux unités de sélections, et conduit surtout à de la confusion.

---

[99] Manfred D. Laubichler et Günter P. Wagner, « How molecular is molecular developmental biology? A reply to Alex Rosenberg's reductionism redux: computing the embryo », *Biology and Philosophy*, 2001, vol. 16, n° 1, p. 53-68.

[100] Voici quelques exemples : Scott F. Gilbert et Sahotra Sarkar, « Embracing complexity: organicism for the 21st century », *Developmental dynamics*, 2000, vol. 219, n° 1, p. 1-9. / Garland E. Allen, « Mechanism, vitalism and organicism in late nineteenth and twentieth-century biology: the importance of historical context », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2005, vol. 36, n° 2, p. 261-283. / Daniel J. Nicholson, « The concept of mechanism in biology », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2012, vol. 43, n° 1, p. 152-163. / Ana M. Soto, Carlos Sonnenschein et Paul-Antoine Miquel, « On physicalism and downward causation in developmental and cancer biology », *Acta Biotheoretica*, 2008, vol. 56, n° 4, p. 257-274. / Matteo Mossio et Jon Umerez, *Réductionnisme, holisme et émergentisme*, s.l., Vuibert, 2014.Mossio, M., & Umerez, J. (2014).

[101] En n'étant pas notre but initial, nous n'allons pas développer des arguments antiréductionnistes dans cette section.

4.4.2 Le réplicateur et l'interacteur

Le point que signalait Gould, sur la distinction entre l'organisme, qui interagit avec l'environnement, et qui représente l'agent darwinien que la sélection *touche* de près, et le gène, une entité qui dépend de cet interacteur, se montre décisif pour éclaircir la problématique.

En effet, comme le montre bien Gould dans son livre de référence *The structure of evolutionary theory*, la thèse de Dawkins, qu'on appelle couramment « sélectionnisme génétique », repose sur une mauvaise compréhension de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. Dans la logique de l'évolution, la causalité se joue au niveau d'un interacteur direct et non pas au niveau d'un réplicateur. C'est pourquoi Gould définit l'action de la selection comme un processus qui *« results from a causal interaction between traits of an evolutionary individual (a unit of selection) and the environment in a manner that enhances the differential reproductive success of the individual. Thus, and finally, units of selection must, above all, be interactors. Selection is a causal process, not a calculus of results—and the causality of selection resides in interaction between evolutionary individuals and surrounding environments* »[102]. De cette manière, Gould s'oppose au sélectionnisme génétique de Dawkins par « *the identification of evolutionary individuals as interactors, causal agents, and units of selection; and the validation of a hierarchical theory of natural selection based upon a principled understanding that evolutionary individuals exist at several levels of organization—including genes, cell lineages, organisms, demes, species, and clades* »[103].

En addition à la critique de Gould, David Hull, à partir des années 80, montrera dans plusieurs articles qu'il existe une confusion terminologique importante autour du problème de l'unité de sélection pour laquelle il est nécessaire d'établir une différence entre deux entités biologiques impliquées dans le processus d'évolution par sélection naturelle : le réplicateur, qui désigne « *entity that passes on its structure largely intact in successive replications »,* et l'interacteur, qui désigne *« an entity that interacts as a cohesive whole with its environment in such a way that this interaction causes replication to be differential* »[104].

---

[102] Stephen Jay Gould, *The structure of evolutionary theory*, Cambridge, Mass, Belknap Press of Harvard University Press, 2002, 1433 p., p. 624

[103] *Ibid.*

[104] David L. Hull, *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*, Paperback ed., [Nachdr.]., Chicago, University of Chicago Press, 1998, 586 p., p. 408

Avec cette distinction, Hull propose de caractériser la sélection naturelle comme « *a process in which the differential extinction and proliferation of interactors cause the differential perpetuation of the relevant replicators* »[105]. Les deux entités en question fonctionnent ensemble dans le processus de sélection naturelle, mais l'entité qui reçoit le résultat de la sélection est l'interacteur, voire l'organisme lui-même (dans le cas de Hull les espèces aussi) qui contient les réplicateurs.

L'importance de la clarification de Hull consiste à mettre en perspective la problématique de l'unité de sélection en changeant son orientation : il ne s'agit pas dans cette perspective de chercher le bénéficiaire de la sélection naturelle, mais plutôt l'entité directement en relation avec la force de sélection : les interacteurs[106]. Ainsi, l'enquête autour de l'individu biologique se pose de la manière suivante : quelle unité est *activement* sélectionnée dans le processus de sélection naturelle ? À cette question-là, on devrait répondre : toute unité qui « *responds to selective forces as a unit—whether or not this corresponds to a spatially localized deme, family, or population* »[107].

Le choix du nom d'« interacteur » par Hull présente le double avantage de s'écarter du sélectionnisme génétique d'une part, et d'amplifier encore l'univers d'entités où la problématique de l'unité de sélection existe, d'une autre. Cette problématique porte alors exclusivement sur les interacteurs qui, comme Hull souligne, ne correspondent pas uniquement aux organismes[108]. Dans la même ligne que Lewontin et Gould, nous soutiendrons que la structure de la théorie de l'évolution par sélection naturelle conçoit l'existence de plusieurs *interacteurs,* dont probablement le niveau paradigmatique, le plus clairement établi, est celui de l'organisme. L'interaction entre certains interacteurs, à un niveau donné, et leur environnement, nécessite la médiation de « traits » qui affectent la survie et le succès reproductif de l'interacteur. Dans ce cas-là, l'interacteur peut être pensé à chaque niveau d'organisation biologique, y compris celui du groupe, de l'organisme, du gamète, du chromosome ou du

[105] David L. Hull, *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*, s.l., University of Chicago Press, 2010., p. 409
[106] D.L. Hull, « Individuality and selection », art cit.
[107] Lawrence B. Slobodkin et Anatol Rapoport, « An optimal strategy of evolution », *The Quarterly Review of Biology*, 1974, vol. 49, n° 3, p. 181-200., p. 184
[108] D.L. Hull, « Individuality and selection », art cit., p. 318

gène[109]. Dans cette vision hiérarchique de l'évolution, le gène, pouvant parfois tenir le rôle d'interacteur, ne représente toutefois jamais l'unité paradigmatique de sélection.

Finalement, en progressant, la discussion autour des unités de sélection, a basculé vers les autres interacteurs : les groupes d'organismes, les superorganismes, les populations et les espèces.

4.5 L'espèce en tant qu'individu biologique

La distinction faite par Hull entre réplicateur et interacteur a permis d'éclaircir les présupposés de la problématique de l'unité de sélection. La nécessité qu'un interacteur qui soit impliqué dans le processus de sélection permettait de s'éloigner de la vision de Dawkins, centrée uniquement sur le gène, en faveur d'une *vision hiérarchique de l'évolution,* pour laquelle la sélection peut être pensée à plusieurs échelles d'organisation biologique. Ainsi, l'individu biologique, suivant ce qu'on considère comme l'entité qui interagit avec la force sélective, se diffracte à plusieurs niveaux dans la mesure où on accepte que la structure de la théorie de l'évolution permette l'existence de multiples unités de sélection. Il reste à savoir si l'extension vers les structures de haut niveau hiérarchique, comme les espèces et les super-organismes, serait validée en suivant les conditions que Lewontin a dégagé de la logique de l'évolution par sélection naturelle.

Dans ce cadre, David Hull, dans la ligne de Michel Ghiselin, explore les implications que la théorie évolutionniste vis à vis du statut ontologique de l'espèce. La distinction entre individu et classe, dans cette démarche, est fondamentale. Traditionnellement, les espèces ont été traitées en tant que classes, voire des universaux et non pas des particuliers ou des individus. Nous avons vu que l'espèce en tant que classe a été aussi associée à une forme d'essentialisme dont la légitimité est controversée dans la biologie moderne. Nous avons vu aussi qu'avec l'arrivée du darwinisme, tout concept essentialiste d'espèce a disparu – au moins officiellement – du discours biologique. Néanmoins, le fait de se débarrasser des habits essentialistes n'a pas pourtant contribué à améliorer la compréhension de la notion d'espèce. En effet, dans la pensée évolutionniste contemporaine, bien que tous les outils de la génétique des populations et les

[109] E. Lloyd, "Units and Levels of Selection", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Winter 2010 Edition)*, Edward N. Zalta (ed.), URL = <http://plato.stanford.edu/archives/win2010/entries/selection-units/>.

notions qui accompagnent le néo-darwinisme soient fondés sur la notion d'espèce, ce dernier est loin d'être clair, central et unificateur. De ce fait, même après l'apparition de la synthèse moderne en biologie, les biologistes n'ont pas réussi à développer un concept d'espèce qui puisse intégrer l'ensemble des phénomènes que ce terme désigne. Autrement dit, la théorie synthétique de l'évolution n'a pu offrir une explication qui légitime un usage de la notion d'espèce en tant que *classe naturelle.* Ceci a permis de conclure qu'il n'existe pas de propriété nécessaire et suffisante qui permettrait de décider si une certaine collection d'organismes devrait être nommé espèce ou pas[110].

La difficulté à définir l'espèce en tant que classe naturelle conduisit les tenants de la théorie synthétique vers un scepticisme général, donnant à penser que cette notion d'espèce n'était qu'une fiction verbale.

4.5.1 L'espèce en tant qu'individu ; l'argument logique.

Dans un article de référence intitulé *A Radical Solution to the Problem of Species,* Michael Ghiselin proposait que les espèces, au lieu d'être considérées comme des classes, devraient être considérées comme des individus, voire, comme des objets particuliers[111]. D'ailleurs, Ernst Mayr se prononçait déjà en faveur d'une notion d'espèce qui était bien plus qu'une classe nominale[112], la défense de l'espèce en tant qu'individu commence par sa déconstruction logique ; les espèces ne sont pas des classes, parce que les espèces ne possèdent pas d'instances (des copies identiques d'un archétype), mais des parties ou des constituants. Dans son sens purement logique, un individu correspond à une chose particulière et peut désigner plusieurs systèmes avec différents niveaux d'intégration. Les individus ou êtres singuliers sont ainsi des entités spatiotemporellement limitées qui peuvent être désignées, mais non définies au sens général (comme une classe). Une désignation particulière peut être étiquetée par des noms propres, ce qui est le cas des espèces ou des particuliers tels que les pays : « *It is characteristique of individuals that there cannot be instance of them. Thus, the class of national states has instances; the United State of America is an individual of the class of national states. We would not however say, "California is a United States of America"*. […]

[110] Jean Gayon, « The individuality of the species: a Darwinian theory? from Buffon to Ghiselin, and back to Darwin », *Biology and Philosophy*, 1996, vol. 11, n° 2, p. 215-244.
[111] Michael T. Ghiselin, « A radical solution to the species problem », *Systematic Biology*, 1974, vol. 23, n° 4, p. 536-544.
[112] Ernst Mayr et Peter D. Ashlock, *Principles of systematic zoology*, 2nd ed., New York, McGraw-Hill, 1991, 475 p.

California is a part of the United States of America »[113]. Dans ce cas-là, une espèce est donc logiquement semblable à une entité particulière comme le Chili ou Renault, et ces deux exemples correspondent à des particuliers qui possèdent des parties et non pas des copies ou exemples d'eux-mêmes. Ils sont spatialement et temporellement délimités et désignés par les noms propres et non pas par des noms communs[114].

Dans ce même article et dans un autre postérieur[115], Ghiselin souligne que la notion d'espèce en tant qu'individu s'harmonise bien avec les notions darwiniennes fondamentales. D'une part, les espèces, comme toute chose singulière, changent, ce qui n'est pas le cas d'une classe d'objets. L'espèce devient une entité historique susceptible d'évoluer qui existe pendant une période de temps limitée. D'autre part, les organismes membres d'une espèce recèlent des variétés génétique et phénotypique qui rendent impossible la définition de l'espèce sous une caractéristique commune que partagerait tous ses membres. En effet, vu qu'il n'existe pas de propriétés intrinsèques communes aux membres d'une espèce, nous ne pouvons pas construire une classe naturelle au sens traditionnel du terme. Finalement, les espèces, dans la logique darwinienne, interagissent les unes avec les autres sous différentes formes (concurrence, collaboration) ce qui permet la mutation des espèces et la sélection. Ce dernier point, Ghiselin le comprend comme résultante de la concurrence pour les ressources ou *struggle for life* de Darwin, et il définit les espèces comme « *the most extensive units in the natural economy such that reproductive competition occurs among their parts* »[116].

Ainsi, Ghiselin offre des parallèles argumentatifs fondés sur la structure de la sélection naturelle. La source principale de son argumentation est d'origine logique-métaphysique. La problématique de l'ontologie de l'espèce, au sens large, traditionnellement abordée à travers la question des universaux, est repensée en confrontant l'usage biologique du terme avec le langage de la logique propre à la catégorie d'espèce. Si les espèces en biologie perdent le statut de classe d'objets qui partagent la même propriété (le même « prédicat »), les espèces deviennent une chose singulière, un individu qui contient des parties. C'est par cette voie principalement que Ghiselin remarque le fait qu'une espèce ne peut pas être considérée comme

[113] M.T. Ghiselin, « A radical solution to the species problem », art cit., p. 536
[114] Pour une idée plus élaboré de cette argument logique voici : P.F. Strawson, *Individuals*, *op. cit.*
[115] M.T. Ghiselin, « The individual in the Darwinian revolution », art cit.
[116] M.T. Ghiselin, « A radical solution to the species problem », art cit., p. 538

une classe naturelle abstraite, étant donné qu'elle constitue un objet réel singulier composé de parties (membres).

L'argument précédent engage une conception ontologique-méréologique du concept d'espèce. En effet, étant donné que les membres des espèces ne possèdent aucune propriété intrinsèque commune nécessaire et suffisante pour expliquer pourquoi ces membres appartiennent à une espèce déterminée, cette appartenance ressortit uniquement à une relation entre parties et tout ; une relation méréologique, dans laquelle les organismes qui composent les espèces représentent des parties d'une unité supérieure. Voici le parallèle avec l'organisme. L'espèce, dans son acception biologique, et non logique, est analogue à l'organisme, parce que l'organisme contient des parties qui composent un tout à partir d'une intégration fonctionnelle définie.

4.5.2 L'espèce en tant qu'individu ; l'argument ontologique

Dans la même ligne, David Hull, dans son article *Matters of individuality*, définit les individus comme « spatio temporally localized cohesive and continuous entities (historical entities) »[117]. Voici qu'une partie de la définition souligne le caractère historique des individus. Si les individus correspondent à des entités historiques restreintes à un espace discret, les classes, ayant le statut de généralisations équivalentes aux lois scientifiques, ne possèdent aucune restriction spatiotemporelle. Inversement, il ne peut être assigné à une entité spatiotemporellement individuée aucune référence générale. La notion de classe, traditionnellement associée à celle d'espèce, ici n'est rien d'autre qu'un dispositif abstrait. Établir une distinction entre ces deux concepts permet à Hull de défendre une acception ontologique de l'espèce reposant sur la notion d'individu. Enfin, d'un point de vue épistémologique, si la notion d'interacteur permet de comprendre l'action de la sélection sur l'individu à plusieurs niveaux aux échelles d'interaction, David Hull ne peut qu'étendre ce concept aux espèces.

[117] D.L. Hull, « A Matter of Individuality », art cit., p. 336

Comme nous avons vu, l'essence de l'argumentation de Ghiselin est d'origine logique-métaphysique, mais les arguments de Hull vont plus dans une direction biologique-métaphysique. Chez Hull, la notion de classe s'oppose à la notion d'espèce par son implication dans le processus évolutif, voire parce qu'une classe ne peut pas évoluer[118]. En cela, l'argument de Hull réclame aussi une harmonie parfaite entre la notion d'espèce et la structure de l'évolution par sélection naturelle. La démarche de Hull consiste à introduire les espèces en tant qu'unités de sélection, au même plan que les gènes et les organismes. Les particuliers évoluent parce qu'ils existent en tant que tels comme des unités discrètes qui changent à travers une période de temps, et cela est une condition centrale du darwinisme. Cependant, si Ghiselin se dirige vers une argumentation qui valorise l'aspect méréologique, Hull, quant à lui, se concentre sur l'intégration fonctionnelle que nous attribuons aux organismes en tant qu'individus paradigmatiques, essayant de faire un parallèle avec les espèces.

Les organismes, en tant qu'entités discrètes limitées dans le temps qui changent en permanence, sont spatiotemporellement localisés et uniques. Les organismes apparaissent à nos yeux comme des entités univoques spatiotemporellement localisées, discrets et continues Cette univocité fait que, pour le sens commun, les organismes sont perçus comme des entités discrètes qui ne partagent pas de connexions spatiotemporelles importantes avec d'autres organismes, sans pour autant perdre leur statut d'entité discrète particulière. Par ailleurs, pour David Hull, même si l'on rencontre des formes d'intégration spatiotemporelle diffuses, où l'individuation n'est pas totalement achevée[119], l'intégration spatiotemporelle s'avère toujours décisive pour comprendre l'individuation.

Dans le cas de l'espèce, il s'agit du même principe. En effet, les espèces nous apparaissent comme des ensembles discrets qui se différencient des autres espèces. Nous trouvons même plusieurs étapes de spéciation, depuis les espèces bien intégrées et discrètes jusqu'aux espèces avec des degrés d'intégration peu importants, pour lesquelles la spéciation n'est pas encore achevée. Les espèces ont une dimension temporelle finie dont nous pouvons retracer les origines à travers le temps. Même les espèces les plus discrètes et définies ont eu un début et auront une fin. De cette manière, l'unicité et la continuité spatiotemporelle se présentent pour Hull comme des marques distinctives pour définir l'individu biologique.

[118] David L. Hull, « Are species really individuals? », *Systematic zoology*, 1976, vol. 25, nº 2, p. 174-191.
[119] Nous allons développer ces cas limites à partir du chapitre trois.

Dans la définition d'individu de Hull, il y a aussi de la place pour les espèces. Les espèces sont autant localisées spatiotemporellement que les organismes. Cette idée va prendre forme chez Hull par un passage de l' *'unité de sélection* aux *unités de l'évolution*. Ici, une unité d'évolution correspond à une entité historique avec des restrictions spatio-temporelles dont les espèces font partie, à la différence des classes qui n'ont aucune restriction spatio-temporelle. La différence dans cette formule est la nomenclature qu'emploie Hull pour repérer les différents statuts des individus. Dans son schéma, le gène est l'unité de réplication (ou de mutation), l'organisme correspond à l'unité de sélection et l'espèce correspond à l'unité d'évolution, la seule entité qui permet une cohésion spatiotemporelle stable au fil du temps évolutif. La distinction entre les différentes unités n'altère pas la définition de l'individu biologique en tant qu'entité cohésive et distincte, mais plutôt la complète par rapport à la possibilité d'évoluer. En d'autres termes, puisque les mutations sont au niveau des gènes et que les organismes sont sélectionnés par leurs performances individuelles, l'espèce est le seul niveau auquel on peut parler d'évolution.

Pour revenir sur le point précédent, il ne faut pas oublier que les processus de mutation et de sélection peuvent exister sans que cela mène pourtant à une véritable évolution, au sens où on peut concevoir ces phénomènes logiquement à part. Les gènes et les organismes, au cours de leurs existence individuelles, peuvent ne pas évoluer parce qu'ils n'arrivent pas à cumuler suffisamment de changements avant de mourir[120]. L'évolution n'est pas une question de temps ontogénétique, mais phylogénétique, et ce processus demande une stabilité transgénérationnelle qui est accomplie par l'élaboration de lignées évolutives. Le fait que les espèces soient considérées par Hull comme des unités d'évolution veut dire qu'il existe un temps en principe illimité pour que les changements se fixent à l'échelle d'une espèce. En ce sens-là, la seule continuité spatiotemporelle est une condition nécessaire pour l'évolution, mais pas suffisante ; l'ouverture à un développement global potentiel dans le temps est nécessaire. L'évolution est pensée naturellement, comme en effet elle a toujours été pensée dans le darwinisme traditionnel, au niveau de l'espèce. Une espèce ainsi peut évoluer tout en gardant son unité spatiotemporelle. C'est ainsi également que Simpson définit les espèces ; « *An evolutionary species is a lineage*

[120] Ce point-là peut être soumis à discussion à l'égard de l'héritage épigénétique.

(an ancestral descendant sequance of populations) evolving separately from others and with its own unitary evolutionary role and tendencies »[121].

La présence de lignées évolutives apparaît de cette manière comme une caractéristique nécessaire pour qu'on puisse considérer l'espèce comme une unité d'évolution. L'espèce se montre comme la seule unité évolutive, justement parce qu'elle est capable d'accumuler des mutations globales au cours du temps phylogénétique, et pour cela la notion d'héritabilité est fondamentale.

4.5.3 La production de lignées évolutives comme condition pour l'individu-espèce

Nous pouvons apprécier plus facilement l'importance du point précédent si nous recréons le schéma à plusieurs niveaux de l'organisation biologique. En prenant en compte que le processus d'évolution consiste en la mutation et la sélection d'individus, nous pouvons commencer par dire simplement que les gènes produisent d'autres gènes, les organismes engendrent d'autres organismes et les espèces aussi donnent lieu à d'autres espèces. Parmi tous ces processus, la constante est la descendance, voire le processus historique des entités en question. Pour que cette historicité soit effective, il faut une certaine cohésion et persistance à travers le temps. La lignée pour Hull, en étant une séquence d'entités biologiques reliées par descendance, possède la cohésion nécessaire pour exprimer cette historicité. En effet, depuis Darwin jusqu'à la théorie de l'évolution contemporaine, l'hérédité a toujours été l'un des principes les plus forts, justement parce qu'il explique la présence de lignées à travers le temps. L'importance du principe d'hérédité consiste à constater une corrélation certaine entre les parents et les descendants, de manière à ce que l'organisation des premiers persiste et contribue d'une certaine façon aux générations futures. Les individus, en tant qu'entités univoques, possèdent des différences phénotypiques qui ont des taux de survie et de reproduction différents sur lesquelles va jouer la sélection. Pour qu'il y ait l'évolution, il doit nécessairement y avoir des différences phénotypiques structurelles héritables.

Si nous cherchons à extrapoler les notions précédentes aux trois niveaux d'organisation que nous avons évoqués plus haut, nous pouvons construire le schéma suivant :

[121] George Gaylord Simpson, *Principles of animal taxonomy*, 10 print., New York, NY, Columbia University Press, 1990, 247 p., p. 153.

Premièrement, le gène est un individu spatiotemporellement localisé qui peut potentiellement se répliquer. Cette réplication opère en produisant deux nouvelles molécules composées physiquement de la moitié de la molécule mère tout en conservant essentiellement sa structure. Les gènes forment ainsi des lignées qui descendent d'une certaine molécule originale, ce qui les définit en tant qu'entités historiques. L'idée de *lignée génétique*, de succession d'entités historiques reliées par descendance héréditaire est plus fondamentale que la simple possession de caractéristiques communes entre ces gènes qui se succèdent.

Deuxièmement, les organismes, traditionnellement considérés comme le point focal de la sélection, sont des systèmes complexes composés de parties en harmonie les unes avec les autres. Eux aussi peuvent potentiellement se répliquer, ou plutôt se reproduire. Les organismes s'inscrivent aussi dans des lignées, comme les gènes. En effet, « *the relevant organismal units in evolution are not sets of organisms defined in terms of structural similarity but lineages formed by the imperfect copying processes of reproduction* »[122]. Comme on l'a indiqué pour les gènes, l'émergence de lignée s'accompagne en permanence de variations structurelles indéfinies. Les organismes sont aussi des entités intrinsèquement historiques, existantes sur de courtes périodes de temps. En se répliquant ils forment des lignées d'organismes qui sont également des entités historiques, mais qui persistent tout en changeant indéfiniment dans le temps.

Finalement, tout ce qui précède montre que « *Both replication and reproduction are spatiotemporally localized processe*s »[123]. On voit bien ici comment la définition d'individu biologique de Hull met en avant la continuité discrète spatio-temporelle comme élément nécessaire pour penser l'individu. La présence des lignées permet justement que cette continuité soit fixée à travers le temps. La dimension spatiotemporelle propre aux individus trouve ici son sens à travers la continuité de l'évolution. L'évolution est un processus de sélection, et comme tel, il faut du temps pour que ce processus se mette en place. La question essentielle revient alors à déterminer quelles entités et quels niveaux d'organisation sont suffisamment cohérents pour fonctionner en tant qu'unités de sélection et unités d'évolution.

[122] D.L. Hull, « A Matter of Individuality », art cit., p. 341
[123] *Ibid.*

4.5.4 L'émergence et cohésion au niveau de l'espèce

Un autre aspect de l'espèce-individu réside dans l'impossibilité de réduire ses propriétés. Nous avons vu que l'unité de sélection peut être placée à plusieurs niveaux d'organisation biologique. L'idée de placer l'unité de sélection soit au niveau des gènes, soit au niveau des organismes ne semble guère surprenante. L'extension de l'unité de sélection a permis aux évolutionnistes d'associer l'individu biologique, sans beaucoup de restrictions, aux entités telles que des gènes, des chromosomes, des organismes, des colonies ou des groupes apparentés. Dans tous ces cas, la continuité spatiotemporelle est une condition nécessaire pour parler d'individualité. Cependant, « *in order to function as units of evolution, not only would have higher taxa have to possess requisite spatiotemporal continuity but also they would have to function as units in macroevolutionary laws not reducible to processes operating solely at the level of species and/or populations* »[124]. Ceci veut dire qu'en tant qu'unités de sélection les espèces ne devraient pas voir leurs propriétés réduites à l'ensemble des propriétés génétiques et phénotypiques des membres qui les composent. L'espèce possède des propriétés spécifiques qui ne correspondent pas à l'addition de ses membres. Ces propriétés sont donc dites émergentes, comme l'adaptation des espèces à des conditions d'environnement et géographiques variées, du fait de l'histoire des dynamiques populationnelles. Ainsi, la structure émergeant de la population, la taille effective de la population, les processus qui lient l'espèce et qui permettent une certaine uniformité au niveau génétique et phénotypique, etc., sont des propriétés de l'espèce, et non des membres individuels de l'espèce.

De cette façon, alors que la continuité spatiotemporelle est une condition nécessaire pour l'individu, cette condition n'est pas suffisante. Pour Hull, l'idée que l'espèce doit fonctionner en tant qu'unité macroévolutive s'explique par une certaine cohésion que l'on doit admettre au niveau de l'espèce, et qui autorise son fonctionnement en tant qu'unité unificatrice. Ceci, par contre, n'est évidemment pas simple à défendre, justement à cause de la nature dispersée –et donc non cohésive– des membres d'une espèce.

Sans vouloir détailler tous les exemples problématiques pour penser la nature et les niveaux de cohésion requis pour qu'un ensemble puisse être considéré comme une unité, il est généralement admis que les entités de plusieurs niveaux d'organisation peuvent fonctionner

[124] D.L. Hull, « Are species really individuals? », art cit., p.183

comme des unités de sélection si ces niveaux possèdent un mode d'organisation assimilable aux organismes[125]. À cet égard, l'organisme a toujours représenté l'exemple global de cohésion fonctionnelle et de cohérence systémique. Or, si la cohésion et la cohérence fonctionnelle, ainsi que la continuité dans le temps et l'espace sont des critères pertinents pour individualiser les entités historiques, comment traiter les espèces, en considérant la grande difficulté à définir leurs frontières fonctionnelles et la cohésion entre leurs membres, de la même manière ? Tout le monde peut s'accorder facilement[126] sur le fait que les organismes sont des entités dont l'organisation constitue le paradigme de ce qu'on entend par cohésion fonctionnelle et par système hiérarchisé. Mais les populations et les espèces ne font pas partie normalement de ce cadre paradigmatique. Les lignées, étant donné leur nature espacée spatiotemporellement, ne sont pas cohésives, en tout cas pas comme on pourrait imaginer la cohésion d'un organisme. Mais si la sélection devait agir sur des entités moins inclusives de la même façon que les organismes, alors ces entités (à la différence encore des classes), devraient être dans toutes les cas des ensembles cohésifs restreints et localisés spatiotemporellement.

Cette particularité est une nouveauté en rapport aux définitions d'espèces utilisées par les biologistes. Par exemple, Mayr fait référence, dans son livre *Populations, Species, and Evolution,* à l'espèce comme a « *nondimensional system (a system without of dimension of space and time*)[127]. Cette absence de dimensionnalité concrète rend impossible d'interpréter une espèce comme un continuum temporel. Si c'est le cas, il serait impropre de parler de l'origine, de la durée et de la mort d'une espèce, puisque celle-ci n'occupe pas une place déterminée dans l'espace et le temps.

Cependant, la distinction d'une espèce parmi d'autres est bien plus qu'une construction logique ou une convention. De nombreux biologistes actuels pensent que les espèces sont des entités distinctement cohérentes et différenciées d'autres taxons. Le but n'est pas de nier ce fait, mais d'offrir une explication causale à cette cohésion, ce qui permettrait de définir le statut ontologique des espèces. L'approche actuelle défend l'idée que les « *species populations are*

[125] Voici la thèse de Williams (1970) dans son livre « Adaptation et natural selection » où il assimile tous les cas de sélection de groupes à des individus au même titre que les organismes.
[126] Richard Dawkins, dans le contexte dont nous l'avons évoqué, insiste sur le fait que ni les organismes, ni les populations dans toutes les espèces sont suffisamment permanentes et cohésifs pour fonctionner comme des unités de sélection.
[127] Ernst Mayr, *Populations, species, and evolution: an abridgment of animal species and evolution*, Cambridge, Mass, Harvard University Press, 1970, 453 p., p.15

homogenized and integrated by gene flow »[128]. En effet, beaucoup de biologistes, surtout de chercheurs en phylogénétique, pensent que les espèces sont des entités cohérentes, argumentant que le *flux génétique*[129] est la principale cause de cette cohésion[130]. Ainsi, l'argument sur lequel repose la position contemporaine fait du flux génétique la cause explicative principale de la ressemblance ou de la distinction entre les populations[131].

Or, la défense de Hull s'appuie sur son concept *d'unité d'évolution*. C'est à travers cette notion que l'ontologie de l'espèce rejoint celle d'individu, ce qui implique que les espèces, en tant qu'unités évolutives, sont des individus au sens strict du terme[132]. Ainsi, mis à part les difficultés conceptuelles relatives à la cohésion de l'espèce[133], à savoir que les espèces entières ne seraient pas toujours suffisamment intégrées pour fonctionner comme des unités de sélection, la cohésion et la persistance des lignées permettent aux espèces de se rapporter ontologiquement à des entités qui évoluent comme résultat de la sélection naturelle à des niveaux inférieurs[134]. L'espèce est finalement le résultat de la sélection par la présence de lignées évolutives et c'est par cette voie que la défense de Hull arrive à établir un lien avec l'organisme, affirmant que la cohésion de l'espèce est plutôt analogue à celle d'un organisme. Ainsi, il assure tranquillement que les espèces ont le même type d'intégration que les organismes : « *Most organisms do exhibit more internal organization than most species, but this difference is one of degree, not kind* »[135].

À travers la thèse de Hull, nous pouvons constater que les conditions pour parler de l'individu au sens strict s'appuient sur l'unité et la continuité spatiotemporelle, et dans ce schéma les espèces « *as evolutionary units fulfill the strict requirements. They are 'individuals'*

---

[128] Vern Grant, « Gene flow and the homogeneity of species populations. », *Biologisches Zentralblatt*, 1980, vol. 99, nº 2, p. 157-169, p. 61.

[129] Le flux génétique correspond à l'échange de gènes ou de leurs allèles entre différentes populations apparentées en raison de la migration d'individus fertiles ou de leurs gamètes.

[130] Voici par exemple: Kevin de Queiroz, « A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy », *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56 (18):196-215 2005. / Niles Eldredge et H. G. Spencer, « Species, selection, and Paterson's concept of the specific-mate recognition system », *Speciation and the Recognition System. The John Hopkins University Press, Baltimore*, 1995.

[131] Peter J. Beurton, « How is a species kept together? », *Biology and Philosophy*, 1995, vol. 10, nº 2, p. 181-196.

[132] David L. Hull, « The ontological status of species as evolutionary units » dans Robert Butts et Jaakko Hintikka (eds.), *Foundational problems in the special sciences*, London, Ontario, Canada, Springer, 1977, p. 91-102.

[133] Pour une critique à la notion de *cohésion* de l'espèce à partir du flux génétique voir : Matthew J. Barker et Robert A. Wilson, « Cohesion, gene flow, and the nature of species », *The Journal of Philosophy*, 2010, vol. 107, nº 2, p. 61-79.

[134] D.L. Hull, « A Matter of Individuality », art cit., p.342-343

[135] David L. Hull, « On the Plurality of Species: Questioning the Party Line » dans R. Wilson (ed.), *Species: New Interdisciplinary Essays*, Cambridge, MIT Press, 1999, p. 23–48.

in the same sense that organisms are individuals »[136]. En conséquence, l'analogie entre l'individu-espèce et l'organisme amène Hull, comme auparavant Ghiselin, à défendre une voie méréologique. Pour Hull, « *the relation which an organ has to an organism is the same as the relation which an organism as to its species* »[137]. Ceci permet de conclure que l'espèce, comme l'organisme, ne possède pas de membres, mais des parties.

4.5.5 Quelques conséquences philosophiques de l'ontologisation de l'espèce

Comme on pourrait l'imaginer, il y certaines conséquences à défendre ainsi l'ontologisation de l'espèce à travers la notion d'individu biologique. Ces conséquences ont un rapport notamment avec les interrogations relatives à la nature de la science biologique.

Comme nous l'avons vu, Hull fait valoir la notion d'unité évolutive, appuyé sur l'idée de lignée évolutive pour défendre l'individu-espèce. Le changement de statut de l'espèce, passant d'une classe logique à une unité ontologique, serait suffisant pour délégitimer la conceptualisation des espèces comme ensembles ou classes spatiotemporellement non restreintes. Néanmoins, cela n'est pas sans certaines conséquences épistémologiques majeures sur l'objet biologique dans la mesure où la singularité historique de l'individu-espèce ne permet pas d'établir des lois ou des schémas généraux au sens strict. Les approches de Ghiselin et de Hull, en s'écartant de la notion de classe, renoncent à toute entreprise de formalisation abstraite sous des propriétés communes. Si on entend par « loi scientifique » un ensemble d'énoncés universels, avec un champ de validité spatiotemporellement illimité, tout ce qui a trait à des espèces particulières ne peut valoir comme loi scientifique, étant donné que les espèces sont des individus uniques, localisés spatiotemporellement, voire des cas particuliers. Si on étend cette analyse à l'exercice de la biologie en tant que discipline scientifique théorique, on peut argumenter que la biologie ne réussit jamais, de manière satisfaisante, à formuler des lois synthétiques, en tout cas concernant les espèces particulières, et même les espèces en général. L'individualité ontologique de l'espèce, en étant justement l'objet sur lequel l'évolution est censée être théorisée ou formalisée, souligne la nature intrinsèquement historique des sciences de la vie, pour laquelle les théories semblent toujours avoir l'apparence d'études de cas.

[136] D.L. Hull, « The ontological status of species as evolutionary units », art cit., p. 93
[137] D.L. Hull, « Are species really individuals? », art cit., p. 181

Dans cette même voie, David Hull défini l'individu comme une entité discrète et unitaire, spatiotemporellement continue, individualisée sur la base de sa localisation spatiotemporelle (ce qui s'oppose à un principe d'individuation par une similarité quelconque) et univoque. L'univocité de l'individu, telle que la montre la définition, ne permet pas des répliques. L'organisme, une fois disparu, ne peut être reproduit numériquement. De même, une espèce, une fois disparue, ne peut être recréée, disparaissant à jamais. Par cette remarque, Hull essaie de faire valoir le caractère intrinsèquement univoque de l'individu biologique, dont les organismes et les espèces représentent un cas paradigmatique d'univocité.

Par contre, il ne faut pas se tromper sur le statut exact de la biologie comme discipline scientifique. Comme on l'a déjà suggéré dans les sections antérieures, réinterpréter ou insérer une entité dans la structure de la théorie de l'évolution par sélection naturelle ne pose pas beaucoup des problèmes. À partir de Darwin, jusqu'à Lewontin, l'encadrement théorique qui fixe la théorie reste très générale. La théorie ne vise jamais des entités particulières, comme certains gènes ou certains organismes, mais des objets génériques. Ainsi, le cadre théorique darwinien traite de types d'entités, souvent représentées par une échelle hiérarchique bien définie, qui remplissent simultanément trois conditions : variation, reproduction, héritabilité. En ce sens-là, le principe de sélection naturelle fonctionne bien comme principe général applicable à toute population d'êtres vivants dans l'univers qui remplit ces trois conditions, sans spécification d'un espace-temps particulier. À ce niveau de théorisation, la biologie de l'évolution est une science nomothétique, qui s'explique par des énoncés universels de portée illimitée[138]. Même si on peut reconnaître que la caractéristique intrinsèquement historique des sciences de la vie donne à ses théories l'apparence d'études de cas, au niveau de la dynamique évolutive les sciences de la vie trouvent une authentique valeur nomothétique[139].

4.6 Le superorganisme en tant qu'individu biologique.

L'héritage de l'extension de la notion d'individu biologique en tant qu'unité de sélection a rythmé les débats autour de cette problématique ces dernières décennies. La discussion a tourné presque exclusivement autour de la détermination du niveau d'organisation biologique

[138] Jean Gayon, « Évolution et philosophie », *Revue philosophique de la France et de l'étranger*, 2004, vol. 129, nº 3, p. 291-298.
[139] *Ibid.*, p. 293

pertinent pour que la sélection agisse. Ainsi, la question de savoir si un groupe d'individus peut être considéré, dans certaines circonstances, en tant qu'unité de sélection (ou qu'interacteur) a beaucoup nourri de controverses entre les philosophes et les biologistes. Par ce même chemin, le débat sur la sélection de groupe s'est étendu à la sélection « multi-niveaux ». Ceci émerge d'une réflexion tout à fait naturelle lorsqu'on suppose que la sélection pourrait agir à plusieurs niveaux d'organisation biologique simultanément. Et on doit imaginer la coexistence, parfois tendue, entre ces niveaux dans un même organisme. Il est possible d'imaginer des tensions entre les cellules et l'organisme qui les contient, en imaginant que des lignées de cellules peuvent favoriser, dans certaines circonstances, leurs propres valeurs adaptatives au détriment des autres, mettant en danger l'organisation générale.

Les problèmes que révèle le fait de concevoir la sélection à plusieurs niveaux d'organisation seront développés plus loin, lorsque notre réflexion nous mènera à penser la constitution d'une organisation supérieure, de telle sorte que des organismes puissent devenir un seul organisme. Pour le moment, il nous faut commenter la thèse du superorganisme développée comme une suite naturelle de la formulation de Lewontin sur la structure de la théorie de l'évolution et qui s'appuie sur les discussions de la sélection de groupe.

4.6.1 La structure de la thèse du superorganisme

La controverse autour de la sélection de groupe, autrement dit la question de savoir si un groupe d'organismes peut agir en tant qu'interacteur, subissant les effets de la sélection naturelle en tant que groupe, a fait l'objet d'un débat très soutenu qui s'est prolongé jusqu'à nos jours. Depuis la thèse, amplement critiquée à l'époque, de Wynne-Edwards qui proposait que les populations puissent évoluer ensemble pour éviter l'extinction, de même que les individus interagissent pour éviter leur propre mort[140], lancera le débat sur la possibilité pour le groupe d'être le bénéficiaire d'adaptations en tant qu'unité. Comme nous allons voir plus tard[141], à cette question précise sur les adaptations de groupes, Williams[142], Maynard-Smith[143], puis Dawkins[144] répondent par la négative, manifestant un refus radical de l'idée de sélection de

[140] Vero Copner Wynne-Edwards, *Animal dispersion in relation to social behaviour*, Reprinted., Edinburgh, Oliver and Boyd, 1972, 653 p.
[141] Nous allons traiter la question de la sélection de groupes à partir du chapitre trois.
[142] G.C. Williams, *Adaptation and natural selection*, *op. cit.*
[143] J. Maynard Smith, « Group Selection », *The Quarterly Review of Biology*, 1976, vol. 51, nº 2, p. 277-283.
[144] R. Dawkins, *The blind watchmaker: why the evidence of evolution reveals a world without design*, *op. cit.*

groupe. Mais, comme l'explique bien Pradeu, si l'on comprend la question de la sélection de groupe comme signifiant « le groupe peut-il être un interacteur ? » (c'est-à-dire encore : la sélection naturelle peut-elle s'exercer au niveau du groupe ?), les arguments de Maynard-Smith, Williams et Dawkins deviennent inopérants[145].

Sur un autre aspect de la sélection de groupes, focalisé plutôt sur la dimension sociale de certains groupes organisés, Wilson et Sober, dans un article séminal ont proposé de s'attaquer à la réflexion sur la place de l'individu à l'échelle du groupe. Le principe est simple : « *Individuals become functionally organized to survive and reproduce in their environments by the process of natural selection. The question of whether larger units such as groups and communities can possess similar properties of functional organization, and therefore be regarded as "'superorganisms", has a long history in biological thought* »[146].

L'idée qu'une dimension fonctionnelle opère sélectivement au niveau d'un ensemble d'organismes qui partagent une organisation stable n'a jamais été reçue facilement par la communauté de chercheurs. C'est la sélection individuelle qui s'est imposée, au niveau soit du gène, soit de l'organisme, en considérant les groupes comme des ensembles d'organismes qui interagissent entre eux, mais non comme un organisme intégré. En témoigne par exemple la réaction à l'idée de Lovelock, quand en 1979, celui-ci lance l'image de notre planète terre, Gaia, comme un type d'organisme qui régule son atmosphère pour permettre à la vie de persister[147], idée amplement ridiculisée lors de sa diffusion[148]. En effet, le rejet général, souvent injustifié, de la conception d'un groupe comme une organisation coordonnée équivalente à celle d'un organisme s'est appuyé sur le sens jugé trop métaphorique, voire poétique, de l'organisation fonctionnelle des groupes d'organismes. Cependant, la notion de superorganisme a précisément pour intérêt de questionner le sens commun ; comme l'explicite bien la formule de Lewontin sur la structure de l'évolution, la sélection naturelle peut opérer sur une variété de niveaux, dont les superorganismes font partie de manière légitime.

[145] T. Pradeu, « Philosophie de la Biologie », art cit.
[146] David Sloan Wilson et Elliott Sober, « Reviving the superorganism », *Journal of theoretical Biology*, 1989, vol. 136, n° 3, p. 337-356, p.337.
[147] James Lovelock, *Gaia: a new look at life on earth*, Oxford ; New York, Oxford University Press, 2000, 148 p.
[148] Michael Ruse, *The Gaia hypothesis: science on a pagan planet*, Chicago ; London, The University of Chicago Press, 2013, 251 p.

Wilson et Sober justifient cette idée à travers cinq points différents rendus formulables grâce à la souplesse de la structure de la théorie darwinienne relativement à l'individu évolutionniste. Dans l'article cité plus haut, Wilson et Sober réhabilitent leur idée de la manière suivante :

(i) Individual selection in its strong form is founded on a logical contradiction. Imposing consistency clearly shows that collections of individuals can become functionally organized by natural selection, in exactly the same way that individuals themselves become functionally organized.

(ii) Conditions for the evolution of superorganisms are not overly restrictive. Superorganisms are more than just a theoretical possibility; they actually exist in nature.

(iii) The theory predicts that only some groups and communities qualify as superorganisms. Others are mere collections of individuals or complex mixtures of adaptation at more than one level. Thus, a legitimate theory of superorganisms is not grandiose, and can avoid the excesses of the past.

(iv) The strong form of individual selection itself is a metaphor that creates a misleading picture of nature as inherently exploitative and competitive. The notion that all evolved adaptations are brands of self-interest must be substantially modified if individuals sometimes function as "alleles" in group and community "organisms". A legitimate theory of superorganisms might therefore help correct certain excesses of the present.

(v) Major terms surrounding this subject, such as "individual selection", "group selection", etc. have acquired multiple and conflicting meanings. Several conceptual frameworks exist that masquerade as competing theories, but which actually are alternative ways of analyzing a common process of evolution in structured populations.[149]

Tous ces points supposent une critique de la notion traditionnelle de sélection individuelle, qui n'agirait qu'à un seul niveau. Dans le langage darwinien, ce qui justifie la sélection est la résultante de la variation héritable. Autrement dit, les individus doivent posséder certaines propriétés différentes, et ces différences doivent pouvoir être héritées. Enfin, si les propriétés qui expliquent les avantages de survie et de reproduction de ces individus augmentent de génération en génération, l'accumulation de ces propriétés sous-tend l'organisation

[149] D.S. Wilson et E. Sober, « Reviving the superorganism », art cit., p. 338-339

fonctionnelle qui permet aux individus de survivre avec succès et de se reproduire dans leur environnement. Ainsi, les individus acquièrent un type d'organisation fonctionnelle qui justifie leur statut d'organismes par le processus de la sélection naturelle. De cette manière, Wilson et Sober définissent le superorganisme « *as a collection of single creatures that together possess the functional organization implicit in the formal definition of organism* »[150]. En suivant la métaphore du sélectionnisme génétique pour lequel les individus sont considérés comme les avatars des gènes devenus fonctionnellement organisés par la sélection naturelle dans le but de se perpétuer (au sens de Dawkins), *« the groups of individuals can be similarly functionally organized, in which case the individuals acquire the status of alleles and the groups acquire the status of superorganisms* »[151]. Par exemple, il existe des populations d'insectes qui, au moment d'introduire leurs larves dans de l'eau qui constitue le substrat approprié à leur maturation, opèrent une division du travail. Certains individus de cette population d'insectes changent la composition chimique de l'eau, augmentant la survie et la reproduction finale de toutes les larves du substrat. Ces individus, par l'accomplissement de cette tâche peu coûteuse en énergie, favorisent ainsi leur propre reproduction. Cette action, comme bien d'autres adaptations produites par le groupe, telles que le transport d'oxygène ou la protection contre les agents pathogènes, doivent être comprises comme des fonctions émergentes de l'organisation du groupe à même d'améliorer sa survie et sa reproduction. Quand la structure d'une population repose sur les performances (assimilables aux traits d'un organisme) de certains individus, et que ces performances sont différenciables d'autres populations structurées, ces traits différentiels vont être hérités, puis sélectionnés, ce qui forme le fondement même de la théorie de l'évolution par sélection naturelle.

Ainsi, sous la notion d'organisation fonctionnelle héritable, comme marque distinctive de l'organisme, se structure la défense de la thèse du superorganisme. L'une des particularités de cette thèse est que, dans la mesure où les gènes et les organes d'un organisme ne sont pas considérés comme des organismes, les individus simples qui composent un superorganisme ne devraient pas non plus accéder au statut d'organisme au sens formel du terme. Les raisons en sont que dans la définition d'un organisme il existe un principe méréologique qui explique les relations entre les parties et le tout. Dans le cas du superorganisme, et pour l'organisme aussi, les parties, distinguées par des rôles et par des différences fonctionnelles spécifiques (assimilables aux organes d'un organisme), ces parties ne devraient pas constituer des

[150] *Ibid.*, p.339
[151] *Ibid.*, p.341

organismes au sens propre du terme, mais seulement des parties d'organisme ayant évolué pour agir ensemble au sein d'une même structure fonctionnelle.

4.6.2 Le superorganisme et l'unité de sélection darwinienne

Or, la justification du superorganisme dans le cadre évolutionniste général passe surtout par la démonstration de son existence en tant qu'entité évolutive. Ainsi, une transposition des conditions théoriques de l'évolution par sélection naturelle est nécessaire pour achever l'intégralité de l'argument :

(i) A population is subdivided into a number of groups.

(ii) Groups vary in properties that affect the number of dispersing progeny (group fitness).

(iii) Variation in group fitness is caused by underlying genetic variation that is heritable, i.e. the average effects of the elements composing the groups (alleles and individuals) are not all equal to each other.

(iv) No differences exist in the fitness of individuals within groups[152].

Lorsque ces conditions sont remplies, la sélection naturelle produit des groupes qui possèdent les mêmes propriétés d'organisation fonctionnelle que celles que nous associons normalement aux organismes individuels. De cette manière, la défense du superorganisme est compatible avec la théorie de l'évolution, tout en trouvant sa place dans la discussion autour de niveaux de sélection.

Cependant, la thèse du superorganisme doit faire face aux mêmes problèmes que ceux posés par la sélection multiniveau. En effet, si on revient à l'exemple cité plus haut sur les populations d'insectes qui accomplissent différentes fonctions, il suffit que l'action accomplie par l'insecte qui modifie l'environnement ait un coût considérable, pour qu'elle ne soit pas favorisée par la sélection au niveau individuel, même si le groupe est favorisé. On rencontre

[152] *Ibid.*, p. 342

aussi le problème avec l'altruisme[153] reproductif des travailleurs stériles dans les colonies des insectes sociaux, dont les comportements semblent contraires à la maximisation de leur succès reproductif individuel. Cela débouche sur un conflit entre les niveaux de sélection dont le résultat va dépendre de leurs forces relatives[154].

Wilson et Sober généralisent ce conflit de la manière suivante :

> « Natural selection can act both within a unit (favoring some elements of the unit over others) and between units (favoring some units over others). When within-unit selection overwhelms between unit selection, the unit becomes a collection or organisms without itself having the properties of an organism, in the formal sense of the word. When between-unit selection overwhelms within-unit selection, the unit itself becomes an organism in the formal sense of the word »[155].

Le paragraphe précédent cherche l'équivalence entre sélection individuelle et sélection de groupe, limitant leur extension à certains types de populations ou de groupes qui entrent dans les conditions citées. En effet, la tradition darwinienne tolère, sans trop de difficultés, la possibilité de concevoir des adaptations au niveau social. Les types de phénomènes que l'on peut mettre en relation avec la thèse du superorganisme correspondent notamment aux phénomènes que nous trouvons dans les organismes sociaux, comme par exemple l'altruisme des travailleurs stériles dans certaines colonies d'insectes, phénomène apparemment contraire à la sélection individuelle. Darwin déjà dans *The Origin of Species* suggérait que les tendances héréditaires (aujourd'hui les gènes) qui représentent les caractères des ouvriers dans une colonie pourraient être transmises indirectement aux générations futures, à travers le succès reproducteur de leurs parents fertiles. Ce processus, formalisé par les travaux de Fischer[156],

[153] La notion d'altruisme, crucial pour expliquer l'émergence d'un individu au sein de plusieurs individus, nous allons la traiter dans le chapitre 3.
[154] Nous allons développer la question sur la sélection multiniveau dans le chapitre trois.
[155] D.S. Wilson et E. Sober, « Reviving the superorganism », art cit., p. 343
[156] Ronald Fisher, *The genetical theory of natural selection: a complete variorum edition*, New York, Oxford University Press, 1999, 356 p.

Haldane[157], Hamilton[158] et Maynard Smith[159] est aujourd'hui identifié comme la « sélection de parentèle » (*kin selection*). L'introduction de la notion de sélection de parentèle permet de concevoir l'adaptation non pas seulement en tant que trait qui avantage l'individu, mais sa valeur sélective inclusive[160] (inclusive *fitness*), c'est-à-dire, son impact sur le succès reproductif de tous les individus qui lui sont liés génétiquement. Ainsi, une fonction coûteuse qui réduit le bénéfice individuel d'un individu au sein de son groupe peut être favorisée par la sélection de groupe à condition qu'elle apporte un avantage suffisant au groupe quand celui-ci est en concurrence pour l'espace ou pour des ressources avec d'autres groupes[161]. Ici, la défense de la sélection multiniveaux est évidente et nécessaire. Quand les propriétés (traits) qui fournissent des avantages au niveau du groupe contribuent à la persistance de ce même groupe, l'action de la sélection opère effectivement au niveau du groupe. La reconnaissance de ce processus de sélection multiniveaux a conduit de nombreux auteurs à suggérer que les adaptations sociales émergent pour le bien du groupe et que les groupes peuvent être considérés comme des individus adaptatifs à part entière, autrement dit, comme des superorganismes.

Cependant, il est pertinent à ce stade de faire une distinction entre deux sortes de groupes. Nous avons les superorganismes, que l'on peut considérer comme des organismes tout courts. Mais, il existe aussi le phénomène de *traits de groupes* : ces groupes possèdent parfois des caractéristiques que l'on trouve chez les organismes, mais il est difficile néanmoins d'affirmer que ces groupes fonctionnent comme des organismes au sens strict vis-à-vis de la sélection naturelle. En effet, comme nous allons le voir au chapitre 3, il existe des conditions pour qu'un groupe devienne un organisme au sens strict, ce qui veut dire que toutes les adaptations de groupes ne conduisent pas à la naissance d'un superorganisme. Sur ce point-là, Sterelny[162] a proposé de faire une distinction entre les superorganismes et les traits de groupes, affirmant que la sélection de groupe contraint l'orientation de l'évolution de manière beaucoup moins importante que les défenseurs de la sélection de groupe l'ont pensé. Sterelny ne va pas jusqu'à nier la sélection de groupes, mais il limite son application à des cas particuliers, tels que

[157] John BS Haldane, « Population genetics », *New Biology*, 1955, vol. 18, n° 1, p. 34-51.
[158] William D. Hamilton, « The evolution of altruistic behavior », *The American Naturalist*, 1963, vol. 97, n° 896, p. 354-356.
[159] J. Maynard Smith, « Group selection and kin selection », *Nature*, 1964, vol. 201, n° 4924, p. 1145-1147.
[160] Nous allons expliquer ce concept au cours du chapitre trois.
[161] A. Gardner et A. Grafen, « Capturing the superorganism: a formal theory of group adaptation », *Journal of Evolutionary Biology*, avril 2009, vol. 22, n° 4, p. 659-671.
[162] Kim Sterelny, « The return of the group », *Philosophy of Science*, 1996, vol. 63, n° 4, p. 562-584.

les superorganismes, laissant les autres cas, où on pourrait postuler la sélection de groupes, comme des cas qui peuvent être mieux décrits à travers l'action de la sélection individuelle relativisée à un environnement particulier, composé en partie d'autres organismes individuels. Ainsi, pour Sterelny, Wilson et Sober n'ont pas réussi à identifier une nouvelle forme de sélection de groupe, car, au mieux, ils ont offert un moyen de redéfinir la façon dont la sélection naturelle opère sur les individus et les gènes[163]. Comme on peut l'anticiper, le scepticisme à propos de la notion de traits de groupe conteste l'importance de ce phénomène pour la sélection naturelle. Le point de vue de Sterelny, selon lequel nous pouvons redéfinir la sélection de traits de groupes sans pour autant faire des groupes unités de sélection, est un bon exemple d'*approche pluraliste des modèles* sur les niveaux de sélection. Cela montre en effet qu'il existe une pluralité de modèles que les biologistes évolutifs peuvent adopter pour expliquer le même phénomène[164]. Le recours à une approche pluraliste des modèles a souvent été utilisé dans le passé pour renforcer le statut de la sélection individuelle au détriment de la sélection de groupe. En allant plus loin, comme le formule Robert Wilson[165], l'approche pluraliste a été appelée « individualisme au sens large », ce qui caractérise l'idée selon laquelle « *most evolution arises from selfish reproductive competition among individuals within a breeding population* »[166]. Ainsi, on est amené à conclure que la sélection au niveau des colonies, des groupes, des organismes, et de n'importe quel autre type d'entité collective n'est qu'un des aspects de la sélection des gènes[167].

Dans le même temps, prenant en compte les remarques antérieures, Gardner et Grafen dans leur article « *Capturing the superorganism : a formal theory of group adaptation* »[168], développent une théorie formelle de l'adaptation de groupe qui utilise les cadres théoriques fixés par l'adaptation au niveau individuel. Ils ont théorisé la fonction d'adaptation de groupe utilisant une analogie entre la biologie et l'optimisation qui considère le groupe social comme un agent déterminé (superorganisme) qui s'efforce de maximiser son succès reproductif. Ainsi, leur analyse établit une distinction cruciale entre la cible de la sélection (*target of selection*) et

---

[163] R. Wilson, M. Barker, "The Biological Notion of Individual", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Spring 2016 Edition)*, Edward N. Zalta (ed.).
[164] R.A. Wilson, *Genes and the agents of life: the individual in the fragile sciences biology*, *op. cit.*
[165] *Ibid.*
[166] Lee A. Dugatkin et Hudson K. Reeve, « Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy », *Advances in the Study of Behavior*, 1994, vol. 23, p. 101-133, p. 107.
[167] Andrew F. G. Bourke et Nigel R. Franks, *Social evolution in ants*, Princeton, N.J, Princeton University Press, 1995, 529 p.
[168] A. Gardner et A. Grafen, « Capturing the superorganism », art cit.

la fonction d'adaptation[169]. Comme nous l'avons déjà évoqué, le darwinisme insiste sur le fait que la sélection naturelle favorise les individus ayant une plus grande réussite reproductive individuelle, mais elle n'empêche pas les adaptations de groupes qui fonctionnent pour maximiser la *valeur sélective inclusive*. Ainsi, la fonction d'adaptation, celle qui inclue la maximisation de la *fitness* du groupe, doit être différenciée de la cible de sélection reposant sur la valeur sélective individuelle. Selon eux, les formulations théoriques antérieures n'ont pas réussi à montrer une défense consistante du superorganisme justement parce qu'elles n'ont pas opéré cette distinction.

Nous ne pouvons pas entrer pour l'instant de manière détaillée dans le débat sur la sélection multiniveaux ni dans les problèmes que suscite la sélection de groupes[170]. Nous avons voulu montrer tout simplement que le sujet autour de la sélection de groupe est controversé, notamment parce que nous trouvons une pluralité de manières de concevoir la sélection dans l'univers théorique darwinien. Nous nous contentons donc ici de montrer que l'extension de la structure théorique de l'évolution par la sélection naturelle fait émerger plusieurs entités dans l'échelle du vivant, parmi lesquelles le superorganisme. Tout ce que nous avons vu jusqu'à maintenant confirme que l'unité de sélection darwinienne constitue le critère le plus répandu au moment de parler d'individualité en biologie, ce qui a permis de dépasser largement l'organisme comme unité fondamentale pour penser le vivant.

4.7 L'écosystème en tant qu'individu biologique.

Les organismes ont perdu leur statut privilégié en biologie face au surgissement de nouveaux paradigmes que la biologie n'a cessé de nous fournir ces dernières décennies. La biologie nous a montré une variété d'entités qui valent comme des individus dans le cadre de la théorie de l'évolution. En même temps, la biologie a exploré une multitude d'entités dont il n'est pas évident de décider si elles sont effectivement des individus, au sens traditionnel du terme.

[169] Alan Grafen, « Optimization of inclusive fitness », *Journal of Theoretical Biology*, 2006, vol. 238, n° 3, p. 541-563.
[170] Nous allons reprendre cette discussion dans le chapitre trois.

Par ailleurs, toutes les caractéristiques que nous pourrions supposer de la part des organismes, leur stabilité, leur cohésion fonctionnelle, la différenciation de leurs parties en rôles différents, leur persistance identitaire à travers un temps déterminé, leurs développements et adaptations comme un ensemble, etc., ont aussi servi d'arguments pour défendre le statut de l'organisme à d'autres niveaux d'organisation, souvent à des niveaux macro-évolutifs, comme c'est le cas de l'espèce et du superorganisme. Ceci montre que l'extension de l'individu (ou des individus) en biologie a suivi celle de l'organisme et de son rôle en tant qu'individu évolutionniste. Dans cette perspective, nous trouvons une forte analogie entre les organismes multicellulaires et les écosystèmes. En effet, les connaissances actuelles concernant les écosystèmes, leur stabilité, leur maintien et leur résilience sont très semblables à ce que nous savons sur les organismes et leur adaptabilité[171]. Ainsi, le concept d'écosystème, au-delà de son rôle paradigmatique en écologie, s'offre-t-il comme un modèle privilégié pour discuter de la question du tout et des parties[172], question qui a toujours été au centre des théories de l'organisme. À cet égard, il devient intéressant de postuler que les organismes et les écosystèmes bénéficient d'une approche théorique commune, autrement dit ; *« to consider that to some extent ecosystems behave or function as some kind of organisms; or inversely, that organisms can be understood as kinds of ecosystems on a short timescale* »[173].

Les parallèles entre les organismes et les écosystèmes donne corps aux hypothèses concernant le statut d'individu à l'échelle des écosystèmes. Tel que nous pouvons en juger, nous ne sommes pas très loin de la logique du superorganisme, en tout cas de l'idée de l'organisation d'un groupe d'organismes qui devient une unité au sens évolutionniste du terme.

Sans vouloir entrer dans trop de détails sur la portée de ces analogies, il faut reconnaitre que dans l'idée d'associer l'organisme à l'écosystème il y a de multiples enjeux. Les programmes de recherche vont de la comparaison de modèles et de métaphores explicatives en immunologie[174], en passant par l'analyse du macrobiote par la théorie écologique[175], jusqu'à

---

[171] Minus van Baalen et Philippe Huneman, « Organisms as ecosystems/ecosystems as organisms », *Biological Theory*, 2014, vol. 9, n° 4, p. 357-360.

[172] Patrick Blandin, « L'écosystème existe-t-il ? Le tout et la partie en écologie » dans *Le Tout et les parties dans les systèmes naturels : écologie, biologie, médecine, astronomie, physique et chimie.*, Vuibert., Paris, Martin Thierry, 2007, p. 21-46.

[173] M. van Baalen et P. Huneman, « Organisms as ecosystems/ecosystems as organisms », art cit., p. 358

[174] Thomas Pradeu et Edgardo D. Carosella, « On the definition of a criterion of immunogenicity », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 21 novembre 2006, vol. 103, n° 47, p. 17858-17861.

[175] Elizabeth K. Costello et al., « The application of ecological theory toward an understanding of the human microbiome », *Science*, 8 juin 2012, vol. 336, n° 6086, p. 1255-1262.

tirer parti de cette dernière pour étudier la dynamique des cellules souches, à travers les concepts de niche et de construction de niche[176]. Ainsi, l'utilisation de modèles écologiques dans d'autres disciplines est une source d'inspiration évidente pour développer les connaissances autour de l'organisme.

Mais, notre intérêt nous porte plus particulièrement sur les liens entre la théorie écosystémique et la thématique de l'individualité biologique. En effet, l'assimilation de l'écosystème à l'organisme implique d'éclaircir, à ce niveau macro-évolutif, la question de l'individu. Celle-ci revient à se demander si, étant donné que les organismes et leurs dynamiques internes peuvent être théorisées grâce aux schémas théoriques issus de l'écologie, les écosystèmes eux-mêmes pourraient être perçus comme des organismes, présentant une forme d'individualité qui rappelle celle des organismes. La question revient à savoir si le fait d'avoir des affinités théoriques et méthodologiques implique nécessairement que ces deux entités partagent le même type d'individualité.

Le problème tout à fait évident qui se pose dès lors que l'on parle d'individualité des écosystèmes, est celui de la nature de l'entité « communauté écologique » que nous désignons en tant qu'individu. Comme nous l'avons déjà évoqué plusieurs fois, la distinction des domaines discrets intérieurs et extérieurs nous apparaît fondamentale pour parler d'individualité. En ce sens, une défense de l'individu écologique passe par la désignation des domaines discrets, et par la description de l'interaction de ces domaines discrets avec d'autres domaines discrets, délimitant un milieu intérieur de relations particulier qui interagirait avec un milieu extérieur où il y a d'autres domaines discrets particuliers. Dans une terminologie plus proche, l'individu écologique devrait consister en une communauté de différentes espèces qui interagissent avec d'autres communautés de manière à ce que l'on puisse faire une distinction entre ces deux entités qui interagissent dans une méta-communauté. Cependant, il est plus simple peut-être de faire en sorte que ces délimitations obéissent aux intérêts du chercheur, qui délimite son espace de travail et vise le développement d'un projet préconçu. Après tout, comme nous l'avons dit au début de ce chapitre, l'acte de designer et de délimiter un particulier n'octroie pas d'individualité à ce particulier. Par contre, la question de l'individualité biologique est en relation avec celle de l'individualité ontologique.

[176] David T. Scadden, « The stem-cell niche as an entity of action », *Nature*, 29 juin 2006, vol. 441, n° 7097, p. 1075-1079., répris de M. van Baalen et P. Huneman, « Organisms as ecosystems/ecosystems as organisms », art cit.

Sur le point précédent, Sterelny distingue, d'une part, des *Phenomenological Communities* : des assemblages d'organismes qui persistent à travers le temps et qui sont des systèmes causaux, voire des communautés structurées, fonctionnellement organisées ou intégrées qui jouent un rôle dans la détermination de la présence, de l'abondance et du destin des populations dont elles sont composées[177]. D'autre part, il distingue des *Indexical Communities*[178], qui correspondent à des assemblages qui n'ont pas d'existence en dehors du cadre du programme de recherche du chercheur.

Or, la distinction que suggère Sterenly décrit bien le premier problème qui surgit de l'analogie entre organisme et écosystème ; d'une part nous avons une approche du problème qui accentue le caractère individuel des communautés, parmi lesquelles nous pouvons espérer trouver une forme de cohésion interne, de division du travail et une persistance dans le temps semblables aux organismes ; de l'autre côté, nous trouvons une approche qui accentue le caractère arbitraire de l'individualité des communautés, affirmant qu'il n'y a que chez les organismes que nous trouvons la cohésion et organisation fonctionnelle suffisantes pour parler d'individualité. Ainsi, sur le premier point, Harrison et Cornell soulignent une certaine négligence des recherches écologiques s'appuyant sur les communautés locales en tant qu'unités écologiques dotées d'une intégrité individuelle. Ils défendent l'argument que les communautés écologiques locales seraient, en réalité produites par les influences régionales, y compris les processus évolutifs et biogéographiques[179]. Par cette voie, une communauté peut être définie comme une unité, tout comme des populations d'espèces différentes qui vivent à l'intérieur d'un espace précis et dans un temps précis. Cette désignation spatiotemporelle implique la reconnaissance de l'existence d'unités délimitées qui peuvent être traitées comme des entités. Contre cette idée, Ricklef affirme que le concept de communauté locale, compris en tant qu'ensemble d'espèces qui interagissent localement, rend difficile la compréhension de la richesse des espèces aux échelles locales et régionales[180]. Ainsi, pour Ricklef, la notion de *communauté locale* se résume à un épiphénomène qui a peu de pouvoir explicatif en écologie et en biologie évolutive, pouvant expliquer ces phénomènes « *only in terms of the distributions of species within entire regions, which are determined by diversification and adaptation within the regional ecological space in combination with the interactions of species over entire*

[177] Kim Sterelny, « Local ecological communities », *Philosophy of Science*, 2006, vol. 73, n° 2, p. 215-231.
[178] *Ibid.*, p.226
[179] Susan Harrison et Howard Cornell, « Toward a better understanding of the regional causes of local community richness », *Ecology letters*, 2008, vol. 11, n° 9, p. 969-979.
[180] Robert E. Ricklefs, « Disintegration of the ecological community: American Society of Naturalists Sewall Wright award winner address », *The American Naturalist*, 2008, vol. 172, n° 6, p. 741-750.

regions »[181]. De même que pour la notion de superorganisme, l'attribut d'unité ontologique pour les communautés écologiques semble difficile à justifier sans controverse.

Par ailleurs, si nous nous intéressons au cadre de l'individu évolutionniste que nous avons développé tout au long de ce chapitre, l'individu correspond à la cible de la sélection naturelle. En d'autres termes, l'individu est une unité de sélection. Or, l'individu écosystémique se trouve aussi confronté à la question d'être ou non considéré comme une unité de sélection. Sur ce point, la biologie évolutive orthodoxe ne permet pas d'affirmer la sélection des écosystèmes, dans la mesure où les écosystèmes comprennent des entités abiotiques qui ne répondent pas à la sélection[182]. En effet, comme nous l'avons vu, l'acceptation de l'individu évolutionnaire au niveau macroévolutif (les espèces et les superorganismes par exemple) a toujours été très difficile à soutenir, à cause du fait que tous les phénomènes de sélection macroévolutifs peuvent être expliqués par l'action de la sélection au niveau individuel. Pour les communautés d'espèces, Goodnight, dans l'article intitulé « Evolution in metacommunities », défend l'existence d'une évolution des metacommunautés selon l'argument suivant: « *evolution can occur not only by processes that occur within communities such as drift and individual selection, but also by among-community processes, such as divergent selection owing to random differences among communities in species composition, and group and community-level selection* »[183]. Mais, comme le signale bien Huneman, le problème est qu'il s'agit d'une possibilité logique, non encore documentée[184]. Ainsi, appliquer la notion d'individu évolutionniste pour traiter la question de l'individualité des écosystèmes semble poser beaucoup de difficultés. Pour essayer de trancher ces questions, Huneman a proposé une solution plausible pour pouvoir dire que certaines communautés ou écosystèmes sont des individus.

[181] *Ibid.*, p. 742.
[182] Philippe Huneman, « Individuality as a Theoretical Scheme. I. Formal and Material Concepts of Individuality », *Biological Theory*, décembre 2014, vol. 9, n° 4, p. 361-373.
[183] Charles J. Goodnight, « Evolution in metacommunities », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2011, vol. 366, n° 1569, p. 1401-1409.
[184] P. Huneman, « Individuality as a Theoretical Scheme. I. Formal and Material Concepts of Individuality », art cit.

4.7.1 Le concept d'individualité faible comme quasi-indépendance

Comme nous l'avons exposé, défendre l'idée d'individu au niveau des communautés et/ou des écosystèmes consiste à dire que les écosystèmes et communautés peuvent être considérés comme des individus, au lieu d'ensembles arbitraires d'espèces.

La vision hiérarchique de l'évolution semble poser une base théorique de départ solide pour questionner l'individu écologique, en lien avec l'analogie de l'organisme : presque toutes les entités en biologie seraient constituées de sous-unités plus petites en une série de niveaux hiérarchiques. Ainsi, l'organisme serait le résultat d'une composition des niveaux d'organisations qui lui appartiennent (les organes, tissus, cellules, organelles et l'ADN). De même les écosystèmes seraient l'ensemble de toutes les choses qui interagissent dans les habitats (les communautés, les espèces, les populations, les sous-populations, jusqu'aux individus ou organismes). De cette manière, on identifie une analogie simple entre, d'un côté, l'organisme qui est composé d'un assemblage hiérarchisé d'entités, et d'un autre côté, l'écosystème qui est composé d'un assemblage d'entités, ce qui permet de poser la question des critères d'identification des individus véritables. En d'autres termes, ces assemblages sont-ils vraiment arbitraires ou possèdent-ils une unité ontologique ?

Pour répondre à cette question, Huneman propose d'emprunter à Herbert Simon[185] la notion de *quasi-indépendance*. Un système quasi indépendant est un sous-système dans lequel les interactions entre les éléments de ce sous-système sont plus fortes que les interactions entre des éléments externes[186]. L'idée est que dans un ensemble d'éléments aléatoires nous avons beaucoup d'interactions entre ces éléments de manière à ce que chaque sous-ensemble dépende de tous les autres. Dans ce contexte-là, nous pouvons penser un système quasi-indépendant si les interactions entre les éléments de ce système sont plus fortes que celles avec les éléments externes. En écologie, si nous prenons un fragment arbitraire de l'espace, tout est susceptible d'interagir avec tout. Or, lorsque nous reconnaissons un ensemble supposé non-arbitraire, comme une communauté, nous sommes simplement en train de reconnaitre une relation de quasi-dépendance. Ainsi, « *communities and ecosystems are therefore systems that are*

[185] Herbert A. Simon, *The sciences of the artificial*, 3rd ed., Cambridge, Mass, MIT Press, 1996, 231 p.
[186] P. Huneman, « Individuality as a Theoretical Scheme. I. Formal and Material Concepts of Individuality », art cit., p.364.

individualized in a salient way among a large set of interacting entities »[187]. En ce sens, la notion de quasi-indépendance, employée à l'origine pour définir la modularité d'un système dans les sciences cognitives notamment, est importée pour définir un domaine de relations qui se différencie de celles de l'extérieur, par la force de ses interactions. En conséquence, nous pouvons affirmer qu'un ensemble d'éléments en interaction, pour lequel l'intérieur de ces interactions est plus important que les interactions externes, acquiert un certain degré d'individualité.

Bien entendu, cette notion d'individualité repose sur la distinction entre *individualité forte* et *individualité faible*. L''individualité forte est réservée aux ensembles qui ont une cohésion et une intégration intérieures robustes, ce qui leur permet d'être considérés comme des unités d'adaptation ou unités de sélection. L'alternative à ce concept d'individualité forte fondée sur les critères évolutionnistes, dans lequel la plupart des écosystèmes ne semblent pas entrer, est le concept *d'individualité faible*, sous lequel la plupart des écosystèmes devraient pouvoir rentrer et qui fournit des critères pour décider ce qui entre ou sort de l'individu écosystème[188].

4.7.2 L'écosystème en tant qu'agent d'adaptation.

La suggestion de Huneman correspond à un schéma très général qui a pour but de trouver des critères pour individualiser des entités, et qui ne cherche pas à résoudre directement la question de savoir si les communautés ou les écosystèmes sont des individus, mais plutôt à fournir un concept qui puisse permettre aux chercheurs de poser empiriquement la question. Bouchard estime cependant que même les individus qui ne sont pas totalement intégrés, donc qui ne possèdent pas une individualité forte, peuvent cependant agir comme des unités d'adaptation. Ainsi Bouchard, en s'appuyant sur une compréhension non standard du processus évolutif axée sur la variation et la persistance, soutient « *that communities and ecosystems can evolve by natural selection as emergent individuals* »[189]. L'idée de Bouchard est que la définition générale de la population, en tant qu'ensemble homogène qui appartient à un groupe

[187] Philippe Huneman, « About the conceptual foundations of ecological engineering: stability, individuality and values », *Procedia Environmental Sciences*, 2011, vol. 9, p. 72-82, p.76.
[188] *Ibid.*
[189] F. Bouchard, « Ecosystem evolution is about variation and persistence, not populations and reproduction », art cit., p. 382.

monophylétique unifié et cohérent, exclut systématiquement les communautés et les écosystèmes, ce qui ne permet pas de comprendre ces systèmes comme des individus évolutionnaires. contrece constat, il propose que « *communities will be understood loosely as functionally integrated multispecies assemblages, while ecosystems will be understood as functionally integrated assemblages of biotic and abiotic parts* »[190].

Ce qui nous intéresse dans l'idée de Bouchard, c'est que ses explications essayent de faire entrer les écosystèmes dans le cadre fixé par la sélection naturelle, en tentant d'élargir encore ce cadre pour faire des écosystèmes des unités de sélection. En termes généraux, traditionnellement les populations ont été comprises comme des collections d'individus biologiques apparentés ou homogènes ; Lewontin aurait ainsi redéfini les conditions du processus d'évolution par sélection naturelle autour de la notion d'organismes, alors que dans le même temps Hull proposait une distinction entre les unités de sélection –les organismes– et les unités d'évolution, les espèces. Cependant, le second principe de Lewontin sur la structure de la théorie de l'évolution suppose que nous pouvons toujours suivre graduellement le changement intergénérationnel des individus pour expliquer l'adaptation, vu qu'il existe une continuité phylogénétique. Ainsi, la continuité transgénérationnelle d'un ensemble homogène d'individus définit ce que nous comprenons comme population. Cependant, à l'égard des phénomènes symbiotiques et de l'existence des communautés, nous pouvons questionner cette continuité biologique homogène[191]. En effet, les individus interagissent et émergent en tant que nouvelles communautés évolutives d'une manière analogue au récit de Lewontin, mais à la différence qu'il s'agit des interactions et de l'assemblage d'individus hétérogènes. Ainsi, le monde biologique est riche en interactions écologiques de partenaires hétérogènes entre lesquels il n'y a pas d'homogénéité génétique au niveau de la communauté. De ce fait, Bouchard propose de cibler une nouvelle continuité axée sur le contexte écologique, où une description fonctionnelle de l'ensemble sera plus utile qu'une description populationnelle homogène. Selon cet objectif, Bouchard compare l'évolution de deux espèces de termites, l'une habitant dans une communauté symbiotique et l'autre non. L'accent est mis sur le super-individu émergeant qui apparaît au niveau de la colonie, et sur la manière dont la relation communautaire entre le collectif de termites dans son ensemble et leurs symbiotes agissent comme un ensemble évolutionnaire, faisant apparaitre des fonctions adaptatives (comme la digestion de cellulose).

[190] *Ibid.*, p. 383
[191] Nous allons analyser de près ces phénomènes au cours du chapitre trois.

Le défi immédiat à relever pour penser l'individualité biologique au niveau des communautés consiste à définir la réplication de cet ensemble. En effet, bien que les communautés puissent avoir des adaptations émergentes (telles que la digestion), elles n'ont pas de génome unifié. Les symbiotes peuvent être acquis verticalement ou horizontalement, et dans de nombreux cas, l'hôte peut accueillir des symbiotes hétérogènes pour produire la même fonction. Cela signifie que pour certaines adaptations on peut observer des hôtes dont des parties n'appartiennent pas à la même population que les autres, jouant cependant des rôles fonctionnels similaires. De cette manière, Bouchard met l'accent sur la stabilité d'un ensemble fonctionnel, dans lequel l'homogénéité de l'ensemble ne s'érige pas comme condition nécessaire pour parler d'individualité. Compte tenu de l'hétérogénéité présente dans les échelles d'organisation macroévolutives, « *the challenge may not be to find actual cases of community and ecosystem evolution, but rather cases of evolution that do not involve such emergent super-individuals where differential persistence is more useful than differential reproduction* »[192]. Par cette voie, les phénomènes d'association symbiotique permettent de questionner la continuité intergénérationnelle comme le seul mécanisme évolutif existant, étant donné que dans une communauté symbiotique, certaines des parties des associations n'appartiennent pas aux mêmes lignées, sans pourtant que la communauté perde la persistance et la stabilité temporelle. L'assemblage communautaire symbiotique persiste avec certains de ses symbiotes pouvant se reproduire sur des échelles temporelles très différentes. La persistance et la stabilité ont l'avantage de glisser sur l'hétérogénéité des parties du système tout en se concentrant sur le fonctionnement du système. Si l'efficacité du fonctionnement et la capacité résultante à persister sont affinées en réponse aux pressions de l'environnement, comme beaucoup d'écologistes ont proposé que cela se produise au niveau de l'écosystème, alors on semble être en présence d'une adaptation par sélection naturelle[193].

Explorant les conséquences de la suggestion de Huneman à propos de l'individualité des écosystèmes, c'est par l'idée alors d'un assemblage hétérogène capable de variation, persistance et adaptation que Bouchard défend l'inclusion des écosystèmes et des communautés dans le cadre évolutionnaire par lequel nous définissons l'individualité.

---

[192] F. Bouchard, « Ecosystem evolution is about variation and persistence, not populations and reproduction », art cit., p. 390

[193] Frédéric Bouchard, « Darwinism without populations: a more inclusive understanding of the "Survival of the Fittest" », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2011, vol. 42, n° 1, p. 106-114.

Tel que nous pouvons en juger, cette manière audacieuse de défendre l'individualité des écosystèmes nous autorise à penser à une toute autre échelle l'action de la sélection naturelle sur des ensembles hétérogènes d'individus. Comme nous l'avons déjà indiqué, nous n'allons pas traiter dans cette section des détails de la sélection de groupe, eux-mêmes nécessaires pour penser la sélection macroévolutive. Cependant, il est important de retenir que le principe darwinien de sélection naturelle peut encore être élargi à de nouveaux niveaux d'organisation.

5. Considérations finales

Comme nous avons essayé de le montrer, si l'acception standard de la sélection naturelle darwinienne envisage l'action de son mécanisme sur les organismes simples, depuis sa formulation originale, la majeure partie de la discussion s'est déplacée au-delà de cette norme standard. Par ailleurs, nous avons vu que de nombreux biologistes et philosophes de la biologie ont reconnu que le caractère abstrait et neutre de la structure de la théorie de l'évolution implique, en principe, que la sélection puisse agir sur une grande variété d'entités dans la hiérarchie biologique, en allant des entités très petites (par exemple, les gènes) aux entités très grandes (par exemple, le superorganismes et les espèces). De plus, il existe une variété de propositions qui réclament des conditions nécessaires pour qu'une entité puisse être considérée comme un individu ou un agent de la sélection, ce qui canalise aussi une multiplicité d'approches de la thématique.

Nous avons vu aussi qu'en mettant l'accent sur l'unité de sélection, l'extension de la notion d'individu dans la biologie permet de penser l'individu biologique indépendamment de l'organisme. D'une part, si le fait de penser l'organisme en tant qu'individu biologique n'a jamais été problématique, étant donné que celui-ci a toujours été pensé comme synonyme d'individu, depuis l'introduction de la théorie de l'évolution darwinienne, il n'y a plus d'évidence à dire que tout individu biologique doit être un organisme. D'un autre côté, l'extension de l'individu biologique à d'autres entités obéit aussi à la question de la causalité biologique, notamment au type de causalité qui est impliqué dans le schéma de la sélection naturelle. Un exemple de cette extension n'est autre que le retour vers le gène comme la seule unité causale responsable de la mutation évolutive. En effet, après l'émergence de la synthèse

moderne, la biologie s'est tournée vers des explications biologiques en termes d'action de molécules complexes. Ceci implique que, si l'explication du processus de sélection utilise une formulation abstraite, l'action de la sélection a besoin cependant d'individus concrets responsables de la mutation. Les deux conditions alors (l'explication des processus en termes d'action de molécules et la structure abstraite de la théorie) ont conduit à chercher l'entité causée bien au-dessous de l'organisme. Ceci montre bien que, si le fait d'être « sélectionné » indique le chemin pour penser l'individu en biologie, il n'y a pas d'obligation à aller chercher l'unité effective de sélection au niveau de l'organisme, surtout quand la notion même d'organisme est problématique. Cela, comme nous l'avons déjà répété à plusieurs reprises, a permis d'étendre la notion d'individu biologique à plusieurs niveaux d'analyse, les gènes, les espèces ou les superorganismes.

Néanmoins, le développement de la biologie pourrait encore conduire à opérer une distinction entre individu biologique, organisme et « chose vivante », ce qui ouvre plusieurs chemins pour définir ce qu'est le vivant. On peut par exemple s'intéresser à l'important article de Dupré et O'Malley où ils montrent l'importance de comprendre la vie comme le résultat de la collaboration entre une variété d'entités qui ne sont pas toutes des organismes, et même pas des êtres vivants, au sens propre du terme, comme les virus, les prions, etc.[194]. En un sens différent, Haber s'écarte de la vision de l'organisme comme individu paradigmatique, argumentant que les organismes doivent être pris comme un exemple marginal ou spécial d'individu biologique[195]. Ainsi, l'extension de la notion d'individu, que la biologie n'a cessé d'explorer, permet de défier la place spéciale que l'organisme a toujours eue au moment de réfléchir sur le vivant. La biologie pourtant, qui reste fondamentalement une discipline historique, s'est développée en cherchant l'unité mutationnelle, non limitée à l'organisme, qui expliquerait l'action causale de la sélection. La conclusion est que la question *qu'est-ce qu'un organisme ?* s'est largement déplacée vers la *question qu'est-ce qu'un individu biologique ? De* plus, la réponse à cette question s'est largement développée en suivant la théorie biologique dominante. De cette façon, comme l'argumentait David Hull, la seule théorie biologique suffisamment articulée pour rendre explicite l'individualité biologique est la théorie de

[194] John Dupré et Maureen A. O'Malley, « Varieties of living things: life at the intersection of lineage and metabolism », *art. cit*.

[195] Matt Haber, « Colonies are individuals: revisiting the superorganism revival », dans F. Bouchard et Ph. Huneman (eds.), *From groups to individuals: evolution and emerging individuality : Perspectives on Biological Associations and Emerging Individuality* 2013, p. 195-217.

l'évolution par sélection naturelle ; elle place l'organisme à un seul niveau dans la hiérarchie des individus biologiques possibles, cette dernière comprenant aussi des gènes, des molécules, des cellules, des organismes, des groupes et espèces[196].

Nous avons alors constaté que le débat autour des unités de sélection a eu un impact énorme sur la manière dont on conçoit la biologie en tant que savoir du vivant. Ceci est tout à fait saillant dans les débats philosophiques parce que cette problématique canalise la recherche de l'unité ontologique du vivant ; et selon la nature de l'atome biologique désigné, plusieurs ontologies seront invoquées. Dans le cadre darwinien, où l'unité de sélection est, et doit être, intrinsèquement historique, cette enquête ontologique progresse à travers la détermination du niveau où l'unité biologique fondamentale s'exprime.

Toutefois, il faut remarquer que, si le fait d'élargir la notion d'individu nous autorise à nous éloigner de la notion d'organisme en tant qu'entité indispensable, étendant ainsi notre spectre d'entités, nous pouvons constater également que la plupart des développements autour de cette question ont été soutenus par une métaphore de l'organisme, lequel vaut toujours comme exemple d'individualité par excellence. Par exemple, la défense de l'individu en tant qu'espèce de Hull et Ghiselin, ou le superorganisme de Wilson et Sober, et la défense de l'individu en écologie, sont toutes des approches qui rentrent dans le cadre darwinien fixé pour parler d'individualité, tout en étant basées sur une analogie avec l'organisme. Cette remarque est loin d'être anodine. Après tout, penser à une science du vivant qui peut faire abstraction de l'organisme ne parait pas possible. Ceci nous permet d'adresser quelques critiques au traitement de l'individualité biologique évolutionniste à travers l'interminable hiérarchie organisationnelle traditionnelle.

Premièrement, concernant justement la problématique de la détermination effective de l'unité ontologique de l'individu, la notion de sélection (ou agent au niveau duquel la sélection agit) est contrainte de circuler continuellement de niveau en niveau, rendant les explications en termes de sélection très variables et contingentes. Ceci provient du fait que, comme nous

[196] D. Hull, Individual". In: Keller E.F. and Lloyd E. (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge, Mass, Harvard University Press. 1992, repris dans T. Pradeu, What is An Organism? An Immunological Answer, Hist. Phil. Life Sci., 32 (2010), 247-268

l'avons montré, une approche en termes de sélection demande la détermination du niveau hiérarchique en question. Ainsi, tant que la hiérarchie organisationnelle traditionnelle est prise comme fondamentale et inamovible, et que la sélection est définie en ces termes, la détermination du niveau de sélection pertinente peut être condamnée à divaguer de niveau en niveau, dépendant des niveaux que l'on pourrait toujours trouver dans l'échelle hiérarchique du vivant.

Les points antérieurs nous conduisent vers le problème de l'indétermination des niveaux pertinents en biologie. En effet, la biologie nous offre une multitude d'exemples[197] d'organisations présentes chez des organismes coloniaux ou sociaux où le niveau pertinent de sélection n'est pas facile à définir, et encore moins à théoriser. Quand nous avons des organismes qui possèdent différents degrés de développement individuels et collectifs dans un seul cycle ontogénétique (comme la galère portugaise), nous sommes face à plusieurs niveaux organisationnels susceptibles de subir l'action de la sélection. Par exemple, si les individus unicellulaires existent en tant que cellules autonomes vivant en liberté, la sélection est principalement susceptible de se produire au niveau cellulaire. Mais si plus tard, ces cellules se réunissent pour former un seul organisme multicellulaire, alors la sélection devrait se produire principalement à ce niveau supérieur d'organisation. Dans tous ces cas, de plus en plus nombreux, l'entité biologique essentielle pour définir l'individu n'est pas donnée par défaut, de sorte qu'il n'y a pas vraiment une seule unité évolutive.

Comme on peut le constater, l'approche de l'unité de sélection dépend absolument de la détermination précise du niveau de sélection, à travers une hiérarchie des niveaux prédéfinie ou postulée. Mais, comme nous pouvons le suggérer aussi, la nature du vivant n'aide pas à différencier facilement ces niveaux hiérarchiques. Les niveaux traditionnels sur lesquels on fonde l'organisation hiérarchique ne sont pas, auprès de l'évolution, des concepts naturels préétablis et bien délimités. Par exemple, les gènes, pourtant considérés comme les unités de sélection préférées de la biologie moléculaire, ne peuvent rien faire de manière indépendante des autres niveaux hiérarchiques. Et c'est sans conteste la même chose pour les autres niveaux

[197] Voir par exemple les travaux de John Tyler Bonner sur les cellules de *slime molds*. Ces amibes sociales ont des cycles de vie très particuliers dans lequel les amibes séparées se nourrissent d'abord, puis se rassemblent pour former de petits corps multicellulaires. Dans ce processus nous pouvons constater de comportements altruistes, comme celles des cellules de la tige qui meurent dans le processus de formation et élévation dans l'air de la masse de spores. Cela soulève bien évidement quelques questions sociobiologiques intéressantes, notamment la portée sélective d'un système qu'émerge sous une organisation fonctionnelle ontogénétique, ainsi que les mécanismes par lesquels ce développement est atteint.

hiérarchiques. Selon un sens évolutif profond, l'organisation des entités change, ce qui entraine aussi le changement organisationnel auquel le niveau de sélection peut être déterminé. Ainsi, toute généralisation formulée dans les termes de ces entités doit refléter la dimension variationnelle permanente des entités vivantes, incluant la non-fixité des niveaux hiérarchiques.

Nous pouvons conclure alors que, selon le paradigme darwinien, il n'existe pas de niveau exclusif d'organisation qui puisse offrir la perspective privilégiée de l'individualité ; surtout, lorsque nous acceptons dans le même schéma de pensée l'existence théorique simultanée de plusieurs entités représentées par des niveaux d'organisation en principe infinis. Le critère d'individualité reposant sur les niveaux d'organisation doit prendre en compte le fait que ces niveaux d'organisations sont aussi la conséquence de l'évolution, tout comme les entités qui existent à travers ces différents niveaux de la hiérarchie biologique, ce qui permet, de cette manière, de relativiser la recherche du niveau pertinent pour l'action de la sélection.

En tirant toutes les conséquences des considérations antérieures, nous pouvons conclure que le débat sur les unités de sélection vise une problématique de nature métaphysique ; la question de savoir ce qui compte comme un individu en biologie. Nous avons vu que les critères varient depuis la stabilité, et la variation, en passant par la cohésion, la discrétion et la continuité spatiotemporelle, et même l'émergence. Le débat autour des unités de sélection ouvre la porte à un foisonnement d'entités nouvelles. Toutefois, nous concédons que, malgré les critiques autour de l'organisme comme seul niveau pertinent pour penser le vivant, l'entité biologique qui satisfait de manière la plus convaincante l'ensemble des critères d'individualité biologique reste indiscutablement l'organisme[198]. Ainsi, comme nous l'avons suggéré, la construction de la notion d'individu biologique est liée inextricablement à la notion d'organisme, ce dernier étant, dans la logique évolutionniste, l'interacteur et agent direct de la pression sélective.

L'argument antérieur nous amène en même temps à nous demander si le caractère historique et évolutif de l'individu biologique demeure la seule caractéristique à prendre en compte à l'heure de parler d'individualité biologique. Autrement dit, n'est-il pas nécessaire de mobiliser une autre approche de l'individualité biologique qui permettrait de dégager d'autres critères qui aident à la détermination de l'unité (ou atome) pertinent en biologie ? En réponse à cette question, nous affirmons que les critères fondés nécessairement sur les contraintes

[198] Niles Eldredge, « Large-Scale Biological Entities and the Evolutionary Process », *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1984, vol. 1984, p. 551–566.

historiques et mutationnelles de l'évolution ne sont pas les seuls critères à prendre en compte. Nous pensons, par exemple, à la robustesse d'un système et à sa persistance à travers un temps ontogénétique, lesquels dessinent aussi la silhouette de l'individu biologique. Ceci pourrait permettre d'explorer une autre ontologie, non historique, fondée sur des propriétés identitaires stables.

Si nous changeons le cadre temporel phylogénétique de l'individu, nous nous plaçons alors sous un autre angle épistémologique. En effet, l'angle de l'individu évolutionniste implique une passivité face aux éléments causaux extérieurs au système ; c'est au contraire une force extérieure, la pression sélective qui détermine quel individu est touché, ou pas, par cette *main invisible*. Ce phénomène, susceptible de se produire sur un temps historique majeur, ne prend pas en compte le temps ontogénétique, ainsi que l'existence actuelle de cet individu et sa persistance identitaire à travers sa vie. D'autre part, une approche ontogénétique mobilise une ontologie de l'individu biologique qui nous positionne épistémologiquement dans l'angle inverse, plaçant l'organisme comme un acteur activement impliqué dans la génération et le maintien de sa propre identité à travers un temps ontogénétique. Ici, un individu, loin d'être l'entité qui incarne l'action de la sélection au cours de l'évolution, correspond à l'entité qui s'autodétermine au cours de son temps de vie individuel.

Ainsi, nous pouvons offrir une alternative (ou un complément) à l'individu évolutionniste : la revitalisation de la notion d'organisme par une approche ontogénétique. Dans ce projet, il faudrait non seulement montrer que la variété des entités qui sont candidates à l'unité de sélection peut nous désorienter en ce qui concerne la détermination du niveau ontologique pertinent[199], mais il faudrait surtout montrer pourquoi l'organisme devrait être considéré comme l'entité paradigmatique pour penser l'individu biologique.

Donc, suivant le projet précédent, nous allons développer dans le prochain chapitre une approche de l'individualité biologique centrée sur l'organisme, essayant de dégager une ontologie consistante qui ne produise pas l'effet de relativisation ontologique que semble produire l'approche évolutionnaire. Nous pouvons appeler préliminairement cette voie *l'individu-ontogénétique*. Ainsi, nous soutenons que la notion d'individu biologique peut caractériser deux types de choses essentiellement distinctes, et que chaque manière de traiter

[199] Il est important de prendre en compte le fait que l'existence d'une multiplicité d'unités au-delà de l'organisme nous permet, non seulement de reconnaitre la riche extension des entités qui permet la théorie de l'évolution par sélection naturelle, mais aussi constater qu'une ontologie du vivant qui traverse les niveaux de sélection possibles, et qui fait abstraction de l'organisme comme unité fondamentale pour penser le vivant, amène aussi une pluralité ontologique qui ne facilite pas le consensus.

l'individualité est enracinée dans des métaphysiques et des pratiques explicatives que l'on retrouve couramment dans la biologie et la philosophie. La catégorie de l'individu darwinien provient des exigences théoriques de la théorie évolutionniste, parfois érigée comme la seule théorie qui vaut vraiment la peine d'être étudiée[200]. Cependant, les explications associées à d'autres branches de la biologie, telles que l'immunologie, la biologie du développement, la physiologie, et l'approche organisationnelle ou de l'autonomie, fournissent les bases d'une catégorie d'individu biologique différente : *l'individu ontogénétique*. Ainsi, Pradeu distingue trois manières d'individualiser les entités biologiques : une manière phénoménale, selon laquelle nous pouvons facilement voir des individus biologiques. Une voie évolutive, selon laquelle c'est la théorie de l'évolution par la sélection naturelle qui nous dit ce qui compte comme un individu biologique. Et une manière physiologique, selon laquelle le monde biologique est constitué d'une sous-classe d'individus biologiques, c'est-à-dire d'organismes, qui sont décrits comme des unités fonctionnellement intégrées, subissant un changement continu et constituées d'éléments causalement interconnectés[201]. Nous avons déjà analysé les deux premières au court de ce chapitre. La troisième voie met en avant la persistance identitaire de l'entité au cours de son temps ontogénétique. Bien sûr on parle là d'un autre type d'explication biologique, une explication probablement en termes de causes prochaines[202], reflétant des faits causaux qui conduisent à la compréhension des capacités de l'organisme comme un tout, expliqué à travers l'activité de ses parties. Ces explications en termes de causes prochaines, souvent comprises sous un langage fonctionnel, demandent un traitement en termes d'individuation des entités biologiques, tout autant que les explications darwiniennes.

Cependant, sur quoi peut être fondée concrètement une approche ontogénétique de l'individualité biologique ? Nous avons indiqué que la persistance identitaire est un facteur à prendre en compte. Mais cela ne peut constituer le seul élément. Nous devons aussi parler de l'intégration fonctionnelle des parties qui forment l'organisme. Les organismes sont en effet des ensembles fonctionnellement organisés et cohésifs ; souvent ils sont constitués de parties hétérogènes qui fonctionnent ensemble vers une fin commune. Mais comme le signale bien Pradeu, l'intégration fonctionnelle peut être perçue comme une notion trop vague ou trop

[200] Theodosius Dobzhansky, « Nothing in biology makes sense except in the light of evolution », *The american biology teacher*, 2013, vol. 75, n° 2, p. 87-91.
[201] T. Pradeu, « What is an organism? », art cit.
[202] Ernst Mayr, « Cause and effect in biology », *Science*, 1961, vol. 134, n° 3489, p. 1501-1506.

diffuse (par exemple, on peut postuler des degrés d'intégrations différents selon le critère de l'observateur) pour construire un récit solide qui puisse nous enseigner quelque chose de fondamental sur l'individualité biologique[203]. Lui-même explore l'apport de l'immunologie à la question de l'individualité biologique parce qu'elle est fondée sur une théorie physiologique[204], sachant que la notion de *soi et non-soi*, à la base des théories immunologiques les plus communes[205], est une notion aussi vague que la notion d'intégration fonctionnelle. Par ailleurs, il existe d'autres critères possibles dans d'autres disciplines, comme dans la biologie du développement ou dans les études sur la plasticité phénotypique, entre autres, qui pourraient tout aussi bien jouer un rôle important dans la définition de l'individualité biologique, tous fondés sur un temps ontogénétique non évolutionniste.

Nous allons nous focaliser sur la nature organisationnelle d'un système biologique, en caractérisant cette organisation par un type particulier d'intégration fonctionnelle. De cette manière, l'intégration et la persistance identitaire d'un individu biologique seront présentées comme le résultat d'un régime particulier d'organisation biologique circulaire, qui se différencie d'autres types d'organisation naturelle par sa dimension normative autonome, conservant son intégrité intérieure (métabolique) face à des perturbations extérieures. Nous développons donc dans le chapitre suivant l'approche organisationnelle (néo-autopoïétique) pour contribuer à la discussion sur l'individualité biologique.

[203] T. Pradeu, « What is an organism? », art cit.
[204] *Ibid.*, p.254.
[205] Par exemple : F. M. Burnet, *Cellular Immunology: Self and Notself*, Cambridge, Cambridge University Press, 1969, 326 p.

CHAPITRE II

L'APPROCHE AUTOPOIETIQUE DE L'INDIVIDU BIOLOGIQUE

1.Introduction

Nous avons pu déterminer avec précision dans le premier chapitre que l'unité de sélection est le critère le plus répandu pour définir un individu biologique, notamment à partir de son caractère évolutif. Ceci veut dire qu'un individu correspond à une entité soumise, en tant qu'unité, à la sélection naturelle, dont le pouvoir causal agit sur cette unité en tant qu'ensemble. Bien que nous puissions penser que le critère précédent promeuve un principe d'unité forte, la discussion porte plutôt sur le niveau où la sélection agit. Dans le schéma conceptuel évolutif, l'organisme, en tant qu'exemple paradigmatique d'individu, peut être situé comme un niveau parmi une diversité de niveaux d'analyses. C'est ainsi que la particularité de l'organisme face aux autres individus biologiques, n'est pas facile à justifier face à une approche évolutive de l'individualité biologique, étant donné que la notion plus générale d'individualité biologique réduit l'organisme à « *only one level in the hierarchy of biological individuals, which may include genes, molecules, cells, organisms, groups, and species* »[206]. Ainsi, même si, selon un usage ordinaire, l'organisme fait clairement référence à l'individu biologique, nous venons de souligner le fait que la biologie contemporaine a su faire un usage plus large du concept d'individu, répondant plutôt à un besoin instrumental, méthodologique et théorique.

Nous l'avons vu, la conséquence immédiate d'une approche purement sélectionniste de l'individualité biologique est la banalisation de la place de l'organisme dans le discours biologique, ce qui précipite la dissolution de son ontologie. En effet, le cadre imposé pour l'approche évolutive véhicule différents types d'ontologies selon l'entité jugée pertinente pour que la sélection agisse, autorisant une pluralité ontologique qui peut faire abstraction de l'organisme. Toutefois, le débat philosophique a établi un lien conceptuel naturel entre le concept « d'individu » et celui « d'organisme », sans doute parce que la notion d'organisme apporte un cadre théorique pour penser l'individu biologique dans un sens qui va au-delà d'une vision purement instrumentale ou méthodologique.

Dans ce chapitre, nous voudrons développer ce lien conceptuel, cherchant expliciter de quelle façon l'individu-organisme est effectivement un type paradigmatique d'individu biologique. Il serait également intéressant d'aller plus loin, et de montrer qu'une approche ontogénétique de l'individu biologique nous rapproche d'une ontologie de l'organisme qui prend ses sources dans l'autonomie du vivant. De cette manière, il serait possible de mettre en

[206] D. Hull, "Individual". In: Keller E.F. and Lloyd E. (eds.), Keywords in Evolutionary Biology, Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1992.

avant une ontologie de l'individu biologique fondée uniquement sur son mode d'existence ontogénétique en tant qu'entité discrète dont les parties maintiennent un lien fonctionnel stable, dévoilant une sorte d'identité trans-temporelle qui est engagée dans la préservation de cette identité à travers une période de temps.

Pour réaliser ce projet, ce chapitre sera développé de la manière suivante : dans la section 2, nous allons présenter différentes approches qui traitent l'individualité biologique du point de vue de l'individu organisme. Ceci est souvent compris dans les approches dites « physiologiques » ou « fonctionnelles » qui vont des origines de la physiologie jusqu'aux approches immunologiques, développementales et épigénétiques. Dans la section 3 nous développerons la notion d'organisme chez Kant, notamment à partir des analyses de la deuxième partie de la *critique de la faculté de juger*. L'analyse kantienne de la notion d'organisme apporte les fondements épistémiques pour penser l'individu-organisme actuel, celui-ci étant le ciment conceptuel grâce auquel toutes les formulations modernes se sont constitués. Suite à l'analyse de l'organisme chez Kant, chez qui nous trouvons inévitablement les sources de l'autonomie biologique, nous présenterons dans la section 4 deux concepts fondamentaux pour penser l'autonomie biologique, à savoir ; la circularité et l'auto-organisation. Cette section est destinée à introduire des notions qui seront pertinentes pour penser la particularité de l'organisme lors de la section suivante. Dans la section 5, présenterons en effet le cadre théorique nécessaire à une pensée de l'individu ontogénétique. La thèse de l'autopoïèse sera ainsi développée, afin de montrer en quoi cette approche, et ses développements ultérieurs, contribue à clarifier la question de l'individu biologique.

2. Contexte général de l'individu ontogénétique.

2.1 De l'individu évolutif à l'individu organisme

Il existe d'autres approches de l'individualité biologique : qu'on pense à la biologie du développement, à la physiologie ou à l'immunologie. On définit souvent ces approches comme non-évolutives. Sans doute une distinction entre branches évolutives et non-évolutives est-elle indispensable pour contribuer à la question de l'individu biologique. Ernst Mayr distinguait deux branches de la biologie : une biologie fonctionnelle et une autre évolutionniste[207]. La première est davantage orientée vers l'étude expérimentale des causes prochaines, agissant au niveau de l'organisme individuel pour expliquer de quelle façon les phénomènes vitaux sont liés et intégrés dans la formation des structures organiques. La seconde approche est quant à elle ancrée dans l'histoire profonde des organismes, où l'origine des traits et propriétés des individus est étudiée à l'échelle du temps évolutif profond (deux millions d'années par exemple). Du fait de cette distinction temporelle, les types d'explications qui se focalisent sur les *causes prochaines* ont besoin d'un traitement différent, notamment à cause de leur intérêt particulier pour les activités des parties des composants d'un organisme présent et de leur rôle dans la persistance de celui-ci au cours de sa vie, toutes ces opérations s'exprimant selon une modalité temporelle différente. Ainsi, il faut noter que l'analyse de la phénoménologie présente de l'organisme, c'est-à-dire l'analyse de toutes leurs fonctions spécifiques dans le mode factuel d'exister en tant qu'organisation globale stable et coordonnée, n'est pas nécessairement une analyse de caractère évolutif.

Sur ce point là, Thomas Pradeu propose une distinction entre une approche évolutionniste et une approche physiologique, affirmant que « *biological individuality is a multifaceted notion, which needs to be understood from the point of view of several biological fields, evolutionary biology being only one of them; Physiological approaches to biological individuality have a long history and are fundamental to the understanding of biological individuality* »[208]. Peter Godfrey-Smith a pointé cette différence, séparant l'individu biologique en deux catégories ; d'un côté l'individu darwinien et de l'autre l'organisme. Godfrey Smith emploie d'ailleurs une autre expression pour parler de l'approche de l'organisme ; « l'approche métabolique », selon laquelle les organismes sont définis comme

[207] E. Mayr, « Cause and effect in biology », art cit.

[208] Thomas Pradeu, « Organisms or biological individuals? Combining physiological and evolutionary individuality », *Biology & Philosophy*, novembre 2016, vol. 31, n° 6, p. 797-817, p. 801.

des « *systems comprised of diverse parts which work together to maintain the system's structure, despite turnover of material, by making use of sources of energy and other resources from their environment* »[209]. Ainsi, les approches non-évolutives de l'individualité biologique travaillent-elles sur une échelle temporelle très différente, mettant d'ailleurs de côté l'histoire évolutive des organismes comme élément indispensable pour comprendre la phénoménologie biologique. Sur une échelle temporelle ontogénétique, la question de l'individu est centrée sur l'organisation fonctionnelle du système, en s'interrogeant sur la manière dont les différentes parties d'un organisme interagissent ensemble pour constituer un tout dont les parties sont régulées comme un ensemble qui agit en tant qu'unité persistante à travers le temps. Dans ce sens, la persistance identitaire de l'unité, entendue comme un ensemble organisé de parties, est plus significative que l'origine temporelle de cette même organisation et de ses parties, sans doute parce que l'individu ontogénétique, à partir de son organisation, dévoile des méta-invariants qui persistent à travers le temps profond.

La persistance identitaire est l'une des notions qui s'érige comme une caractéristique distinctive pour l'individu biologique, autant dans les approches évolutionnistes que dans les approches ontogénétiques. Bien que la première approche utilise le critère de la reproduction en tant que propriété fondamentale pour parler de persistance identitaire[210], la seconde approche relègue la reproduction à une place secondaire, la reproduction étant un moment singulier dans l'ontogénie des organismes. De cette façon, les approches qui se concentrent sur l'individu ontogénétique considèrent aussi la persistance identitaire comme une notion distinctive, mais dans un autre sens, qui souligne le fait que les organismes sont des systèmes qui utilisent l'énergie pour résister à la dégradation, en se reproduisant seulement de manière contingente.

Les connexions entre la persistance identitaire et la résistance à la dégradation (ou dissipation), ce qui nous rappelle le bel aphorisme de Xavier Bichat sur la vie en tant qu'« ensemble des fonctions qui résistent à la mort »[211], seront développées plus loin. L'important pour le moment est de prendre conscience du fait que les approches de l'individu ontogénétique ne prennent pas leurs sources dans le temps évolutif lointain des individus, mais

[209] Peter Godfrey-Smith, « Darwinian individuals » dans F. Bouchard et Ph. Huneman (eds.), *From groups to individuals: evolution and emerging individuality : Perspectives on Biological Associations and Emerging Individuality*, Cambridge MA: MIT Press., Cambridge, Massachusetts, London, 2013, p. 17-36.
[210] Dans le sens où les unités qui persistent sont celles qui arrivent à se prolonger à partir de sa réplique.
[211] Xavier Bichat, *Recherches physiologiques sur la vie et la mort par F.-X. Bichat*, Paris, Charpentier, 1852, 382 p.

dans l'analyse du vivant dans son état actuel, où l'analyse est indissociable de la phénoménologie fonctionnelle comme telle. Dans ce cadre-là, les activités fonctionnelles et les arrangements des parties résultent, ou sont du moins constitutifs, de processus développementaux, physiologiques et immunologiques des individus, ces branches de la biologie étant les plus représentatives pour figurer l'individu organisme. De ce fait, une approche ontogénétique de l'individu, souvent représentée par la physiologie, peut être très large, parce que cette approche réunit toutes les disciplines qui s'occupent du début de la vie de l'organisme, jusqu'à sa mort. Parmi ces disciplines nous trouvons l'embryologie, l'anatomie, l'immunologie, les neurosciences, etc., sachant que toutes ces disciplines ont des façons différentes de traiter la problématique. A titre illustratif, et sans prétention d'exhaustivité, nous allons aborder les approches physiologiques et immunologiques, puisque ce sont celles qui représentent le mieux une approche ontogénétique de l'individu biologique. Il sera alors possible d'avoir un aperçu des différentes façons de traiter la question de l'individu, ce qui facilitera ensuite l'approche de l'autonomie biologique, fil directeur de notre contribution à la problématique.

2.2 Physiologie et individualité.

Les approches dites « fonctionnelles » ou « physiologiques » suggèrent que l'organisme a un statut métaphysique unique en tant que type particulier d'entité. Ces approches s'interrogent sur le fonctionnement ou l'interaction d'un ensemble de composantes qui arrivent à être régulés et stabilisés malgré les perturbations externes. Claude Bernard est l'un des représentants les plus connus de cette tendance. Par ailleurs, la physiologie définie en tant que « science des fonctions et constantes du fonctionnement des organismes vivants »[212], permet de situer cette approche de l'individualité biologique dans l'enquête sur les interactions des parties du corps et leur régulation à travers les variations ou perturbations du milieu. C'est Claude Bernard qui forge ainsi la notion de *milieu intérieur*, concept fondamental pour penser la constance systémique et la persévérance opératoire d'un être vivant. A travers la notion de milieu, cette approche peut décrire une certaine persistance identitaire dans les systèmes vivant

[212] Georges Canguilhem, *Études d'histoire et de philosophie des sciences*, 7. éd. augm., réimpr., Paris, Vrin, 2002, 430 p., p. 226

à travers le maintien et la constance d'un milieu intérieur. Le milieu intérieur garantit la stabilité du système, compensant, au sein de l'organisme, les modifications produites par les variations environnementales qui l'affectent. Ainsi, « *la fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre, indépendante* : le mécanisme qui la permet est celui qui assure dans le milieu intérieur le maintien de toutes les conditions nécessaires à la vie des éléments »[213].

L'une des particularités de l'approche de Bernard est la suivante : bien que les principes vitalistes qui expliquaient la constance et le maintien de la forme biologique fussent, pour le moins, très mystérieux, chez Bernard, l'explication de cette constance et de ce maintien est davantage précisée, dès lors qu'il décide de ne pas recourir à des principes qui ne soient physico-chimiques, mais à des principes de régulation ou de compensation intégralement matériels[214]. Les compensations se font ainsi à travers le maintien des constantes organiques physico-chimiques, telle que la température, l'oxygène ou la tension :

> « La fixité du milieu suppose un perfectionnement de l'organisme tel que les variations externes soient à chaque instant compensées et équilibrées. Bien loin, par conséquent, que l'animal élevé soit indifférent au monde extérieur, il est au contraire dans une étroite et savante relation avec lui, de telle façon que son équilibre résulte d'une continuelle et délicate compensation établie comme par la plus sensible des balances. Les conditions nécessaires à la vie des éléments qui doivent être rassemblées et maintenues constantes dans le milieu intérieur, pour le fonctionnement de la vie libre, sont celles que nous connaissons déjà : l'eau, l'oxygène, la chaleur, les substances chimiques ou réserves ».[215]

De ce fait, Claude Bernard se concentre sur le phénomène de régulation, suggérant que la différence entre le milieu interne et le milieu externe est débitrice des processus de régulation. La capacité régulatrice du foie, par exemple, permet à Claude Bernard de comprendre des maladies telles que le diabète (une production désordonnée de sucre par le vivant). Autrement dit, comme une dérégulation. Il est important de souligner toutefois que la spécificité des fonctions biologiques, telle que la régulation (ou la dérégulation dans le cas de maladies) ainsi que l'élaboration du concept du milieu intérieur, permet à Bernard de traiter l'organisme comme

[213] C. Bernard, *Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux*, *op. cit.*
[214] A. Pichot, *Histoire de la notion de vie*, *op. cit.*
[215] C. Bernard, *Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux*, *op. cit.*, p. 359

un tout, comme un ensemble qui s'autorégule afin de garder sa stabilité fonctionnelle. Comme le souligne de façon pertinente Canguilhem, c'est l'usage que fait Claude Bernard de la physiologie, entendu comme une science qui règle les relations du tout et de la partie, qui permet de « promouvoir une science analytique des fonctions du vivant, pourtant respectueuse du fait que le vivant est, au sens authentique du terme, une synthèse »[216]. Dans ce cadre-là, la cellule apparaît donc comme un excellent exemple d'individu. Bernard reconnait que la plus simple des formes sous laquelle la matière vivante puisse se présenter est la *cellule* ; il conçoit un cadre dans lequel la physiologie des régulations et la morphologie cellulaire permettent de représenter l'organisme comme une société de cellules. Cette société de cellules suppose, comme toute société, des éléments autonomes (les cellules) qui sont subordonnés aux opérations d'un tout duquel ils font partie, ce qui nous permet de penser l'individualité physiologique en tant *qu'unité de fonctionnement*.

L'idée d'une totalité régulatrice et subordonnante de fonctions constitue à notre avis le point central de la notion d'organisme proposé par Claude Bernard. Elle nous offre en effet un cadre général pour penser l'individualité physiologique :

> « L'organisme complexe est un agrégat de cellules ou d'organismes élémentaires, dans lequel les conditions de la vie de chaque élément sont respectées et dans lequel le *fonctionnement* de chacun est cependant subordonné à l'ensemble. Il y a donc à la fois *autonomie des éléments anatomiques* et *subordination de ces éléments* à l'ensemble morphologique, ou, en d'autres termes, des vies partielles à la vie totale »[217].

Ainsi, l'individualité physiologique est pensée comme un ajustement strict et régulé d'éléments élémentaires, dans lequel une vie fonctionnelle est maintenue dans un flux continu de destruction et de construction – ce qui caractérise d'ailleurs toute chose vivante. C'est par ce biais que Claude Bernard annonce le but de la physiologie en tant que totalisation organique : « en caractérisant la *vie* et la *mort* par les deux grands types de phénomènes de *création organique* et de *destruction organique*, nous embrassons l'ensemble des conditions de l'existence de tous les êtres vivants et nous traçons le programme des études qui feront l'objet

[216] G. Canguilhem, *Études d'histoire et de philosophie des sciences*, *op. cit.*, p. 329
[217] C. Bernard, *Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux*, *op. cit.*, p. 355

des leçons qui vont suivre »[218]. De cette manière, nous pouvons considérer l'apport de la physiologie à la question de l'individu biologique en tant que réflexion (et praxis) approfondie sur les mécanismes du maintien du *fonctionnement* d'une unité hautement organisée à travers le temps. Cette unité physiologique rend compte de la stabilité et la persistance identitaire de l'organisme, et ceci est rendu possible par le fait que les parties dépendent d'un tout qui, lui-même, dépend constitutivement de l'entretien d'un milieu stable. Finalement, « c'est la subordination des parties à l'ensemble qui fait de l'être complexe un système lié, un tout, un individu. C'est par là que s'établit l'*unité* dans l'être vivant »[219].

Certains auteurs accordent à Claude Bernard une grande importance dans l'établissement d'un cadre général permettant l'étude du processus de régulation[220]. En effet, l'idée selon laquelle les animaux supérieurs possèdent des mécanismes homéostatiques complexes pour maintenir un environnement interne stable pour leurs unités vivantes – les cellules – est devenue l'un des concepts fondamentaux de la physiologie[221]. C'est ainsi que Walter Canon, des décennies plus tard, a repris les idées de Bernard sur le milieu intérieur en y rajoutant le concept d'*homéostasie*. Cannon souligne le fait que les organismes maintiennent un état constant ou stable, même s'ils sont assaillis constamment par des conditions perturbatrices. Dans son article, par ailleurs très commenté, *Organisation for physiological homeostasis*, Cannon rend hommage à Bernard en lui accordant la paternité de la notion décrite, redéfinissant le milieu intérieur comme homéostasie, à savoir « *the coordinated physiological reactions which maintain most of the steady states in the body are so complex, and are so peculiar to the living organism* »[222]. En effet, ce nouveau terme était nécessaire pour distinguer les systèmes physiologiques des systèmes physiques qui sont en équilibre. Les êtres vivants sont des systèmes ouverts, continuellement en contact avec l'environnement extérieur, adaptables aux changements dans l'environnement, mais aussi sujets aux fluctuations importantes lorsque les conditions environnementales sont perturbées. Cependant, grâce à des ajustements automatiques et compensatoires internes, les organismes supérieurs sont capables

[218] *Ibid.*, p. 64
[219] *Ibid.*, p. 363
[220] J. A. J. Stolwijk et J. D. Hardy, « Regulation and control in physiology », *Medical physiology*, 1974, vol. 2, p. 1343-1358.
[221] Frederic L. Holmes, « Claude Bernard, the" Milieu Intérieur", and regulatory physiology », *History and philosophy of the life sciences*, 1986, p. 3-25.
[222] Walter B. Cannon, « Organization for physiological homeostasis », *Physiological reviews*, 1929, vol. 9, n° 3, p. 399-431., p. 400

de maintenir les fluctuations internes dans des limites étroites. Ainsi, il n'est pas nécessaire d'atteindre une seule valeur fixe invariante (comme ce serait le cas pour une machine thermostatique simple par exemple), mais des variations physiologiques qui sont maintenues dans une petite gamme de valeurs. La constance de l'environnement interne est donc un attribut relatif qui dépend aussi de facteurs contingents, plutôt qu'un attribut absolu, et il doit être compris dans son sens physiologique plutôt que de manière strictement psycho-chimique comme dans artefact thermostatique[223]. Cannon précise ainsi la notion de Bernard, passant de l'idée d'un milieu intérieur qui doit demeurer avec des valeurs fixes, vers une idée plus réaliste où les valeurs relatives ainsi conservées s'adaptent dans des limites étroites. Par conséquent, l'importance de l'apport de Cannon, entre autres, réside dans le fait d'avoir souligné la flexibilité des mécanismes homéostatiques, car ceci permet de penser la régulation physiologique à partir des processus de *contrôle* qui contribuent à stabiliser les conditions dans le corps. En effet, Cannon opère une transition entre la physiologie du XIXe siècle et la science de la fin du XXe siècle (y compris, et surtout, les neurosciences) à travers la notion de contrôle, à travers laquelle on passe de la prise en compte des contrôles biologiques uniquement, à la compréhension de la transmission de l'information par des systèmes de contrôle[224], ce qui suppose en même temps des principes de correction ou d'adaptations, en temps présent, aux conditions extérieures. La notion de *feedback* émerge ainsi de la modélisation de l'homéostasie, reconnaissant que, pour optimiser les performances des machines de détection (notamment des projectiles de guerre), il fallait inclure des *circuits de rétroaction* qui corrigeaient les erreurs. La notion d'homéostasie mettait en évidence finalement, pour la première fois, le contrôle actif exercé par l'organisme sur ses mêmes processus. En effet, ce constat constitue une pièce très importante dans le puzzle du vivant, et ceci sera érigé plus tard comme une propriété biologique qui capture l'une de caractéristiques les plus significatives de l'autonomie biologique ; à savoir, l'autodétermination entendue en tant qu'autocontrôle.

[223] Steven J. Cooper, « From Claude Bernard to Walter Cannon. Emergence of the concept of homeostasis », *Appetite*, 2008, vol. 51, n° 3, p. 419-427.
[224] *Ibid.*

2.3 Immunologie et individualité.

Dans le même cadre théorique de Claude Bernard pour penser l'organisme, nous trouvons dans l'immunologie l'un des exemples les plus représentatifs d'une approche physiologique de l'individualité biologique. En effet, de nombreux biologistes et philosophes considèrent que le système immunitaire joue un rôle critique dans la définition de l'individualité biologique, notamment parce qu'il semble être essentiel pour l'établissement des limites de l'organisme. L'argument clé se trouve dans le *principe d'inclusion* offert par le système immunitaire ; « parce qu'il établit ce qui est rejeté et ce qui n'est pas rejeté par un organisme »[225]. L'action d'un tel mécanisme permet de définir quelles sont les parties qui appartiennent à l'ensemble et celles qui ne lui appartiennent pas. Cette dernière caractéristique montre, non seulement un principe d'exclusion, mais également un principe véritablement *systémique*, dans le sens où, contrairement à de nombreux systèmes de l'organisme (respiratoire, digestif, etc.), il exerce son activité partout dans l'organisme, ce qui en assure l'unité et la cohésion en tant qu'ensemble[226]. Ainsi, bien que les organismes soient censés être délimités de façon consistante dans l'espace physique, en étant clairement délimités du monde extérieur par de barrières physiques telles que la peau, le système immunitaire s'érige comme l'exemple plus important de séparation et de détermination *qualitative* d'un soi intérieur et extérieur, parce qu'il est capable de *reconnaitre*[227], de désarmer et d'éliminer les éléments qui n'appartiennent pas au système.

---

[225] Thomas Pradeu, « Immunity and the Emergence of Individuality » dans Philippe Huneman et Frédéric Bouchard (eds.), *From Groups to Individuals. Evolution and Emerging Individuality*, MIT Press, 2013, p. 77-96., p. 78

[226] *Ibid.*

[227] Nous voudrions attirer l'attention du lecteur sur les capacités, soi-disant « cognitives » du système immunitaire : la reconnaissance, l'apprentissage, la mémoire et la distinction du soi/non-soi. Nous pouvons être tentés de dire qu'il y a une reconnaissance implicite d'une dimension mentale, ce qui peut en effet nous conduire à adopter un langage anthropomorphique quand il s'agit de parler de la fonction d'immunologique. Ceci n'est pas étonnant dès lors qu'on parle d'un système immunitaire qui « perçoit » un agent pathogène, qui apprend à le connaitre, qui génère de tolérances (et il est capable même d'avoir de fiches de renseignement lorsque le système identifie comme dangereux unes substance étrangère). Par contre, nous croyons que nous ne devons pas mépriser toutes ces intuitions, parce que justement l'aspect « cognitif » est l'un des éléments les plus intéressants de la théorie immunologique. En effet, il y a de travaux qui vont dans cette direction. Par exemple, il est largement admis que les neurones sont hautement nécessaires pour l'émergence des phénomènes cognitifs. Cette affirmation a favorisé le traitement de la question principalement par les neurosciences ou les sciences cognitives selon une approche centrée exclusivement sur le fonctionnement neuronal. Cependant, Francisco Varela dans un article intitulé Francisco J. Varela, « A cognitive view of the immune system », *World Futures: Journal of General Evolution*, 1994, vol. 42, n° 1-2, p. 31-40., a introduit une hypothèse remettant en question la nécessité de neurones pour la cognition, en fournissant un contre-exemple possible : le système immunitaire des vertébrés.

En effet, la division stricte entre une dimension intérieure et une dimension extérieure au système constitue l'image typique et plus commune de la présence fonctionnelle du système immunitaire dans l'organisme. C'est à partir de cette image-là que la théorie immunologique du *soi et du non-soi* a été développée par Burnet pour expliquer comment le système immunitaire établit les limites de l'organisme. Selon cette théorie[228], chaque entité étrangère, ce que l'on appelle le « non-soi », déclenche une réponse immunitaire, alors même qu'aucun constituant de l'organisme (auto-constituant) ne peut déclencher une réponse immunitaire (exception faite des cas pathologiques)[229]. Ainsi, le système immunitaire existerait pour maintenir l'intégrité de l'organisme à travers la reconnaissance et le rejet de toute entité exogène.

Nous pouvons reconnaitre sur quoi s'appuie naturellement l'hypothèse de Burnet et de ses collègues : dans la différenciation qualitative entre intérieur et extérieur. Le projet de définition de ce qui constitue l'organisme se développe à partir d'une distinction très nette entre les éléments intérieurs aux frontières et les éléments étrangers à celles-ci, ces derniers menaçant la stabilité intérieure de l'organisme. L'individu biologique repose ainsi, dans le cadre théorique du critère de soi-et non-soi, sur une notion du *soi* très précise ; une notion endogène et autonome qui n'admet pas d'éléments extérieurs. Nous sommes alors face à une vision interniste de l'individualité biologique qui permet de dégager très facilement un critère d'immunogénicité : l'organisme ne peut pas déclencher de réponses immunitaires contre ses propres constituants (le *soi*) et déclenche une réponse immunitaire contre tout entité étrangère (le non-soi)[230].

La notion de « soi » immunologique, dans le contexte de la théorie du soi et du non-soi attribué à Burnet, suppose de mettre en avant le fait que l'organisme est une entité auto-construite, dont toutes les parties (et fonctions) sont produites et reconnues par l'organisme à travers des mécanismes qui assurent le maintien et la persistance identitaire du système tout au long de son existence. Ainsi, cette vision endogène implique-t-elle la vision d'un système qui est clos à son environnement, qui d'admet pas d'éléments étrangers, qui n'ont pas été engendrés par l'organisme. Néanmoins, comme le montrent bien Pradeu et Carossella, les récentes

[228] F.M. Burnet, *Cellular Immunology: Self and Notself*, *op. cit.*
[229] Thomas Pradeu, « La mosaïque du soi: les chimères en immunologie », *Nature*, 1953, vol. 172, p. 603-606.
[230] Thomas Pradeu, « Apport de la philosophie à la question de l'immunogénicité », *La Presse Médicale*, 2010, vol. 39, n° 7-8, p. 747-752.

découvertes dans deux domaines critiques, la tolérance immunitaire et l'auto-réactivité immunitaire, prouvent que ce critère est imprécis[231].

En effet, les observations de ces dernières années ont montré l'importance de l'auto-immunité partielle de cellules immunitaires dans la réactivité régulière du système immunitaire, ce qui permet la reconnaissance des phénomènes de déclenchement de repos immunitaires contre des constituants endogènes. En même temps, les avancées en microbiologie ont souligné l'importance qu'ont les microorganismes dans la constitution des d'organismes multicellulaires. En effet, chaque organisme multicellulaire (plante, invertébré, vertébré) accueille des centaines de milliards de bactéries commensales et symbiotiques. En raison de la présence massive de symbiotes, la notion d'organisme multicellulaire est une chimère[232]. Ainsi, il est désormais clair que des symbiotes microbiens qui jouent des rôles physiologiques cruciaux se retrouvent pratiquement dans toutes les plantes et dans tous les animaux, invertébrés ou vertébrés, et que ces associations peuvent avoir des conséquences évolutives importantes[233]. De cette manière, la tolérance immunitaire, est non seulement très fréquente mais également indispensable.

Comme nous pouvons le constater, l'hétérogénéité visible de l'organisme soulève d'importants problèmes, non seulement par rapport à la théorie immunologique construite à partir d'une distinction forte entre l'intérieur et l'extérieur, mais aussi pour définir le statut ontologique du vivant. L'évidence montre que l'organisme, bien plus que la simple somme de constituants internes, accueille en lui de l'étranger, qui constitue une présence cruciale et agissante pour le bon développement du système. Ces éléments étrangers représentent un élément constitutif de l'individualité biologique, ce qui permet de s'interroger sur notre vision de l'externe au système, ainsi que sur toute vision endogène qui avance l'idée de l'indépendance du système vis à l'environnement. C'est en prenant en compte toutes ces critiques envers la notion de soi et de non-soi qu'une nouvelle approche de la question de l'individualité se met en place. Le rôle de l'immunologie par rapport à la question de l'individualité biologique prend ainsi une autre direction. Il ne s'agit plus d'établir un critère de démarcation basé sur les notions d'interne et externe, mais plutôt de comprendre comment les éléments d'une hétérogénéité

[231] Edgardo D. Carosella et Thomas Pradeu, *L'identité, la part de l'autre: immunologie et philosophie*, Paris, Odile Jacob, 2010, 230 p.
[232] T. Pradeu, « Immunity and the Emergence of Individuality », art cit.
[233] Thomas Pradeu, « A Mixed Self: The Role of Symbiosis in Development », *Biological Theory*, 2011, vol. 6, nº 1, p. 80–88.

fonctionnelle opèrent ensemble pour former un individu biologique. Cela revient à redéfinir les notions d'externe et interne. Elliot Sober définit l'organisme comme un ensemble fonctionnellement intégré, qui subit des changements continus et qui est constitué d'éléments interconnectés, caractérisés par une dépendance causale[234]. Pour parler d'un ensemble cohérent d'éléments fonctionnellement intégrés il est nécessaire de définir un critère systémique. Sur ce point précis, la particularité d'une approche immunologique se laisse entendre, fournissant une approche réellement systémique par l'action des réponses immunitaires partout dans l'organisme. En même temps, cette approche dévoile un critère d'inclusion, parce qu'elle définit ce qui appartient au système et ce qui n'y appartient pas. Dans ce cadre-là, Thomas Pradeu suggère une définition de l'organisme en accord avec l'action du système immunitaire : « *An organism is a functionally integrated whole, made up of heterogeneous constituents that are locally interconnected by strong biochemical interactions and controlled by systemic immune interactions that repeat constantly at the same medium intensity* »[235].

Ainsi, les interactions immunitaires deviennent critiques car elles constituent la base de l'individuation physiologique de l'organisme. En prenant en compte le nouveau point de vue que fournit l'immunologie théorique, nous pouvons concevoir sans problèmes l'hétérogénéité des constituants d'un organisme, étant donné qu'un organisme inclut, lors de son développement et tout au long de sa vie, beaucoup d'éléments pris de l'extérieur, qui constituent des parties fonctionnelles d'origines différentes, mais toutefois unifiées par des interactions communes avec les récepteurs immunitaires. De ce fait, on conçoit l'organisme comme un tout unifié sur une base immunologique qui comprend l'hétérogène. L'hétérogénéité devient ainsi une condition fondamentale pour penser l'individu biologique, dans lequel certaines entités, couramment considérées comme des parties de l'environnement extérieur, peuvent faire partie de l'identité de l'organisme.

En conséquence, l'approche immunologique rend possible une théorie physiologique de l'individualité liée à une vision de l'organisme dont les frontières sont intuitivement diffuses. Un organisme peut être défini ainsi « comme un ensemble fonctionnellement intégré, composé de constituants hétérogènes qui sont localement interconnectés par de fortes interactions biochimiques et contrôlés par des interactions immunitaires systémiques »[236]. Ce critère

[234] Elliott Sober, *Philosophy of biology*, 2nd ed., Boulder, Colo, Westview Press, 2000, 236 p., repris de Thomas Pradeu, *Les limites du soi: Immunologie et identité biologique*, Montréal, Presses de l'Université de Montréal, 2010.
[235] T. Pradeu, « What is an organism? », art cit., p. 258
[236] *Ibid.*

physiologique de l'individualité montre que l'organisme n'est pas simplement un niveau d'organisation distinct des autres niveaux d'organisation par des frontières définies, mais bien un ensemble riche de niveaux harmonisés par une coexistence hétérogène systémique.

Nous pouvons entrevoir alors que toutes les approches précédentes ont en commun le fait que la persistance identitaire de l'organisme est redevable des processus systémiques. En effet, le vivant est compris comme une association de parties dans laquelle l'ensemble de composants parvient à stabiliser sa phénoménologie comme un tout, au travers de fonctions qui harmonisent et qui impliquent l'ensemble de composants, constituant l'organisme et le maintien de son identité. Dans une approche ontogénétique, on prend soigneusement en compte ce constat, et on pense aux sources de cette persistance identitaire à travers une variété de formes, toutes porteuses de processus systémiques. Ainsi, une approche ontogénétique pense l'individu biologique comme une entité qui parvient à l'unification. En effet, une approche physiologique caractérise les êtres vivants, pas uniquement comme un produit de leur histoire sélective, mais par l'ensemble de relations auxquels appartiennent leurs composants dans le temps ontogénétique, ceci étant la source tangible du maintien de la stabilité identitaire de l'organisme tout au long de sa vie.

Dans ce même élan, nous proposons de développer à partir d'ici une autre approche de l'individu ontogénétique. Bien qu'en accord avec les approches physiologiques précédentes, nous proposons de nous focaliser sur la tradition philosophique et biologique qui conçoit l'organisme, à partir d'une caractéristique distinctive, à savoir ; leur capacité d'autodétermination. La capacité d'autodétermination comprend la circularité biologique comme régime causal propre au vivant. Ainsi, la stabilité identitaire du système serait liée à la nature causale circulaire de l'organisation biologique, par la manière dont l'ensemble de relations se conjugue pour parvenir à la stabilité de l'ensemble. Nous proposons donc d'analyser la dynamique de l'ensemble de relations qui définissent l'organisation interne d'un organisme à travers l'explicitation de la nature causale circulaire de ces processus, dans lesquels les effets de l'activité du système causent le même système, à travers le maintien d'un réseau de relations d'interdépendance. La circularité, comme nous allons le voir, est générée dans les systèmes vivants par une dépendance causale étroite entre leurs parties. Ainsi, pour clarifier les liens naturels entre circularité, autodétermination et individualité, nous allons remonter aux sources mêmes de la notion d'autodétermination.

3.Kant et les sources de l'autonomie biologique

Pour aller à la source de l'organisation biologique, fondement de l'autodétermination, il est nécessaire d'expliciter son caractère circulaire ; pour cela il faut remonter aux origines de la notion d'organisme. C'est par conséquent vers Kant que notre regard se tournera, étant donné que les prémisses de l'organisation biologique se sont trouvées posées pour la première fois dans son œuvre, et de manière approfondie ; celles-ci se trouvent à l'origine de la notion d'individu biologique que nous essayons de défendre.

L'importance de caractériser le vivant en tant que système qui s'autodétermine est soulignée par l'idée selon laquelle il existe une connexion théorique entre la notion d'autodétermination et les problématiques classiques qui appartiennent aux sciences du vivant. En effet, la notion d'autodétermination a tissé des liens profonds avec certaines notions biologiques fondamentales telle que la téléologie et l'organisation biologique[237]. La connexion entre l'organisation et la téléologie a, en outre, été développée explicitement par Kant, notamment au cours de sa troisième critique. Le concept clé est celui de *finalité naturelle*, dans lequel, contrairement à tout autre type de système, les organismes peuvent être caractérisés comme des fins naturelles, parce qu'ils sont capables d'auto-organisation. Afin de constituer les outils épistémiques pour penser l'organisme biologique moderne, il devient par conséquent indispensable d'aborder et de développer la notion kantienne d'organisme, qui permettra de poser un cadre conceptuel pertinent pour penser l'individualité biologique ontogénétique.

3.1 L'organisme chez Kant : ébauches d'un problème épistémique

L'héritage kantien dans le domaine de la biologie a été souligné à plusieurs reprises, notamment dans les recherches des quarante dernières années, à partir de travaux portant sur le

[237] Nous allons développer ce point dans la section quatre.

concept d'organisme[238]. Les recherches autour du concept d'organisme se sont multipliées, d'une part en réponse aux études omniprésentes en biologie évolutive – elles-mêmes uniquement fondées sur les variations de populations darwiniennes, et d'autre part par une interrogation accrue des épistémologues sur les fondements mêmes de la biologie[239]. En effet, un regard attentif sur l'apport de la biologie à la question du statut même du vivant, permet d'attester que cette discipline ne possède pas encore de concept précis et univoque de son sujet d'étude qui fasse consensus[240]. A partir de cette interrogation, la philosophie de la biologie a donc porté son regard sur l'œuvre de Kant, afin d'examiner de manière plus précise les réflexions qu'il produit sur l'être vivant, essayant d'y trouver des pistes pour développer une ontologie du vivant centrée sur l'organisme.

Cependant, la difficulté de ce projet réside fondamentalement dans une limitation chronique dont la biologie souffre à l'égard de la possibilité de *naturaliser* son objet d'étude. Malgré le paradoxe, c'est Kant lui-même qui incarne celui qui fixe des limites à la biologie en tant que discipline scientifique, en bannissant son existence au royaume du *noumène*, dans lequel l'organisme peut être uniquement *réfléchi*, mais pas *déterminé*. Le fait est que Kant est connu pour avoir refusé à la biologie la possibilité d'un statut de discipline scientifique par rapport à la physique de son époque, précisément à cause de son incompatibilité avec l'explication scientifique newtonienne. Cette interrogation autour du statut de la biologie apparaît déjà dans le Kant précritique, notamment dans *le fondement de preuve*, dans lequel il énonce un projet d'explication du monde à partir de causes naturelles et de lois mécaniques. Il reconnait d'ailleurs et au même titre les limites d'une telle approche face à la complexité du vivant : « il est vrai, pourra-t-on objecter qu'on est incapable de mettre en évidence les causes naturelles en vertu desquelles un vulgaire brin d'herbe est engendré, selon des lois mécaniques vraiment intelligibles »[241]. Or, c'est dans la *Critique de la Faculté de Juger* que cette interrogation se trouve particulièrement posée, cette fois-ci de façon plus mure et davantage centrée sur la problématique du vivant et son apparente incompatibilité avec les principes de

[238] Voici par exemple : Hannah Ginsborg, « Two kinds of mechanical inexplicability in Kant and Aristotle », *Journal of the History of Philosophy*, 2004, vol. 42, n° 1, p. 33-65 ; Denis M. Walsh, « Organisms as natural purposes: The contemporary evolutionary perspective », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2006, vol. 37, n° 4, p. 771-791 ; M. Ratcliffe, « The Function of Functions », *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2000, vol. 31, n° 1, p. 113-133 ; Peter McLaughlin, *What functions explain: functional explanation and self-reproducing systems*, Cambridge, UK ; New York, NY, Cambridge University Press, 2001, 259 p.

[239] Face au fait que la biologie ne dispose pas d'un concept clair et distinct en ce qui concerne à l'individu vivant.

[240] J.W. Pepper et M.D. Herron, « Does biology need an organism concept? », art cit.

[241] Immanuel Kant, *L'unique argument possible pour une démonstration de l'existence de Dieu*, Robert Theis., Paris, J. Vrin, 2001, 240 p.

naturalisation qu'imposait le paradigme mécaniste. Ceci a mobilisé chez Kant tout un traitement théorique pour aborder cette apparente anomalie à travers des principes de la raison.

Pour annoncer ce problème, Kant écrit dans un passage célèbre :

> « Il est, en effet, bien certain, que nous ne pouvons même pas connaître suffisamment les êtres organisés et leur possibilité interne d'après de simples principes mécaniques de la nature, encore bien moins nous les expliquer ; et cela est si certain, que l'on peut dire hardiment qu'il est absurde pour les hommes de former un tel dessein ou d'espérer, qu'il surgira un jour quelque Newton, qui pourrait faire comprendre ne serait-ce que la production d'un brin d'herbe d'après des lois naturelles qu'aucune intention n'a ordonnées ; il faut au contraire absolument refuser ce savoir aux hommes » [242].

Les origines d'un tel scepticisme sont au-delà de notre propos ; toutefois, soulignons le fait qu'il est connu, que les limites qu'impose Kant à la naturalisation de la biologie sont largement influencées par la pensée newtonienne, selon laquelle les causes précèdent toujours les effets, dans une seule direction. Le cadre newtonien, qui a tellement influencé la notion de science du philosophe, oblige à concevoir un phénomène naturel exclusivement à partir de la relation causale des événements dans l'espace et dans le temps, dans lequel l'ensemble de lois mécaniques se ramifient graduellement du général au particulier. Cette condition anticipait les difficultés d'une discipline qui ne soit pas cadrée dans les limites mécanicistes classiques. C'est justement là la difficulté que Kant tente de déchiffrer dans la *critique du jugement téléologique*, texte dans lequel la problématique de l'organisme apparait comme une classe d'objet qui ne se laisse pas réduire au cadre épistémologique cité.

Dans la *Critique de la Raison Pure*, ainsi que dans la première partie de la *Critique de la faculté de juger*[243], Kant arrive à justifier la révolution qui suppose d'abandonner un principe objectivant de la finalité. La finalité n'est plus comprise comme étant un pouvoir naturel qui agit objectivement dans les choses, mais plutôt comme un principe d'association de l'esprit par

[242] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.*, §75

[243] En effet, l'expression esthétique résultait aussi être rien d'autre que le reflet de l'unité de l'état de l'esprit et du sentiment qui nous expérimentons dans nous-mêmes.

lequel notre jugement rapproche tous les phénomènes. Toutefois, le problème de l'organisme soulève chez Kant une autre difficulté lorsque l'idée de fin n'est pas intuitivement ajustée à notre faculté de connaissance, mais à celle de l'objet en tant que fin naturelle.

Dans le cas de la mécanique classique par exemple, les lois de la chute de corps et de l'attraction structurent la dynamique des objets, dont les événements particuliers succèdent simplement les uns aux autres. Pour le physicien, il suffit de remonter à partir des causes particulières pour parvenir à la complétude de son système, à travers un acte de généralisation déterminant. Mais les êtres vivants semblent obéir à un principe unitaire autonome qui circule du tout vers les parties, de l'unité vers la pluralité. De cette manière, à défaut d'encadrer les phénomènes dans la succession uniforme et chronologique de l'avant et de l'après, dans laquelle l'avant est dévoré par le présent, perdant ainsi son existence dans la continuité du temps, le vivant s'érige comme la persistance de tous les moments entrelacés par son adéquation à une unité qui s'interpose et guide la succession des événements. Une démarche tout à fait à l'encontre des principes déterminants par lesquels nous comprenons traditionnellement les phénomènes naturels.

Par conséquent, l'héritage kantien de la biologie permet d'aborder l'organisme, pour la première fois, comme un véritable problème épistémique. Ceci peut être résumé comme l'impossibilité de *déterminer* un objet qui se comporte selon un autre type de causalité, à savoir, la *causalité circulaire*, et qui obéit à ses propres normes d'autoproduction. Ainsi, la problématique de la connaissance scientifique chez Kant, et par extension de la possibilité de la biologie comme science, émane d'une analyse critique concernant l'usage, l'étendue et les limites de la raison spéculative qui rend possible la science. Cette idée se retrouve d'ailleurs intégrée de manière progressive dans l'œuvre du philosophe à partir du développement de sa période critique. A l'intérieur de son système critique, il n'y a plus, par conséquent, aucun espace pour que le vivant puisse s'ériger en science à l'image de la physique.

Quelle est toutefois et de manière concrète la spécificité qu'accorde Kant au vivant et qui empêche, par des principes épistémologiques, sa naturalisation ? Même si nous avons déjà donné quelques pistes de réflexion à ce sujet, demandons-nous désormais quelle est la raison pour laquelle, dans le système transcendantal Kantien, il ne peut y avoir de *Newton du brin d'herbe*.

3.2 L'impossibilité d'un Newton du brin d'herbe.

De manière très générale, nous pouvons rappeler que Kant, dans *la Critique de la Raison Pure*, cimentait les conditions de la recherche scientifique à partir d'une scission fondamentale entre l'*entendement* et la *raison*. D'une part, l'entendement est défini comme la faculté qui se consacre aux phénomènes, et c'est grâce à l'entendement que nous arrivons à unifier les données sensibles de l'extérieur, à travers les *concepts.* Le phénomène est, pour Kant, le seul objet d'expérience possible, l'entendement étant alors compris comme cette faculté qui nous permet d'accéder à ces objets. D'un autre côté, la raison est une faculté productrice d'un certain type de représentations qui peuvent viser l'intelligible, le *noumène,* la chose en soi, que l'esprit peut penser, mais non pas connaître. La *Raison* désigne ainsi, chez Kant, une faculté qui s'occupe de tout ce qui, dans la pensée, est *a prior*i et qui ne vient pas de l'*expérience*.

De cette manière, nous pouvons dire que la connaissance scientifique, en tant qu'activité qui vise les phénomènes du monde, est un produit de l'entendement. Celui-ci est capable de produire, dans la terminologie kantienne, des *jugements synthétiques à priori*, ces jugements étant une conséquence de la synthèse entre les concepts purs et les intuitions sensibles. Ainsi, l'expérience chaotique du monde est subordonnée à l'entendement par une procédure active au travers de règles, dans lesquelles tout objet de la sensibilité, en principe chaotique, est sujet à ces normes. La connaissance est alors un acte de synthèse ordonnant d'une matière informe. Pour achever la synthèse, l'entendement demande une référence objective à ces concepts purs. Autrement, une demande de référence empirique de la catégorie logique devient nécessaire pour parvenir à constituer du sens dans la constitution d'une expérience possible. L'entendement ne constitue pas, comme dans la sensibilité, les conditions de présentation du phénomène, mais établit plutôt ce qui nous permet de penser un objet en tant que tel. En effet pour Kant, l'impression sensible présente l'objet, mais pas comme objet, parce que pour cela il faut *entendre* ces impressions en tant que représentations d'objets, ce qui suppose qu'on puisse *penser* ou *concevoir* les objets qui sont présentés[244].

Toutes ces opérations sont évoquées et travaillées par Kant dans la célèbre *déduction transcendantale*, le cœur de la *Critique de la Raison Pure*. La déduction transcendantale prend en charge la possibilité des jugements synthétiques a priori, ce qui renvoie d'une part à une situation de fait, à savoir l'existence de la science (physique et mathématique), et introduit

[244] Roberto Torretti, *Manuel Kant: estudio sobre los fundamentos de la filosofía crítica*, Santiago de Chile, Eds. Universidad Diego Portales, 2005.

d'autre part une problématique de droit, à savoir la justification rationnelle de la légitimité du statut scientifique des disciplines reconnues comme telles[245]. Le résultat de la déduction transcendantale permet à Kant de « réduire tous les actes de l'entendement aux jugements, et l'entendement peut, par là-même, se représenter comme une *faculté de juger* »[246]. Dans la troisième critique, Kant définit la faculté de juger comme « le pouvoir de penser le particulier comme compris sous l'universel »[247]. En effet, le jugement vise « une connaissance connexe de l'expérience en tant que conformité générale aux lois de la nature »[248]. Toutefois, l'opération d'arrangement des objets empiriques accordés aux lois générales de la nature n'est pas une condition nécessaire de tout objet de représentation, mais uniquement dès lors qu'un principe objectivant est donné au jugement à travers l'entendement. Autrement, « si l'universel (la règle, le principe, la loi) est donné, le jugement qui subsume le particulier a priori est déterminant. Mais, si seul le particulier est donné, pour lequel l'universel doit être trouvé, la faculté de juger est simplement *réfléchissante* »[249]. Cette citation pose les deux types de jugements : le jugement déterminant et le jugement réfléchissant[250].

Il est important de rappeler que les jugements déterminants ont été élaborés par Kant en accord avec l'épistémologie newtonienne et la notion de loi universelle que celle-ci impose à la nature. Comme souligné précédemment, dans l'univers de Newton, la causalité est conçue comme un résultat de la succession des phénomènes dans l'espace et le temps, dans lesquels une unique direction causale est autorisée. C'est là finalement que se trouvent les racines du problème épistémologique que le vivant posait à Kant, notamment par la difficulté d'appliquer les jugements déterminants – les jugements qui conçoivent la mécanique du monde, et par là-même la possibilité de la science – aux organismes.

Or, dans l'univers critique du philosophe, le principe de causalité correspond au seul moyen dont nous disposons pour objectiver la succession de phénomènes dans l'espace et dans le temps. Dans l'épistémologie kantienne, l'articulation causale des phénomènes n'est pas dérivée de sa succession formelle dans le temps, mais elle est un principe a priori par lequel les catégories de cause et d'effet s'appliquent à une chaine déterminée de perceptions, celles-ci

---

[245] Robert Theis, « L'argument kantien dans la déduction transcendantale », *Revue philosophique de Louvain*, 1983, vol. 81, n° 50, p. 204-223.
[246] Immanuel Kant, *Critique de la raison pure*, 3. éd., Paris, Flammarion, 2006, 749 p. (A69/B94)
[247] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.*, IV
[248] *Ibid.*, §70
[249] *Ibid.*, IV
[250] Pour une intéressante lecture sur la faculté de juger, vous pouvez consulter : Béatrice Longuenesse, *Kant et le pouvoir de juger: sensibilité et discursivité dans l'analytique transcendantale de la Critique de la raison pure*, 1re éd., Paris, Presses universitaires de France, 1993, 482 p.

représentant le seul moyen pour déterminer de manière univoque l'ordre objectif de ces éléments dans le temps. Voilà le résultat que fournirait la déduction transcendantale, à savoir la nécessaire subordination de tous les phénomènes du monde au principe de causalité. Si nous assumons ce résultat, nous devrons reconnaitre qu'il ne peut pas exister un espace de la nature qui ne soit pas déterminé par le principe de causalité, étant donné que si le cas se présentait, nous serions obligés d'expliquer un tel phénomène sans la seule ordination objective possible du temps. En effet, dans ce schème causal, tous les phénomènes donnés sont produits par un phénomène antérieur, et la seule forme existante pour rendre compte de la nature est celle de la physique mathématique. Mais si tel était le cas, les objets organiques se composeraient essentiellement de principes contradictoires. En effet, d'une part, ceux-ci doivent obéir aux lois mécaniques, étant donné que la subsomption des tous les phénomènes dans les lois universelles est la condition de possibilité de toute expérience. D'autre part, comme nous allons le voir, ils seraient régis par les lois particulières de la téléologie, la causalité mécanique étant subordonnée au principe de la finalité.

Voici pourquoi les organismes pour Kant représentent le dernier obstacle épistémique après avoir inexorablement envoyé la téléologie au royaume de la métaphysique. La région de la nature qui est occupée par les organismes contredit la nature causale des phénomènes naturalisables, ceux-ci étant régis par un autre type de causalité, à savoir la *causalité téléologique*. La problématique de l'organisme se trouve pour Kant dans le fait d'une contradiction soulevée à chaque fois que l'on essaye de comprendre le fonctionnement interne des êtres vivants. Cette contradiction s'explique, bien entendu, dès lors que nous essayons d'ajuster le fonctionnement du vivant dans l'univers de la causalité mécanique. Toutefois, l'appréhension du phénomène demeure dépendante de la condition d'intelligibilité imposée par la mécanique ; du fait que l'élément antérieur conditionne l'élément postérieur. Cependant, les entités organisées ne se laissent pas comprendre sans faire référence à une finalité.

3.3 Premières approximations de la notion d'organisme

Les organismes appartiennent naturellement aux objets que la science vise à développer à travers des explications systématiques. Résoudre l'apparente contradiction entre le cadre du principe de causalité classique et la phénoménologie téléologique des êtres organisés,

représente le but de la deuxième partie de la *Critique du jugement*, consacrée au jugement téléologique. Ainsi, pour établir les fondements à partir desquels se pose la difficulté soulevée par Kant pour inclure les organismes dans le cadre naturalisant qu'imposait le paradigme newtonien, il est intéressant d'interroger directement le principe de jugement de la finalité intérieure des êtres organisés exposé par Kant dans le paragraphe soixante-six de la critique de la faculté de juger : « un produit organisé de la nature est celui dans lequel tout est fin et réciproquement aussi moyen »[251]. Ceci, comme nous allons le voir plus loin, anticipe une condition particulière des organismes, à savoir leur circularité causale dans laquelle tout est à la fois cause et effet. Ceci alors constitue une première approximation du concept d'organisme que nous allons développer plus en détail par la suite.

Plus loin dans la citation, Kant ajoute une réflexion qui ouvre la porte à une autre condition préliminaire pour aborder l'organisme, qui anticipe, d'une certaine façon, celle de Xavier Bichat[252], et qui, par filiation directe, a été aussi imprégnée par l'organicisme que Cuvier[253] énonçait dans son principe de corrélation des organes[254]. Nous faisons référence au fait « qu'il n'y a rien en lui [dans l'organisme] qui soit là pour rien, sans fin, ou qui se doive attribuer à un mécanisme aveugle de la nature »[255]. Autrement dit, tout a une raison d'être, tout a un but que l'on trouve dans l'analyse de l'auto-préservation organique et jamais en dehors d'elle. Ainsi, dans une première analyse de la notion d'organisme, il ne faut pas mettre de côté un principe méthodologique qui pénètre d'emblée dans l'étude du vivant et qui est explicite dans le paragraphe cité : le fait de supposer que les parties des organismes ont des fonctions. Kant appelle ce principe *une maxime du jugement qui apprécie la finalité interne des êtres organisés*[256], et à partir de laquelle le chercheur qui s'interroge sur la nature interne des organismes suppose que les parties ne sont pas là pour rien, que rien ne se produit par hasard, parce que les parties ont des fonctions qui s'expliquent dans la préservation de la totalité organique. Ce principe n'est rien d'autre qu'un principe d'intelligibilité qui permet l'observation d'un type d'objet naturel qui se laisse saisir uniquement par le concept de fin. En fait, comme Kant montre que « le concept d'un chose en tant que fin naturelle en soi n'est donc pas un concept constitutif de l'entendement ou de la raison, mais [qu'] il peut pourtant être un

[251] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.*, § 66
[252] X. Bichat, *Recherches physiologiques sur la vie et la mort*, *op. cit.*
[253] Georges Cuvier et André Marie Constant Duméril, « Leçons d'anatomie comparée. Tome 1 », Hachette Livre BNF, 2015, 570 p.
[254] Gustavo Caponi, ? « ? Fue Darwin el Newton de la brizna de hierba? », *principia*, 2012, vol. 16, nº 1, p. 53.
[255] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.*, § 66
[256] *Ibid.*

concept régulateur pour la faculté de juger réfléchissante »[257], ceci permet d'orienter la recherche sur les objets de ce type, à savoir des objets que l'on apprécie par leur phénoménologie intérieure en accord avec une fin. Dans ce contexte-là, Kant introduit un principe méthodologique qui régule la raison dans un ordre de choses qui n'est pas celle du jugement déterminant qui régit les mécanismes de la nature :

> « Ceux qui dissèquent les végétaux et les animaux pour étudier leur structure et pouvoir découvrir pour quelles raisons et à quelle fin de telles parties leur ont été données, pourquoi une telle disposition et combinaison de ces parties et pourquoi précisément cette forme interne, admettent –on le sait- comme incontournablement nécessaire cette maxime : rien dans une telle créature, n'est là pour rien, et ils confèrent à cette maxime la même valeur qu'au principe fondamental de tout science de la nature : rien ne s'est produit par *hasard*. Ils peuvent en fait tout aussi peu renoncer à ce principe téléologique qu'au principe physique universel, parce que, tout comme, si l'on abandonnait ce dernier, il n'y aurait plus du tout d'expérience en général, de même, si l'on abandonnait le premier principe fondamental, il ne subsisterait plus de fil conducteur pour l'observation d'un type de choses naturelles que nous avons d'ores et déjà pensée téléologiquement sous le concept de fins de la nature ».[258]

Ainsi, la distinction pour Kant entre deux types d'actions, une action mécanique-causale, et une action intérieure ajustée à une fin, conditionne la représentation que nous nous faisons de la nature. D'une part, nous déterminons les phénomènes de la nature en imposant une règle générale à tous les cas particuliers ne possédant pas d'ordre auparavant. D'autre part, le jugement téléologique permet de rendre intelligible un autre type de phénomène, dans lequel tout doit être considéré comme étant organisé en amont ; les parties de ces phénomènes se trouvent alors en adéquation à cette même organisation globale. Ainsi, la *maxime du jugement qui apprécie la finalité interne des êtres organisés,* est une unité de représentation qui doit servir de principe *a priori* qui s'applique à tout phénomène répondant aux conditions exigées par le jugement téléologique[259]. Sans ce principe, nous resterions aveugles au monde vivant, sachant que notre compréhension, et par là-même l'expérience d'un tel objet, reste subordonnée à l'acte d'imposer des fonctions aux parties organiques. Cette idée constitue une première approche de

[257] *Ibid.*, § 65
[258] *Ibid.*, § 66
[259] Comme nous allons voir plus loin, ceci permet aussi de tempérer davantage les prétentions d'objectivation de la finalité en tant que produit de la nature. Bien entendu, chez Kant, il ne s'agit pas d'une métaphysique de la nature, mais d'une *critique du jugement*, c'est-à-dire de notre pouvoir de juger en tant que sujets pensants.

la notion d'organisme, mettant ainsi l'accent sur la nécessité épistémologique imposée par la notion de fonction dans l'appréciation du phénomène du vivant, ainsi que pour constituer une discipline à part entière, possédant ses propres règles naturelles.

Toutefois, au-delà du rôle méthodologique de la notion de fonction dans la constitution du concept d'organisme kantien, il y a bien plus qu'une simple maxime heuristique qui guide la recherche scientifique. Kant aborde également le thème des conditions pour penser l'organisme en tant que tel ; et ce sont d'ailleurs probablement ces conditions que la biologique postkantienne a précieusement conservé, mettant ainsi l'accent sur les principes d'organisation du vivant. Les efforts pour construire une théorie générale de l'organisation du vivant se sont en effet profondément inspirés de cette source méthodologique. Toutefois, même si pour Kant le principe téléologique conservera un sens purement régulateur, ce ne sera cependant pas le cas de la biologie allemande postkantienne, ni pour l'anatomie comparée française, qui proposent justement d'explorer ce qui, appartient au royaume organique pour Kant : la subordination des parties au tout. En effet, fortement inspirés par les résultats de la *Critique du Jugement*, les naturalistes de cette tradition se sont focalisés sur la détermination des lois sous-jacentes de la forme organique, de la même façon que Newton s'était attaché à déterminer les lois sous-jacentes de la matière. Cette idée représente précisément le grand projet de recherche de la morphologie transcendantale : l'orientation de l'anatomie comparée vers la recherche des plans d'organisation, fondement ultime de la multiplicité organique[260].

Voici le point de départ de toute une tradition en biologie qui, suivant le principe méthodologique fourni par Kant, s'est focalisée sur le problème de l'organisation du vivant. Les projections de l'anatomie comparée ont ainsi créé les fondements de la morphologie transcendantale et ont nourri une conception holiste de l'organisme, un intérêt pour l'organisation interne, pour les relations entre structure et fonction. Ces relations formeraient le moteur des réflexions sur ce thème, avec la conviction qu'un authentique concept d'organisation ne peut pas se comprendre mécaniquement, mais qu'il exige une explication en termes de fins naturelles – une leçon transmise par Kant.

En revanche, les développements ultérieurs de la notion d'organisme n'ont pas puisé leur inspiration uniquement dans le rôle heuristique qu'assignait Kant à la faculté du juger

[260] Edward Russell, *Form and Function: a contribution to the history of animal morphology (classic reprint).*, New York, Forgotten Books, 2015, 402 p.

réfléchissante, mais également dans le traitement inédit que le philosophe a développé autour de la notion d'être organisé.

3.4 Les conditions épistémiques pour penser l'organisme.

Il est important de préciser que la notion d'organisme kantien est étroitement liée à une interrogation sur la considération des objets de la nature en tant que fin naturelle[261]. C'est autour de cette problématique que se joue la signification *d'être organisé* et que se cimentent les conditions pour penser l'organisme en tant qu'objet spécifique qui réclame son appréciation téléologique.

Pour continuer l'analyse de la constitution kantienne du concept d'organisme, il est important de revenir, pour la développer, sur l'idée selon laquelle, dans la nature, *tout est fin et réciproquement aussi moyen*. Nous trouvons effectivement une corrélation fonctionnelle des parties, par lequel chaque partie a un rôle dans la préservation du tout. Ainsi, il est possible d'admettre que le concept kantien de fin naturelle fait explicitement référence à la relation entre le tout et les parties, et de manière corrélative à la distinction entre les moyens et les fins, qui se produit à l'intérieur des organismes. De sorte que, lorsqu'on dit qu'une chose est une fin naturelle, ceci renvoie au fait qu'en cette chose, toutes les parties sont déterminées par la représentation du tout. En effet, dans la causalité issue du mécanisme, le tout est causé par la somme des parties, de la même façon que dans la causalité qui singularise les fins naturelles, la représentation du tout doit précéder les parties. Kant présente la première condition pour penser l'organisme en s'appuyant sur la relation entre le tout et les parties. Il précise en effet que les parties sont déterminées par un concept[262]. Lorsque cette idée est appliquée aux êtres vivants, ceci signifie « qu'un organe, mettons une dent, existe parce qu'elle s'accorde avec le système digestif de l'animal, qui ne peut digérer les aliments que broyés ; et la dent aura cette forme, pour pouvoir trancher, ou broyer en accord avec les autres dents »[263]. Une fin naturelle exige

[261] Et ceci sera le thème principal des paragraphes 64, 65 et 66 de *La Critique de la faculté de juger*.
[262] Kant insiste en fait sur les fins naturelles que « la chose elle-même est une fin et par conséquent doit être saisie sous un concept ou une idée qui doit a priori déterminer tout ce qui doit être compris en elle » *Critique de la faculté de juger*, § 65
[263] Philippe Huneman, *Métaphysique et biologie: Kant et la constitution du concept d'organisme*, Paris, Kimé, 2008., p. 289

alors « *premièrement*, que les parties (quant à leur exigence et leur forme) ne soient possibles que par leur relation au tout »[264].

Ceci n'est rien d'autre que la définition de fin. Il est d'ailleurs possible de concevoir l'idée selon laquelle tous les objets existent à partir de cette relation des parties au tout, et de manière exclusive, comme par exemple les œuvres d'arts ou encore dans les artefacts tels que les montres, dans lesquels les parties trouvent un sens seulement à partir de leur rôle dans la totalité. Par conséquent, ce premier critère, même s'il impose la nécessité de la notion de fin en tant que principe unitaire directeur du phénomène, ne se révèle toutefois pas suffisant pour parvenir à saisir la particularité d'une fin naturelle. En fait, la définition de l'organisme en tant que fin naturelle reste incomplète si l'aspect *productif* n'est pas rajouté. C'est en effet pour cette raison que Kant a dû élaborer un deuxième critère qui s'oriente davantage vers l'aspect producteur de la nature, et qui se rajoute à la relation entre le tout et les parties. De cette façon, outre à la corrélation fonctionnelle des parties, il faut faire appel à la particularité auto-génératrice intégrée et solidaire des parties pour parvenir finalement à un cadre général de l'idée kantienne de produit de la nature en tant que fin naturelle. Par conséquent, l'une des conditions centrales pour qu'un objet soit considéré en tant que fin naturelle est le fait d'être à la fois « cause et effet d'elle-même »[265].

Pour arriver à développer le deuxième critère, Kant s'appuie sur un exemple concret de fin naturelle, afin d'expliciter la singularité téléologique des êtres vivants :

« Premièrement, un arbre produit un autre arbre selon une loi naturelle connue. Mais l'arbre qu'il produit est de la même espèce »[266]. Cette citation dévoile l'idée de condition autoreproductrice du vivant à partir de laquelle un organisme se réplique en espèce. L'arbre en fait « se produit lui-même selon l'espèce, en laquelle continuellement produit par lui-même d'une part comme effet, de l'autre comme cause et ne cessant de se reproduire lui-même, il se maintient constamment en tant qu'espèce »[267]. L'idée de production active ou spontanée semble fondamentale pour comprendre la spécificité du vivant, ce qui s'oppose à l'idée de croissance mécanique par la somme des parties[268]. La productivité spontanée du vivant, qui permet la

[264] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.* § 65
[265] *Ibid.*, § 64
[266] *Ibid.*
[267] *Ibid.*
[268] L'idée de production en tant que génération, répond bien au contexte du débat de l'époque entre préformationnisme et épigenèse. Bien que la première comprenait le développent embryologique comme croissance d'une structure déjà préformé –ce qui harmonisait avec les modèles mécaniques de la croissance

reproduction en espèce, repose également sur la production de sa propre substance individuelle. Ainsi, « deuxièmement, un arbre se produit aussi lui-même comme *individu* »[269] ; révélant par là-même la condition auto-productrice, à partir de laquelle l'organisme s'auto-construit. L'importance de cette condition est étonnante si nous considérons que l'avenir de la notion d'organisme va se focaliser énormément sur ce point[270]. Sans aller plus loin pour l'instant, le développement embryologique dénote lui-même, en tant que processus, un concept finaliste, parce qu'il suppose un « sujet » unitaire des phénomènes vitaux qui, en se transformant, demeure égal à lui-même à travers tous les changements, agissant en tant que principe directeur et non pas en tant que résultat[271]. Et, bien que l'autoproduction de l'individu assure la production de l'espèce, les parties, à leur tour, assurent l'autoproduction de l'individu. Ainsi, « troisièmement, une partie de cette créature se produit aussi d'elle-même, de telle manière que la conservation d'une partie dépend de la conservation de l'autre, et réciproquement »[272]. Cette citation aborde l'idée de l'autoconservation, par lequel les organismes se préservent en tant qu'individus à travers leurs vies. La productivité organique propre aux êtres organisés est placée au niveau des parties, bouclant le système par une dépendance circulaire étroite entre les parties et le tout. Les feuilles, dit Kant, tout en étant des produits de l'arbre, conservent à leur tour l'arbre lui-même[273], et ceci exprime le sens profond de la particularité téléologique des êtres vivants ; la circularité causale par lequel l'effet est réciproquement cause. Les parties maintiennent la totalité en facilitant leur réparation, l'alimentation et la tenue de la structure physiologique par la dépendance réciproque de ses parties. Ainsi, dans un produit de la nature en tant que fin naturelle, chaque partie existe pour les autres et *pour* le tout, mais aussi *par* le tout[274].

L'exemple de l'arbre cible bien l'idée de circularité causale, qui dévoile le pouvoir producteur de la nature en tant que fin naturelle : « selon l'espèce, l'arbre est produit par lui-même, d'une part comme effet, d'autre part comme cause, puisque l'espèce de l'arbre, mettons le chêne, produit, en tant que groupe des ancêtres, les nouveaux rejetons, qui eux-mêmes produisent en tant qu'individus l'espèce chêne comme collectif ; l'individu arbre, se formant

organique- le second harmonisais plutôt avec la production de la forme organique à partir de la postulation d'une force vital qui était à la base de l'organisation biologique et téléologique du développement embryologique.

[269] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.* § 64

[270] Nous allons traiter ce point à partir de la section quatre.

[271] Laura Nuño de la Rosa et Arantza Etxeberria, « ¿Fue Darwin el «Newton de la brizna de hierba»? La herencia de Kant en la teoría darwinista de la evolución », *Endoxa*, 1 janvier 2010, vol. 1, nº 24, p. 185.

[272] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.*, § 64

[273] *Ibid.*

[274] *Ibid.* § 65

lui-même, a une substance qui est à la fois cause et effet de l'arbre. Aux trois niveaux de l'arbre – espèce, individu, parties – la circularité de la cause et de l'effet signe la spécificité du vivant »[275].

L'analyse de la circularité causale entre les parties et le tout permet par conséquent, une lecture intermédiaire entre une causalité ascendante et descendante. Cette idée permet en effet d'élaborer progressivement un second critère, qui va d'ailleurs au-delà de la finalité technique :

> « Mais, si une chose en tant que produit de la nature, doit renfermer en elle-même et en sa possibilité interne une relation à des fins, c'est-à-dire être possible seulement comme fin naturelle et sans la causalité des concepts d'êtres raisonnables existant en dehors d'elle, il est requis pour cela, *deuxièmement*, que les parties de cette chose se relient en l'unité d'un tout à travers la manière dont elles sont mutuellement les unes vis-à-vis des autres cause et effet de leur forme […] D'un corps, donc, qui doit être jugé en soi et quant à sa possibilité interne comme fin naturelle, il est exigé que ses parties se produisent réciproquement dans leur ensemble, aussi bien selon leur forme que selon leur liaison, et qu'elle produisent ainsi par causalité propre un tout… »[276].

Cette citation permet de souligner la condition exclusive de fins naturelles, à savoir une chose dont les parties sont réciproquement cause et effet de leur forme. La notion d'autonomie qui se développera presque deux siècles plus tard en biologie trouve ses origines dans cette condition même, lorsqu'elle dénote l'organisme en tant que totalité auto-productrice qui ne dépend pas des agents externes. Plus loin, Kant ajoute :

> « Dans un telle produit de la nature, chaque partie, de même qu'elle n'existe que par l'intermédiaire de toutes les autres, est pensée également comme existant pour les autres et pour le tout, c'est-à-dire comme instrument (organe) – ce qui, toutefois, n'est pas suffisant (car il pourrait être un instrument de l'art et, en ce sens, n'être représenté comme possible en tant que fin général) : elle doit en fait être considérée comme organe *produisant* les autres parties (chaque partie produisant par conséquent les autres, et réciproquement) – ce que ne peut être nul instrument de l'art, mais seulement un instrument de la nature, telle qu'elle

[275] P. Huneman, *Métaphysique et biologie*, *op. cit.*, p. 292
[276] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.* § 65

fournit toute matière aux instruments (même à ceux de l'art) ; et ce n'est que dans ces conditions et pour cette raison qu'un tel produit, en tant *qu'être organisé* et *s'organisant lui-même*, peut être appelé une fin naturelle »[277].

Comme on peut le voir, Kant explicite ici les conditions pour penser l'organisme en l'attribuant à une classe spéciale d'autonomie. En fait, l'explicitation de deux conditions préalables prises ensemble empêchent la considération du monde organique en tant qu'artefact mécanique, dans laquelle c'est à l'ingénieur, ou un agent externe, que revient l'explication causale pour expliquer son existence intentionnelle. Dans le monde organique, il est nécessaire de faire référence à la propre structure auto-productrice immanente des êtres organisés pour expliquer leur phénoménologie. En suivant l'argumentation de Kant, la différence entre une fin naturelle et un artefact technique est explicite : dans un artéfact, l'idée du tout détermine le sens de ses parties, tandis que dans une fin naturelle les parties s'autodéterminent les unes les autres par une relation circulaire réciproque entre tout et partie. Nous trouvons ainsi chez le vivant une sorte de solidarité entre ces parties, tout en adéquation à une fin, qui a pour *télos* la préservation de la structure globale.

Pour être plus précis, la distinction la plus remarquable entre un artefact téléologique et une fin naturelle ne se définit pas uniquement à partir de la solidarité entre les parties, dont la détermination réciproque contraint le schéma global de l'organisme, mais plutôt par la manière dont cette détermination réciproque est effectuée. En effet, une détermination réciproque entre les parties se retrouve également avec les artefacts, en précisant bien que dans une machine les parties sont aussi en adéquation à une fin à partir d'une solidarité étroite, ou dépendance, entre les parties plus proches. Autrement, la forme des parties d'une machine s'explique, non seulement par son adéquation à un but commun, mais aussi par la relation de voisinage proche, dans laquelle les parties s'unissent les unes et les autres à l'intérieur ces opérations. Ainsi, en même temps que la seule conformité aux fins de la nature n'épuise pas la caractérisation de l'essence de la vie, la détermination solidaire des unes et des autres *autant selon leur forme que selon leur liaison*, et à la condition d'être prise isolément, n'arrive pas non plus et à elle seule à nous faire saisir ce que Kant, certainement, avait érigé en particularité la plus distinctive du vivant. Pour parvenir à trancher clairement entre la fin technique et la fin naturelle, il est

[277] *Ibid.*

nécessaire de rebondir sur la notion de *production* en tant qu'action intérieure d'autoproduction organique.

Kant exemplifie ses propos à l'aide d'une montre, pour différencier le pouvoir *moteur* associé aux artefacts, du pouvoir *formateur* exclusif des organismes. En effet à l'intérieur d'une montre :

> « une partie existe certes pour l'autre, mais elle n'existe pas par elle […] Ce pourquoi aussi un rouage d'une montre ne produit pas l'autre rouage, et encore moins une montre d'autres montres, de manière telle qu'elle utiliserait à cette fin d'autres matières (elles les organiserait) ; ce pourquoi elle ne remplace pas non plus, d'elle-même, les parties qui en ont été retirées, ni ne corrige leur absence, dans la première mise en forme de la montre, par l'intervention des autres, si se répare elle-même quand elle est déréglée : toutes opérations que nous pouvons attendre au contraire de la nature organisée. Un être organisé n'est donc pas simplement une machine, étant donné que la machine a exclusivement la force motrice ; mais il possède en soi une force formatrice qui se propage et qui me peut être expliquée uniquement par le pouvoir moteur (par le mécanisme) »[278].

Voilà donc pourquoi la notion de production est tellement importante dans l'analyse de la notion de produit organisé. En effet, les parties ne sont pas liées uniquement par une relation de détermination les unes aux autres, mais les parties se *produisent* les unes avec les autres, dans le sens où leur détermination implique un réseau interne de formation réciproque. Le concept d'autonomie, à savoir une production interne qui n'a rien à voir avec l'action extérieure, réapparaît donc à cette occasion. En fait, l'organisme chez Kant s'érige comme un produit de la nature qui est autonome par rapport aux agents et aux conditions externes, en même temps qu'il se développe en autonomie par sa capacité de *produire* et de *diriger* sa propre organisation. Ainsi, la morphogenèse est autonome et spontanée, non contrainte de l'extérieur comme dans l'exemple de la montre dans laquelle « certes, une partie existe pour une autre, mais ce n'est pas par cette autre partie qu'elle existe »[279]. De telle manière, la spontanéité productive des parties, en adéquation à une fin en tant qu'idée de totalité, canalise les caractéristiques, ainsi que les problématiques les plus emblématiques des êtres vivants, en se distinguant absolument

[278] *Ibid.*
[279] *Ibid.*

des artefacts ou des phénomènes où leur morphologie est le résultat de l'action efficiente extérieure.

Le fait que Kant mette en valeur la productivité de la nature le rapproche finalement de l'idée de formation organique que les vitalistes postulaient à l'égard de la morphogenèse du vivant. La notion de *force formatrice*, que Kant affirmait en opposition à la force motrice des machines, trouve tout son sens dans l'organisme en tant que produit de la nature qui produit ses propres parties. À ce propos-là, Kant s'est senti particulièrement attiré par les idées de Friedrich Blumenbach (1752-1840) ; il reconnait d'ailleurs sa dette envers le jeune médecin de Göttingen par une lettre qu'il lui adressa après la publication de la *Critique de la faculté de juger*[280], afin de lui donner le mérite d'avoir créé une théorie qui unifiait le principe mécanique avec le principe téléologique. Cette union ouvrait en effet la porte à la construction d'une théorie qui pouvait rendre compte des principales caractéristiques du phénomène organique, sans pour autant cesser de limiter les explications au terrain mécanique. Le modèle de Blumenbach proposait une version organique de la force mécanique newtonienne, une *force formatrice* (*Bildungstrieb*) qui opère à l'intérieur des organismes en proportionnant et délimitant leur forme. Cette force se caractérise principalement par le fait d'être complètement enracinée dans les matériaux constitutifs de la substance générative, en même temps qu'il est impossible de la réduire purement et simplement aux lois physiques et chimiques de sa propre matière constitutive ; ce qui représente un effort théorique d'unification entre une dimension mécanique et une autre téléologique des phénomènes organiques. Ceci est considéré par Timothy Lenoir[281] comme la caractéristique fondamentale des programmes dits « téléomécaniques », à savoir un ensemble de recherches d'inspiration kantienne qui commencent à penser l'organisation biologique comme selon une propriété émergente irréductible aux mécanismes physiques, sans pour autant négliger l'aspect physique-chimique du vivant.

C'est ainsi que Kant met en place les outils théoriques pour penser l'organisme comme une classe particulière d'objet qui se différencie des autres objets par ses opérations d'autoproduction. Bien entendu, les développements postérieurs de toutes ces notions vont

[280] Immanuel Kant, Briefwechsel, selected and annotated by Otto Schöndörffer (Hamburg: Felix Meiner Verlag, 1972), p. 466., dans Robert J. Richards, « Kant and Blumenbach on the Bildungstrieb: a historical misunderstanding », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2000, vol. 31, n° 1, p. 11-32.

[281] Timothy Lenoir, *The strategy of life: teleology and mechanics in nineteenth-century German biology*, Chicago, University of Chicago Press, 1989, 314 p.

nourrir les approches modernes de la notion d'auto-organisation, l'organisme kantien devenant par là-même la source fondamentale pour penser l'autodétermination biologique.

3.5 Dépendance constitutive ; entre un régime causal descendant et ascendant.

Afin de compléter l'analyse de l'organisme kantien, il est nécessaire de tracer une dernière distinction entre l'artéfact et les *fin naturelles*, distinction qui découle principalement de la caractéristique formatrice du vivant. Celle-ci permet précisément de dégager une idée fondamentale de notre parcours kantien sur l'organisme, à savoir, l'idée d'une dépendance constitutive entre les parties. Reprenons l'exemple de la montre et imaginons, que lorsque tous les éléments qui composent cet artefact sont distribués sur la table, cet artefact ne peut pas afficher l'heure. Afin de montrer quelle heure il est, l'horloge a besoin des contraintes artificielles qui maintiennent les pièces ensemble, sous la forme d'une organisation fonctionnelle spécifique imposée par un agent extérieur. Par contre, le fait que les pièces soient séparées ne compromet pas l'existence ni la viabilité des pièces, puisqu'il est toujours possible de reconstituer la montre. Ceci est dû au fait que les parties ne se définissent pas à partir d'une dépendance constitutive pour exister en tant que parties ; il est effectivement possible de décomposer la montre puis de la recomposer à nouveau. La fonction de l'artefact demeure intacte. Mais, si nous mettons tous les composants de l'organisme sur une table, la reconstruction est bien entendu impossible, et l'organisme va mourir. Ceci permet de penser la dépendance constitutive du vivant, dans laquelle les parties dépendent, vitalement, les unes des autres. Il est alors important d'ajouter à l'analyse de l'autoproduction du vivant, l'idée de dépendance constitutive – ce concept étant destiné à saisir le véritable sens de *l'ensemble*.

Plus concrètement, la relation entre les parties n'est pas de la même nature dans une machine et dans un organisme. La nature de la dépendance fonctionnelle des parties d'un organisme se comprend à partir d'une notion de totalité organique dans laquelle chaque partie existe *pour* l'ensemble, à partir d'une relation constitutive ; *les parties dépendent, pour exister, du fait que la relation entre les parties continue à exister.* Ceci rejoint bien entendu le fait que, « chaque partie produit les autres », dans le sens où tout existe également *par* les parties. Ainsi, bien qu'il y ait effectivement une dépendance génératrice par laquelle les parties s'autoproduisent, il existe également une dépendance constitutive par laquelle les parties

existent et dépendent de la permanence du réseau de production. De cette manière, les parties d'un organisme s'autoproduisent toujours dans un contexte de relations constitutives.

Finalement, il est important de souligner que le sens de l'autodétermination kantienne implique une sorte de position intermédiaire entre une causalité descendante et une autre ascendante qui doit être explicitée. De fait, le traitement de l'organisme kantien passe par son appréciation en tant qu'entité qui est en conformité à des fins et qui produit ses parties dans un contexte de relation constitutive (que nous venons d'exposer). Si nous prenons ces deux conditions ensemble, nous ne pouvons pas simplifier la vision de l'organisme comme système holistique, dont le tout contraint les parties. En effet, dans la définition kantienne d'organisme il n'y a pas vraiment, comme l'on pourrait supposer, de priorité de l'ensemble vis-à-vis des parties, mais *une relation non hiérarchique circulaire entre l'ensemble et ses parties*, et ce sont les relations entre les deux niveaux qui configurent le phénomène. En conclusion, l'organisme kantien, bien qu'il ne soit pas mécaniste, n'est pas holiste non plus : il se situe entre les deux définitions[282]. Ainsi, nous trouvons une conception descendante et ascendante de la causalité circulaire. La notion de fin naturelle kantienne repose ainsi sur une *dépendance constitutive circulaire productrice*, entre partie et tout, et c'est par cette voie qu'on détache finalement le vivant des explications mécanistes.

3.6 Le sens heuristique de la notion de fin naturelle chez Kant.

La notion d'organisme kantien crée un précédent fondateur pour les futures formulations du concept. Toutefois, elle ne suppose pas vraiment une théorie de l'organisme comme nous pourrions la concevoir aujourd'hui, davantage centrée sur l'analyse de l'organisation biologique des organismes en tant que tels. Chez Kant, nous trouvons les principes régulateurs qui permettent de penser l'organisme en tant que sujet réfléchissant, sujet aux limites de la faculté de connaissance humaine. Ainsi, « le concept d'une chose comme fin naturelle est certes un concept empiriquement conditionné, c'est-à-dire un concept qu'il n'est possible que sous certaines conditions données dans l'expérience dont on ne peut au demeurant

[282] Pour une analyse du vivant sur un aspect ni réductionniste, ni holiste voici : Paul-Antoine Miquel, « Qu'y a-t-il de vital dans un organisme vivant? », *Bulletin d'Analyse Phénoménologique*, 2010, p. 313-337

l'abstraire, mais ce n'est un concept possible, dans l'appréciation de l'objet, que d'après un principe de la raison »[283]. En fait, dès lors que nous faisons face aux choses en tant que fins naturelles, notre jugement, devant la disparité des lois particulières, est obligé de se donner un fondement pour trouver le fil conducteur qui organise la multiplicité naturelle. La raison se représente alors l'idée du tout et la projette sur le produit naturel organisé qui essaie de comprendre. Mais dans ce cas-là, ce qui agit comme cause n'est pas sa totalité propre, mais son image. Le jugement « n'est pas constitutif pour la faculté de juger déterminante, mais il est simplement régulateur pour la faculté de juger réfléchissante »[284] ; il ne détermine pas ces objets, mais il *réfléchit* sur eux. La téléologie n'est alors pas un principe constitutif de la nature, mais un principe constitutif de la raison du sujet connaissant.

Toutefois, la problématique critique de la finalité n'implique pas le fait de nier la possibilité que la causalité mécanique et la causalité finaliste soient connectées par un seul principe au sein des organismes. Le problème est le suivant : « non seulement il ne peut être décidé si des choses de la nature, considérées comme des fins naturelles, requièrent ou non pour leur production une causalité d'une tout autre sorte (celle qui s'opère d'après les intentions), mais on ne peut en outre même pas poser la question, dans la mesure où le concept d'une fin naturelle n'est aucunement démontrable quant à sa réalité objective par la raison »[285].

En effet, la téléologie pour Kant appartient à la région du noumène, dont l'accès est restreint uniquement à un entendement intuitif ou archétypique, qui peut concevoir la finalité comme principe objectif de la nature. Ainsi, étant donné qu'en « vertu de la constitution de notre entendement, un tout réel de la nature est à considérer uniquement comme effet des forces motrices concurrentes des parties »[286], nous pouvons imaginer « un pouvoir de connaitre distinct de la sensibilité et totalement indépendante d'elle »[287], un entendement intuitif qui « va du général synthétique (de l'intuition d'un tout comme tel) au particulier, c'est-à-dire du tout aux parties »[288]. Ainsi, comme on peut voir, la difficulté de concevoir la production d'un seul brin d'herbe – problème qui hantait Kant bien avant sa période critique – ne se pose pas par rapport à la complexité du phénomène organique, mais de par sa nature qui impose d'être pensée dans un autre cadre d'intelligibilité que celui de l'univers de Newton.

---

[283] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.* §74
[284] *Ibid.*
[285] *Ibid.*
[286] *Ibid.* §77
[287] *Ibid.*
[288] *Ibid.*

Or, comme nous l'avons évoqué au début de la section 3.3, la nature subjective du principe téléologique n'empêche pas Kant de reconnaître un rôle radical de ce principe dans la recherche scientifique, à travers la compatibilité du principe téléologique avec le principe causal. Bien que, d'une part le résultat de l'œuvre critique de Kant insiste sur le fait que le principe de causalité doit être le seul constitutif de la nature et de l'expérience, le traitement de la *Troisième critique* ressuscite, d'autre part, le principe téléologique, mais dépourvu de sa fonction constitutive. Le caractère régulateur du principe téléologique « ne sert pas à surmonter l'explication causale des phénomènes, mais plutôt à approfondir et étend son application universellement »[289]. Voilà en effet la véritable place du principe téléologique chez Kant, à savoir un principe de plus pour soumettre les phénomènes aux règles de l'esprit, là où les règles de la causalité ne suffisent pas. Il est érigé comme un moyen pour parvenir à une connaissance plus complète et exacte de la nature organique, incluant toutes ses relations structurales et fonctionnelles. Ainsi, l'antinomie entre ces deux concepts se résout par une harmonie entre les deux jugements sous différentes fonctions cognitives, sans pour autant qu'un principe puisse réduire l'autre.

La solution kantienne au problème posé par l'organisme est donc heuristique. En effet, des vitalistes de l'époque, tels que Wolff, Buffon ou Blumenbach, postulaient, à l'exemple de l'approche newtonienne de la gravitation universelle, des forces vitales objectives qui guidaient le développement et l'organisation biologique [290], ce qui représentait un exemple tangible du pouvoir téléologique du vivant. Au contraire, chez Kant, il ne s'agit que d'une condition de notre façon de juger. La téléologie intra-organique du vivant reste, chez Kant, dans le domaine transcendantal, à l'intérieur des contours d'une épistémologie de la nature. Et malgré le caractère strictement transcendantal qui caractérise toute la philosophie critique de Kant, l'héritage kantien sur ce sujet emprunte la voie de cette épistémologie de la nature, parce que celle-ci apporte les conditions nécessaires – bien malgré Kant – pour l'édification d'une authentique théorie de la nature.

[289] Ernst Cassirer, *Kant, vida y doctrina*, México, Fondo de Cultura Económica, 2011, 498 p.

[290] Tous eux suggèrent un principe directeur de l'organisation et de la forme organique (avant tout le monde Aristote se tourne vers son concept d'entéléchie). Ainsi, Wolff utilise la *vis essentialis*, Blumenbach la *force formatrice* (Bildungstrieb) et Buffon à la *force de pénétrante*.

3.7 De Kant à l'autonomie biologique.

Beaucoup de philosophes de la biologie soulignent le rôle d'Emanuel Kant dans la constitution des piliers théoriques des sciences de la vie[291]. L'interprétation de certains philosophes est que Kant expose, fondamentalement dans sa *Troisième critique*, les fondements nécessaires pour qu'une science biologique devienne possible, étant donné que nous y trouvons les conditions épistémiques pour penser scientifiquement la vie. Ces conditions, comme nous l'avons vu, reposent sur le concept de fin naturelle, cette notion étant destinée à réunir une sorte de substrat conceptuel grâce auquel la vie se laisse penser.

Bien que les sciences du vivant soient devenue une science empirique, dans le sens où l'observation et l'expérience ont une place substantielle dans l'élaboration de théories, en biologie, la subordination du principe mécanique au principe téléologique reste intacte. Ceci indique que cette discipline doit assumer – au risque de perdre du contenu gnoséologique – une structure unitaire primaire par lequel les parties fonctionnent d'une manière coordonnée, à savoir, *comme si* elles avaient une organisation préliminaire, même minimale, à laquelle sont appliqués des modèles mécaniques qui décrivent leurs fonctions. Ceci représente l'un des apports le plus importants de Kant à la biologie, conditionnant l'approche du monde organique à travers la postulation d'une structure organisée primaire comme point de départ pour toute recherche ultérieure. Si nous prenons la condition kantienne, nous nous permettons de reformuler cela autrement : *le fait que la notion d'organisme s'érige comme la condition épistémique pour que la biologie devienne possible.*

Toutefois, la particularité du vivant en tant qu'objet d'étude ne s'épuise pas dans des considérations méthodologiques relatives à la nécessité épistémique de la notion d'organisme, mais elle demande au même titre sa considération téléologique. Bien sûr, ceci correspond à la problématique que Kant a voulu traiter au cours de la deuxième partie de sa *troisième critique*, celle qui était consacrée à l'examen de l'apparente téléologie immanente des êtres organisés. Ici, Kant montre aussi l'apparente incompatibilité de la notion de causalité et de téléologie

[291] P. Huneman, *Métaphysique et biologie*, *op. cit.* ; P. McLaughlin, *What functions explain*, *op. cit.* ; M. Mossio et J. Umerez, *Réductionnisme, holisme et émergentisme*, *op. cit.* ;Andreas Weber et Francisco J. Varela, « Life after Kant: Natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality », *Phenomenology and the cognitive sciences*, 2002, vol. 1, n° 2, p. 97-125. ; Gertrudis Van De Vijver, « Auto-organisation, autonomie, identité : Introduction », *Revue internationale de philosophie*, 2004, vol. 228, n° 2, p. 129-133.

présentes dans un système naturel, et même s'il offre une sorte de réconciliation entre ces deux principes, le problème est traité exclusivement dans le domaine du pouvoir de juger d'un sujet réfléchissant. En conséquence, la question de la nature ultime du statut de l'organisme dont ces opérations autonomes, en termes de fins, ont marqué le caractère distinctif de celle-ci, reste sans réponse. En d'autres termes, sous l'épistémologie kantienne nous n'avons pas une ontologie des organismes. En fait, chez Kant l'organisme est traité *comme s'il* avait une téléologie immanente, cette dimension demeurant au-delà de notre capacité de juger déterminante.

Bien entendu, du point de vue du théoricien en biologie, ceci ne constitue pas une solution satisfaisante. La problématique sur le statut conceptuel de la notion de fonction est sans doute une question d'une importance transversale en biologie, et a été assurément l'enjeu principal de certains des débats épistémologiques parmi les plus complexes que la discipline ait vécu ces derniers temps. Il est vrai que cette question a su persister dans les débats en tant que problématique fondamentale ; pour preuve, l'impossibilité de la faire disparaître du discours biologique, ce qui suggère que la problématique, loin d'être une fiction ou une limitation de notre connaissance, correspond à une catégorie fondamentale de la pensée structurelle de la biologie en tant que science[292]. En même temps, la persistance de la téléologie dans la discussion ne s'explique pas uniquement par une condition dialectique, mais aussi par l'échec des explications anti-téléologiques[293] de la biologie contemporaine, dont les modèles ont démontré qu'ils sont incapables de saisir *la vie en processus*. Ceci n'a pas permis de se passer en biologie des explications en termes de finalité.

Ainsi, pour mieux comprendre le problème, nous insistons encore sur une distinction entre deux biologies. Nous devons distinguer une téléologie intra-organique ou intrinsèque, en vertu de son rôle causal dans la préservation de l'harmonie intra-organique, et un autre type de téléologie qui appartient notamment aux explications de la fonction de traits en tant qu'adaptations évolutives[294]. Cette dernière, étant connue aussi sous le nom de *téléonomie*[295], a été employée souvent pour refuser tout type de notion forte de téléologie intrinsèque, réduisant

[292] D.M. Walsh, « Organisms as natural purposes: The contemporary evolutionary perspective », art cit.
[293] Pour avoir une idée plus complète en rapport au problème de la *fonction*, voici : Jean Gayon et Armand de Ricqlès (eds.), *Les fonctions: des organismes aux artefacts*, 1re éd., Paris, Presses universitaires de France, 2010, 427 p.
[294] Sur les explications de la fonction de traits en tant qu'adaptations évolutives, voici : K. Neander, « Les explications fonctionnelles », art cit.
[295] Jacques Monod, *Le hasard et la nécessité : essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*, Paris, Le seuil, 1970, 256 p.

son usage au strict domaine méthodologique ; autrement dit, *comme si* on pouvait parler de téléologie, en attente de sa naturalisation imminente.

Par ailleurs, nous pouvons faire référence à un mode de compréhension de la téléologie, en relation avec un type de biologie que nous pouvons qualifier de « fonctionnelle ». Ce type de biologie se centre davantage sur les études expérimentales des *causes prochaines* qui nous expliquent *de quelle façon* les phénomènes vitaux s'enchaînent et s'intègrent dans la constitution de ces structures, en agissant au niveau de l'organisme individuel[296]. A ce niveau de l'analyse, la « biologie fonctionnelle » retrouve la téléologie, en recherchant les mécanismes qui décrivent les organismes autorégulés. Elle rencontre également l'héritage kantien, et entre en relation avec le même mode de concevoir les êtres organisés, c'est-à-dire, comme *fins naturelles*. Bien que le philosophe allemand reste prudent en justifiant l'emploi de la notion de finalité dans son usage strictement normatif, cette notion incarne certainement les propriétés de l'organisation de la matière vivante, ce qui permet d'affirmer que Kant introduit dans la théorie biologique le terme « d'auto-organisation » dans son sens moderne[297].

Pour aller plus loin, la biologie fonctionnelle suppose toujours une idée d'état minimum privilégié, en limitant son observation à démontrer de quelle façon un phénomène organique déterminé intervient causalement dans la production de cet état, qui n'est rien d'autre que la production et la conservation de la structure organique. La préservation et la constitution de celle-ci nous conduit à introduire le concept de *fonction* afin de caractériser l'ensemble des phénomènes vitaux qui se regroupent en fonctions pour atteindre cette autorégulation, ce qui suggère une sorte de finalité particulière ou *téléologie interorganique*, qui définit les actes de l'organisme en relation à la conservation de sa propre autonomie. C'est justement ce type de téléologie que Kant théorisait lorsqu'il expliquait les conditions factuelles pour la définition d'une fin naturelle : « une chose, qui, en tant que produit naturel [...] doit se rapporter à elle-même réciproquement comme cause et comme effet » [298]. Le concept d'organisme kantien par conséquent se réfère a l'organisme comme étant une entité auto-constituante, et c'est cette même notion que la biologie fonctionnelle emploie pour déplacer la biologie à partir d'une maîtrise de la physique vers une *physique du vivant*. Cette *dialectique circulaire* entre le moyen et la finalité permet de définir, dans un premier temps, que les parties d'un organisme existent

[296] Gustavo Caponi, « Explicación seleccional y explicación funcional: la teleología en la biología contemporánea », *Episteme*, 2002, vol. 14, p. 57-88.
[297] A. Weber et F.J. Varela, « Life after Kant: Natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality », art cit.
[298] I. Kant, *Critique de la faculté de juger*, *op. cit.* §65

à travers l'existence d'un tout et que le tout est à son tour responsable des parties. D'un autre côté, nous sommes confrontés à un processus dynamique particulier, dû au fait que l'auto-organisation circulaire – dans laquelle toutes les relations de cause à effet sont également des relations de moyen et de finalité – permet de concevoir une fin naturelle sous la forme d'une totalité interrelationnelle de moyens et de fins, cette dynamique étant intrinsèquement liée à l'organisme et à la vie[299]. La téléologie intrinsèque par conséquent, selon cette vision kantienne *autopoïétique* de la vie, surgit de l'autonomie et de l'individualité biologique, dans l'acte même d'autorégulation et de génération de cette individualité. C'est pour cela que la biologie fonctionnelle conçoit cet acte en référence à un but, et les processus particuliers d'un organisme sont alors considérés comme des moyens pour l'atteindre, ce qui implique de résoudre la question du lien causal entre de tels processus et ce but (ce qui génère en effet un lien avec un exercice empirique de la biologie)[300]. De cette manière, la biologie « fonctionnelle » autopoïétique prétend réintroduire une notion forte de la téléologie intrinsèque, en mettant au centre des analyses la notion d'autonomie, et en concevant l'organisme comme auto-producteur et régulateur de sa propre identité.

Par ailleurs, un organisme n'est pas seulement une *homéostasie* mais il construit également depuis les cellules le matériel pour s'autoproduire et maintenir son identité, ce qui engage à prendre en compte l'idée de finalité dans le maintien de cette identité[301], ainsi que l'idée de *poïèse,* de sa propre structure matérielle dans le processus d'auto-génération, ce que Kant développait à travers la productivité de la nature. Ainsi, nous allons, à partir de la section suivante, développer cette approche autopoïétique de la vie, en reprenant les outils épistémiques que nous avons retenu de Kant, pour aller vers la construction d'une notion qui représente l'individu ontogénétique annoncé dès le début de notre recherche.

4. Circularité, auto-organisation et individualité : notions préliminaires pour penser l'individu autopoïétique.

[299] A. Weber et F.J. Varela, « Life after Kant: Natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality », art cit.
[300] G. Caponi, « Explicación seleccional y explicación funcional: la teleología en la biología contemporánea », art cit.
[301] A. Weber et F.J. Varela, « Life after Kant: Natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality », art cit.

Dans cette section, nous allons introduire une caractérisation davantage actualisée de la circularité biologique ainsi que de son lien avec la notion d'autodétermination. L'enjeu principal de la définition de ce lien consiste dans le fait que les organismes, à la différence des autres types de systèmes, possèdent la capacité d'autodétermination, ceci étant ancré dans la circularité causale de l'organisation biologique. En effet, à la suite de l'analyse de la notion d'organisme de Kant, il est finalement possible de percevoir un lien entre toutes ces notions, à l'égard des formulations modernes sur l'auto-organisation et des modèles du vivant. De ce fait, toutes les notions traitées qui viennent d'être évoquées, ainsi que celles qui seront traitées dans cette section, vont constituer le substrat conceptuel nécessaire pour évoquer le thème de l'individualité biologique dans le cadre de l'approche autopoïétique. Cette approche, constituera l'analyse principale de ce chapitre qui se propose de montrer l'apport de l'autonomie biologique à la problématique de l'individu biologique.

4.1 Circularité

Pour expliquer l'importance de la circularité dans la caractérisation de l'organisme, Francisco Varela (1946-2001) prenait comme exemple les tableaux d'Escher, dans lesquels la circularité est exprimée par des éléments, deux mains par exemple, qui se produisent réciproquement. Dans le tableau « Drawing Hands »[302], nous observons effectivement un processus dans lequel les mains précisent mutuellement leurs conditions de production. Les mains se démarquent de la gravure de base pour constituer une entité distincte. Or, la manière dont leur spécification mutuelle se réalise, les distingue du reste du dessin. Ce geste permet de constituer une unité et fonde son identité. La manière dont cette unité est constituée se réalise bien à travers leur fonctionnement : le fait de se dessiner mutuellement précise les conditions d'existence dans lesquelles elles peuvent être distinguées, en se différenciant d'un arrière-plan[303]. Il est possible d'apprécier la génialité d'Escher dans la manière de distinguer l'unité de son milieu ; à partir ses propres opérations, l'unité précise en même temps ses propres conditions d'existence. Ainsi, ces opérations constituent un ensemble unitaire, dont les processus (l'acte de se dessiner) permettent l'existence de tous les éléments qui forment l'ensemble. Ceci est exprimé par Escher à travers une relation circulaire de dépendance de ces

[302] M. C. Escher, *Drawing Hands*, Lithographie, 1948.
[303] Francisco J. Varela, « The creative circle: Sketches on the natural history of circularity », *The invented reality: How do we know what we believe we know*, 1984, p. 309-323.

deux objets, dans lequel une main spécifie l'autre main et vice-versa. L'interprétation globale de cet effet résulte dans le fait que les mains s'autoproduisent ou s'autodéterminent.

L'acte de distinction d'une unité dans l'espace physique, qui exprime son propre mode opératoire pour finir par se distinguer du milieu, a été traditionnellement associé aux êtres vivants. L'autonomie qui montre ce geste se reconnaît à chaque rencontre avec le vivant, son mode d'exister consistant dans une démarcation de son milieu à travers ses propres opérations. Or, c'est ce geste opératoire que permet d'appréhender et de cerner la notion d'autonomie ; ceci représente d'ailleurs la clé, selon Varela, pour témoigner de l'expression d'un type particulier de processus que nous pouvons trouver dans la nature sous de nombreuses formes concrètes. Bien entendu, ces formes concrètes correspondent à la variété du vivant, et le type de processus consiste, comme cela est exprimé par Escher, en des parties qui se précisent mutuellement à partir d'une articulation circulaire. C' est par ce type d'articulation, dans le domaine moléculaire, que la vie se précise et acquiert sa qualité d'autonome[304]. La circularité ainsi explicitée correspond donc à une dépendance stricte entre les parties constitutives, et chez le vivant la circularité se montre comme une dépendance des parties dans une organisation globale autonome : l'organisme.

La notion d'autonomie, utilisée dans le domaine biologique, a été introduite par les biologistes chiliens Humberto Maturana et Francisco Varela à partir des années 1970 lorsqu'ils théorisaient sur une caractéristique permettant de distinguer les systèmes vivants de tout autre système. Pour cela, ils ont développé la théorie de la vie comme *autopoïèse*, qui fonde une nouvelle conception de l'autonomie dans le domaine biologique. Le développement du concept de l'autonomie biologique suppose une certaine reprise de la notion d'organisme dans un contexte scientifique, dans lequel la biologie et la philosophie de la biologie ont été profondément marquées par l'étude du gène, notamment à partir du développement de la biologie moléculaire et de l'évolution par sélection naturelle sous la forme de « la synthèse moderne ». Pour s'opposer à la vision précédente, Maturana et Varela font valoir que, sur le plan matériel, la vie se manifeste d'abord sous la forme d'individus hautement organisés qui, malgré leur grande diversité, possèdent une organisation de base commune : il s'agit des systèmes de production de composants qui produisent de manière dynamique leur propre

[304] *Ibid.*

organisation dans un environnement changeant[305]. Ceci prend la forme d'autopoïèse, d'autoproduction ; cette notion devient alors fondamentale, lorsqu'il s'agit de récupérer la notion d'individu biologique comme étant une entité-organisme qui se sépare de son milieu en vertu de sa propre dynamique organisationnelle circulaire interne.

4.2 Autodétermination

La notion d'autodétermination biologique, par rapport à l'organisation circulaire interne des organismes, peut être explicitée de la manière suivante : les êtres vivants, parce qu'ils sont un cas particulier de système naturel, ont une organisation interne dont l'activité contribue à son propre maintien[306]. L'activité de ce système génère des effets spécifiques que maintiennent le système en question. Il existe donc une circularité causale entre les effets du système et le maintien du système, dans la mesure où les effets de l'activité du système maintiennent le même système qui produit ces effets continuellement. Pour exemplifier cette idée, nous pouvons imaginer que les effets du système vasculaire ainsi que sa fonction dans l'organisme, contribuent au maintien de ce même organisme. Cependant, et de manière circulaire, les effets du corps qui profite de la fonction du système vasculaire, en ayant un rôle central dans le maintien de l'organisation globale, permet le maintien du système vasculaire également. Nous sommes face à un régime de circularité causale qui caractérise les organismes comme une classe particulière de système naturel, dans lequel le mode d'existence ainsi que son maintien, est bien le résultat de la dynamique de ce qu'ils font. De ce fait, il est raisonnable d'affirmer que les organismes s'autodéterminent.

L'idée de la circularité des opérations d'un système vivant peut paraitre quelque peu banale ou même tautologique. Le fait de penser que les organismes dépendent de ce qu'ils font en permanence ne contribue pas à fournir une explication de la spécificité de l'organisme en tant que système naturel particulier. En effet, il est évident que si l'organisme s'arrête de produire en permanence tous les processus qui maintiennent et assurent son existence, alors il cesse d'exister. Toutefois, cette idée est loin d'être triviale, au contraire, elle donne substance à toute une tradition qui a été édifiée sur le fondement de la circularité du vivant. Il s'agit en fait

[305] A. Etxeberria et Á. Moreno, « La idea de autonomía en la biología », art cit.
[306] Matteo Mossio et Leonardo Bich, « What makes biological organisation teleological? », *Synthese*, 2017, vol. 194, n° 4, p. 1089-1114.

de spécifier en quoi et comment la circularité causale décrit la dynamique exclusive des organismes. La circularité causale de l'organisation biologique, en tant qu'interdépendance de processus de production de parties qui assurent la persistance du vivant, dégage le sens précis de la notion d'autodétermination, c'est-à-dire ; une circularité d'autoproduction qui spécifie un domaine d'existence autonome. De plus, toutes les tentatives d'élaboration d'un cadre théorique de *l'organisation* biologique ont reconnu la centralité des capacités d'autodétermination des organismes et, en conséquence, ont abordé le thème de la circularité causale que de telles capacités supposent[307].

Le sens précis de la notion d'autodétermination chez le vivant est complexe ; il, remonte à une tradition philosophique que nous avons fait remonter à Kant. Chez Kant, l'organisme devient, pour la première fois, un véritable problème pour la connaissance, justement du fait de la difficulté de définir le statut ontologique d'un objet qui parait se causer soi-même. Bien entendu, cette capacité *d'auto-causation* n'est rien d'autre que la capacité d'autodétermination, et ceci de toute évidence en raison du fait que la circularité causale posait un problème pour Kant du fait de son allégeance au programme newtonien comme paradigme de naturalisation.

Pour cerner davantage le problème kantien de l'organisme et la circularité que suppose l'autodétermination, nous pouvons décrire l'organisation biologique comme une classe de système produisant en permanence des effets qui maintiennent ce système même et son organisation. L'organisation du système dépend ainsi des capacités d'autodétermination des organismes, et de la manière dont le il maintient cette organisation stable. Or, comme le souligne Robert Rosen, un problème surgit dès lors qu'on réalise que les organismes ne sont pas des systèmes mécanistes au sens newtonien du terme, dans lesquels l'effet doit toujours découler de sa cause[308]. La circularité causale implique une inversion de la direction causale unidirectionnelle, étant donné qu'un effet peut déterminer sa propre cause : les effets des opérations d'un organisme déterminent la production de ces mêmes opérations.

Toutefois, c'est cette circularité causale qui permet de faire de l'autodétermination une des caractéristiques distinctives des êtres vivants. La notion d'autodétermination se conjugue avec des notions qui ont été traditionnellement liées à l'étude du vivant, comme la téléologie,

[307] Matteo Mossio et Leonardo Bich, « Chapitre 5. La circularité biologique : concepts et modèles » dans *Modéliser & simuler – Tome 2*, Paris, Editions Matériologiques, 2014, p. 137-169.

[308] Robert Rosen, « Organisms as causal systems which are not mechanisms: an essay into the nature of complexity » dans *Theoretical biology and complexity: Three Essays on the Natural Philosophy of Complex Systems*, London, Academic Press, 1985, p. 165-203.

la normativité ou les fonctions[309]. D'un côté, accepter une approche centrée sur la circularité des êtres vivants revient à accepter un compromis avec une sorte de finalité, dans le sens où l'organisme peut être défini – au sens kantien – comme une fin naturelle : une classe de système où les causes de sa propre production sont internes, ou bien dépendent du système qu'ils contribuent à engendrer[310]. La dépendance du système de la façon dont celui-ci s'autodétermine – à travers la circularité causale de processus – permet d'affirmer que les conditions d'existence et de production sur lesquelles l'organisation exerce une influence causale peuvent être interprétées comme le but de l'organisation biologique : « *because of the dependence between its own existence and the effects of its activity, biological organisation is legitimately and meaningfully teleological* »[311]. De ce fait, les systèmes vivants seraient des entités téléologiquement organisées dont les composantes se produisent et se maintiennent les unes les autres en tant qu'unité organisée, leur *télos* représentant alors le maintien de cette organisation même.

D'un autre côté, les conditions d'existence du système nous amènent à sa dimension normative : l'activité biologique est intrinsèquement normée, dans le sens où – à la différence de tout autre système naturel – les composantes d'un organisme sont *censées* produire des effets spécifiques[312]. En effet, l'organisation du système, et tous ses processus constitutifs, *doit* se réaliser d'une manière spécifique, *sans quoi* elle cesserait d'exister. L'activité du système devient sa propre norme, ou, plus précisément, les conditions d'existence de ses processus constitutifs deviennent la norme de son activité[313]. Nous dégageons ainsi les principales connexions avec la tradition philosophique qui se focalise sur la circularité causale pour s'attaquer au vivant : la dimension téléologique et normative propre aux systèmes qui s'autodéterminent.

L'importance de la centralité de l'organisation du vivant, celle-ci basé sur un régime de circularité causal spécial, consiste dans le fait de pouvoir, en accord avec cette tradition, caractériser le vivant distinctivement : c'est *parce qu'*ils sont capables d'autodétermination – telle est l'hypothèse – que les organismes biologiques acquièrent une forme propre

[309] M. Mossio et L. Bich, « What makes biological organisation teleological? », art cit.
[310] A. Weber et F.J. Varela, « Life after Kant: Natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality », art cit.
[311] M. Mossio et L. Bich, « What makes biological organisation teleological? », art cit.
[312] Valerie Gray Hardcastle, « On the Normativity of Functions » dans Andre Ariew (ed.), *Functions*, New York, Oxford University Press, 2002, p. 146-156.
[313] Matteo Mossio, Cristian Saborido et Alvaro Moreno, « Fonctions : normativité, téléologie et organisation » dans *Les fonctions : des organismes aux artefacts*, Paris, Presses Universitaires de France, 2010, p. 159-173.

d'individuation et réalisent une organisation téléologique et sujette à des normes[314]. De cette manière, les notions traditionnelles qui appartiennent au vivant et qui sont problématiques à l'égard d'une naturalisation, trouvent leur place dans l'univers de l'autodétermination, et peuvent être développées par différentes approches et modèles modernes du vivant. Ainsi, comme nous allons le voir ensuite, les efforts modernes ont été focalisés sur le fait de fournir une argumentation solide sur le rôle décisif de l'autodétermination dans les systèmes biologiques, avec le but d'expliquer dans quel sens celle-ci serait une caractéristique réellement distinctive des systèmes vivants.

4.3 Auto-organisation

Les résultats de l'analyse de l'organisme chez Kant montrent que l'organisme ne peut pas être compris uniquement de manière mécaniste. Dans le système critique de Kant, il y a une contrainte théorique qui s'impose dès lors que nous essayons de traiter l'organisme avec les concepts de la mécanique. Ceci parce que l'organisme correspond à une classe d'objet – l'un qui impose à son tour son appréciation en termes de fins – qui ne se laisse pas cadrer sous les limites épistémologiques classiques de la mécanique de Newton.

Le pessimisme kantien à l'égard de la seule possibilité d'expliquer la vie en termes mécanistes ouvre en même temps la possibilité de l'expliquer par la notion de *fin naturelle* et tous les développements théoriques que cette notion suppose. Ainsi, les développements théoriques de cette notion ont fini par ouvrir des voies d'explorations plus sophistiquées à partir de la notion d'auto-organisation, cette idée étant le point de départ d'une biologie qui se focalise sur l'organisation biologique tout en soulignant son caractère systémique. En effet, les formulations postkantiennes de la notion d'auto-organisation ont cherché à aller au-delà du pessimisme kantien, en recherchant une voie de naturalisation du caractère distinctif des êtres vivants, voire de leur caractère auto-productif et téléologique. Ainsi, le projet de naturaliser les dimensions propres au vivant, fondées notamment sur les idées de Kant, mais aussi de Claude Bernard, est finalement s'installe dans discussion théorique par l'élaboration de théories « empiriques » de l'auto-organisation. La conscience de l'existence de phénomènes d'auto-organisation et d'auto-maintient a motivé la construction d'outils théoriques et

[314] M. Mossio et L. Bich, « What makes biological organisation teleological? », art cit.

épistémologiques qui ont permis de réintroduire, de manière plus solide, la circularité biologique dans la pensée scientifique.

Sans entrer davantage dans des détails historiques, nous pouvons affirmer que c'est à partir des travaux de Ludwig von Bertalanffy, à partir des années vingt, avec ses apports pour développer une *biologie théorique*[315], que commence à prendre forme une biologie qui se centre sur l'organisme. Le chercheur insiste sur la nécessité de considérer l'organisme comme un système, en tant qu'organisation des parties et des processus[316]. La notion d'organisme, comme globalité étroite de processus dynamiques, devient une figure centrale dans l'élaboration d'une biologie organiciste. Il présente ainsi sa théorie générale des systèmes, mettant en avant le caractère systémique de l'organisme : lorsqu'on considère un ensemble de pièces, chacune étant reliée l'une à l'autre, tous les changements d'une partie affectent les autres[317]. Cette idée représente l'un des principes fondamentaux de la notion de système, en même temps qu'elle représente le caractère dynamique du vivant, du fait que les parties interagissent constamment à travers des processus solidaires. Or, la notion de système donne lieu à l'une des idées les plus remarquables : l'ouverture dynamique conçue comme propriété spécifique des systèmes vivants. Le fait est que la dynamique des parties et des processus se joue aussi dans le remplacement constant de parties du système, l'identité de l'organisme étant maintenue malgré cela au fil de ces processus. Ainsi, l'organisme est pensé comme un système ouvert loin de l'équilibre qui se maintient constant à travers un flux continu de matière et d'énergie, en étant capable de produire du travail[318]. Ainsi, l'équilibre interne dans un système ouvert, à la différence d'un système fermé dans lequel aucun travail ne peut être effectué, est essentiellement dynamique. Cette dynamique thermodynamique se montre nécessaire à la

[315] Ludwig Von Bertalanffy, *Modern theories of development: An introduction to theoretical biology*, London, Oxford University Press, H. Milford, 1933, 204 p.
[316] Manfred Drack, « Ludwig von Bertalanffy's organismic view on the theory of evolution », *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, mars 2015, vol. 324, n° 2, p. 77-90.
[317] L. V. Bertalanffy, « La théorie générale des systèmes, Dunod, Paris », *1997, Dedans, dehors. Les nouvelles frontières de l'organisation, Vuibert, Collection entreprendre, Paris*, 1973, 328 p.
[318] Manfred Drack, « Ludwig von Bertalanffy's early system approach », *Systems Research and Behavioral Science*, 1 septembre 2009, vol. 26, n° 5, p. 563-572.

vie[319]. De cette façon, l'organisme est défini par Bertalanffy comme un *système ouvert* qui échange constamment de la matière et de l'énergie avec son milieu[320].

Le fait de considérer les organismes comme des systèmes ouverts loin de l'équilibre thermodynamique constitue une première étape dans l'élaboration moderne d'une théorie de l'organisme. Cette idée ouvre une voie pour le développement de nouvelles régions dans la thermodynamique, ce qui amène à incorporer dans le paysage scientifique de nouvelles entités, telle que les structures dissipatives[321]. Ces structures, ou phénomènes, vont faire partie du cadre théorique pour repenser l'auto-organisation. Ainsi, à partir des années soixante[322], nous assistons à une résurgence forte de la notion d'auto-organisation, notamment à partir du développement des théories de systèmes non-linéaires et de systèmes complexes[323]. D'une part, ce genre de systèmes possède la particularité de se former spontanément ; ils englobent des processus, à partir de certaines conditions extérieures, qui finissent par créer des formes d'organisations à partir d'un ensemble d'éléments en interaction étroite. Comme nous pouvons l'imaginer, il y a une filiation naturelle entre l'idée d'autonomie associée au vivant et ce genre de systèmes ; en effet, les deux classes de systèmes produisent, activement, les conditions de leurs existences. Cette idée renferme la clef de l'auto-organisation, car il ne s'agit pas simplement du fait que la spécificité de ce « quelque chose » soit responsable de l'action produite, mais qu'en plus par un mouvement de réflexivité, l'action elle-même soit constitutive de l'entité[324]. Par conséquent, dans le cas de l'auto-organisation, autant que dans celui de l'autonomie, l'identité et l'action de cette identité sont mutuellement définies.

D'un autre côté, on retrouve un intérêt pour théoriser le phénomène comme étant un ensemble de processus et non pas simplement comme étant une somme de processus particuliers. Ainsi, on est face à un niveau d'analyse qualitatif et relationnel, orienté non pas

---

[319] David Pouvreau et Manfred Drack, « On the history of Ludwig von Bertalanffy's "General Systemology", and on its relationship to cybernetics: Part I: elements on the origins and genesis of Ludwig von Bertalanffy's "General Systemology" », *International Journal of General Systems*, 2007, vol. 36, nº 3, p. 281-337.

[320] Pour une excellente reconstruction de la pensée « systémique » de Bertalannffy et sa postérité, voici : David Pouvreau, *Une histoire de la « systémologie générale » de Ludwig von Bertalanffy - Généalogie, genèse, actualisation et postérité d'un projet herméneutique*, phdthesis, Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales (EHESS), Paris, 2013.

[321] Ilya Prigogine, *Introduction to thermodynamics of irreversible processes*, 3. ed., New York, Interscience Publ, 1967, 147 p.

[322] Avec l'emphase spéciale par l'apparition de l'ouvrage collectif : Scott Cameron et Marshall Clinton Yovits, *Self-organizing Systems: Proceedings*, Chicago, Pergamon Press, 1960, vol.2, 322 p.

[323] Erwin Schrödinger, *What is life? the physical aspect of the living cell ; with, Mind and matter ; & Autobiographical sketches*, Cambridge ; New York, Cambridge University Press, 1992, 184 p.

[324] Alvaro Moreno, « Auto-organisation, autonomie et identité », *Revue internationale de philosophie*, 2004, vol. 228, nº 2, p. 135-150.

vers les composantes physico-chimiques spécifiques et leurs processus, mais plutôt vers leur organisation, autrement dit, sur l'interconnexion fonctionnelle qui les intègre comme un tout[325]. Par ailleurs, l'affirmation selon laquelle « *le tout est plus grand que la somme des parties* » est également reprise par une série d'études sur l'auto-organisation qui tentent d'expliquer concrètement en quoi le *tout*, accompagné des notions modernes telle que *global pattern* ou *global dynamique*, est en effet plus que la somme des parties. Bien entendu, l'enquête s'oriente davantage sur le type de causalité qui est impliquée dans un système complexe et dans lequel une entité, à partir de ses actions, est responsable, réflexivement, de soi-même. Ainsi, le développement de modèles susceptibles de décrire le type de causalité impliquée dans les processus de « réflexivité » s'est réalisé à travers la spécification formelle et progressive du concept de circularité organisationnelle. Ce concept a permis à la soi-disant « tradition de l'auto-organisation » de s'approcher progressivement d'une définition scientifique rigoureuse du mécanisme dynamique général qui est à la base de la phénoménologie biologique[326].

La cybernétique de premier ordre[327] à son tour, à partir de l'approfondissement de la notion de milieu intérieur de Claude Bernard, réalisée à partir de l'élaboration de la notion d'homéostasie[328], puis la cybernétique de second ordre, notamment avec les travaux de Yovits et Cameron[329] et Von Forster et Zopf[330], font leur apparition dans le paysage théorique des modèles du vivant. En fait, la cybernétique permet d'appliquer à la biologie, des outils destinés à modéliser des artefacts autocontrôlés. La cybernétique rend par conséquent explicite la nécessité de focaliser l'attention sur l'organisation fonctionnelle des organismes, en tant que systèmes unitaires hautement intégrés ne possédant pas de programme centralisé. En même temps, la notion d'homéostasie, étant l'une de propriétés traditionnelles associée au vivant, devient fondamentale dans la modélisation des systèmes qui s'autorégulent à partir de la notion de *boucle de rétroaction* (feedback). La boucle de rétroaction (négative) est un type de réaction

[325] Leonardo Bich et Luisa Damiano, « Order in the Nothing: Autopoiesis and the Organizational Characterization of the Living » dans World Scientific (ed.), *Physics of Emergence and Organization*, New Jersey ; United Kingdom, 2008, p. 339.
[326] *Ibid.*
[327] Voici: Norbert Wiener, *Cybernetics or control and communication in the animal and the machine*, 2. ed., 14. print., Cambridge, Mass, MIT Press, 2007, 212 p. ; William Ross Ashby, *An Introduction to Cybernetics*, London, Chapman & Hall and University Paperbacks, 1956, 295 p.
[328] W.B. Cannon, « Organization for physiological homeostasis », art cit.
[329] S. Cameron et M.C. Yovits, *Self-organizing Systems: Proceedings*, *op. cit.*
[330] George W. Zopf et Heinz Von Foerster, « Principles of self-organization: transactions », Illinois, Symposium Publications, Pergamon Press, 1962, 541 p.

dans lequel le système répond dans une direction opposée à la perturbation. Dans la boucle de rétroaction interviennent trois agents causaux ; le récepteur, le régulateur et l'effecteur. Le récepteur enregistre et envoie au régulateur les valeurs moyennes de variables telle que la température, le pH ou la pression. Lorsque les valeurs dépassent la moyenne établie, le régulateur peut agir sur l'effecteur pour déclencher une réponse compensatrice qui permet au système de revenir à l'état initial. De cette manière, l'action compensatrice modifie la perturbation de l'effecteur, créant une boucle entre les deux éléments. En d'autres termes, nous sommes face à une relation causale circulaire entre un capteur et un effecteur, médiée par un régulateur qui enregistre les perturbations et qui agit sur les effecteurs, lorsque c'est nécessaire, pour compenser ces perturbations. Ceci peut produire un équilibre (dans des systèmes physiques) homéostatique (dans les systèmes biologiques), dans lequel le système a la tendance à revenir automatiquement à son point de départ. Ce modèle, associé par Wiener à l'idée de « l'autorégulation » des systèmes biologiques, est devenu le prototype cybernétique de la notion de « système auto-organisé » développé dans la modélisation de l'autonomie biologique[331].

Ainsi, à partir de ces deux courants théoriques, l'école de Bruxelles et ses développements autour la thermodynamique des processus irréversibles (vulgarisée plus tard sous le nom de structures dissipatives) et les développements de la cybernétique autour du phénomène d'homéostasie, en tant que comportement autonome d'auto-stabilisation fondée sur un circuit circulaire de rétroaction, ont fixé le cadre moderne de la notion d'auto-organisation.

Or, l'auto-organisation, en étant principalement une propriété de certains phénomènes physiques, peut s'appliquer au vivant seulement par analogie. L'émergence d'une structure globale et systémique à partir d'interconnexions et d'interdépendances d'unités simples, ainsi que l'homéostasie ou l'autorégulation, se trouvent coordonnées dans un même système uniquement dans l'organisme. En effet, les deux visions prises ensemble permettent d'envisager l'un des traits fondamentaux à partir duquel l'organisme va se distinguer de tout autre système physique qui s'autoorganise : le fait de fonctionner, en même temps, comme système ouvert thermodynamiquement et clos fonctionnellement. Le vivant fonctionne en effet sous cette contradiction-là. Dans ce sens, Von Foerster insiste sur le fait que la contribution majeure de la cybernétique à la théorie de la connaissance se trouve dans la possibilité qu'elle offre de convertir un système ouvert en un système clos, en particulier la possibilité de refermer un

[331] L. Bich et L. Damiano, « Order in the Nothing », art cit.

nexus causal linéaire, ouvert et infini, en un cercle causal clos et parachevé[332]. Cette idée sera exploitée par Piaget à partir de la conception de l'organisation biologique comme régime clos. Il s'agit de concilier les deux dimensions biologiques dans un même schéma. En réponse à la notion de système ouvert de Bertalanffy, Piaget affirme qu'il manque un caractère essentiel pour voir dans cette description une analyse suffisante de l'organisation biologique :

> « C'est la référence à un ordre cyclique […]. L'équivoque centrale est celle de « système ouvert », car, s'il y a système, il intervient quelque chose qui ressemble à une fermeture et qui doit être concilié avec l'ouverture. Celle-ci est certes justifiée et repose sur l'idée essentielle qu'il n'y a pas, pour la biologie, une forme organique rigide porteuse de processus vitaux, mais un flux de processus se manifestant en tant que formes apparemment persistantes. L'ouverture, c'est donc le système des échanges avec le milieu, mais cela n'exclut en rien la fermeture au sens d'un ordre cyclique et non pas linéaire […]. Par contre, la notion d'ordre cyclique semble indispensable à la permanence du système ouverte, sinon cette permanence ne saurait comporter de mécanismes régulateurs (invoqués depuis avec raison par Bertalanffy) et se réduirait à un équilibre en tant que balance de forces opposées, ce qui n'est plus spécifique de l'organisation »[333].

Le concept de *fermeture* cherche par conséquent à complémenter l'ouverture thermodynamique théorisée auparavant par Bertalanffy. L'idée principale est de montrer le caractère nécessairement circulaire de l'organisation biologique, où les éléments s'appuient inévitablement les uns sur les autres engendrant une fermeture des operations, en même temps que l'organisation reste ouverte à tout échange avec l'extérieur. C'est ainsi que Piaget essaye d'intégrer dans une image cohérente et unique les deux dimensions inhérentes aux systèmes biologiques : l'ouverture thermodynamique et la clôture organisationnelle[334]. En d'autres termes, si d'une part les organismes sont soumis au flux thermodynamique constant par lequel ils échangent de la matière et de l'énergie avec leur milieu, d'autre part, les parties des organismes établissent une clôture de leurs opérations fonctionnelles à travers une dépendance mutuelle entre plusieurs constituants qui se maintiennent mutuellement dans une relation stricte

[332] Heinz von Foerster, « Cybernetique d'une theorie de la connaissance », *Trivium. Revue franco-allemande de sciences humaines et sociales-Deutsch-französische Zeitschrift für Geistes-und Sozialwissenschaften*, 2015, n° 20, p. 50-70

[333] Jean Piaget, *Biologie et connaissance*, Paris, Gallimard idées, 1973, 510 p.

[334] Matteo Mossio, Maël Montévil et Giuseppe Longo, « Theoretical principles for biology: Organization », *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, octobre 2016, vol. 122, n° 1, p. 24-35.

de codépendance. La nature de cette codépendance saisit l'essence même de la notion d'organisation circulaire chez le vivant, en tant que concaténation de processus qui se déterminent et se reconstituent continuellement.

La notion de *clôtur*e, à l'intérieur de la compréhension de l'organisation biologique, et dégagée de sa dimension matérielle ouverte, est devenue l'une des clés centrales pour approfondir dans le véritable sens de l'auto-détermination biologique. Ceci représente en même temps l'un de piliers de la notion d'autopoïèse. Piaget va établir cette distinction, propre à toute entité vivante, à partir d'une scission entre structure et organisation (fonction). Cette distinction définit le schéma relationnel commun de tous les systèmes vivants, en le distinguant de leur matérialisation effective en processus et composants spécifiques et variables, et de leur ouverture au flux thermodynamique continu. De cette façon, il est possible de différencier un système physique qui s'auto-organise (dans le sens de la théorie de l'auto-organisation) des systèmes vivants où leur matérialisation change continuellement, alors que les relations fonctionnelles qui intègrent les composants dans une unité globale, persistent. Cet aspect est particulièrement pertinent parce que, comme nous allons le voir dans la section 5, l'interaction entre l'ouverture matérielle et énergétique, et la clôture organisationnelle, fonde le caractère autonome des systèmes vivants au cœur même de la théorie de l'approche organisationnelle de l'autonomie biologique[335]. Cette notion est aussi particulièrement pertinente pour penser l'individu ontogénétique, car elle permet d'avoir un aperçu de *la manière* dont l'identité biologique[336] est maintenue malgré les changements constants de matière et d'énergie à travers la vie de l'individu.

Finalement, le développement de la notion de clôture opérationnelle sera fondamental pour le développement de l'école chilienne de l'autopoïèse, que nous considérons comme l'étape la plus mature des approches de l'auto-organisation d'héritage kantien. De fait, l'école de l'autopoïèse a élaboré l'un des essais théoriques les plus remarquables de naturalisation de la phénoménologie biologique, récupérant les conditions kantiennes pour penser l'organisme au profit d'une théorie empirique dynamique des systèmes biologiques. En même temps, à partir de la notion de vie entendue comme *autopoïèse,* le concept d'autonomie intègre finalement les problématiques du vivant, et prend forme comme une relation d'autoproduction

[335] Leonardo Bich et Argyris Arnellos, « Autopoiesis, Autonomy, and Organizational Biology: Critical Remarks on'Life After Ashby' », *Cybernetics & Human Knowing*, 2012, vol. 19, nº 4, p. 75-103.
[336] Comme nous allons voir dans la section 5, l'identité biologique est un phénomène qui est ancré dans la nature fonctionnelle des systèmes vivants, et n'a rien à avoir avec une identité matérielle ou la persistance de qualités spécifiques.

à partir de l'interaction dynamique des composants qui constituent une identité séparée du milieu par ses opérations internes.

5. L'autopoïèse et l'organisation du vivant

La recherche d'une définition précise du vivant, et par défaut de ses diverses formes, a toujours été au cœur de la pensée du vivant. Dernièrement, cette interrogation a acquis un nouvel élan grâce aux recherches sur la vie artificielle, la biologie synthétique, l'origine de la vie et l'astrobiologie[337], à partir desquelles se devine une idée générale de l'organisation fondamentale du vivant. En effet, toute enquête qui a pour but de caractériser le vivant, contient un lien naturel avec les recherches citées, dès lors que celles-ci se positionnent comme des recherches qui visent à établir les fondations épistémiques de la phénoménologie biologique sous toutes ses formes. Dans le même esprit, l'idée de caractériser le vivant par une seule propriété, échappant à une longue énumération de propriétés, est le point de départ de la recherche menée par Maturana et Varela au début des années soixante-dix dans le laboratoire d'épistémologie et biologie de l'université du Chili. Ces biologistes ont proposé la notion *d'autopoïèse*, contrastant avec toute autre définition fondée sur une pluralité de propriétés. A la question « qu'est-ce que la vie ? », l'autopoïèse essaye de trouver, au-delà de l'énorme diversité de toutes les entités vivantes, un dénominateur commun à tous ces êtres permettant de discriminer les systèmes vivants des autres types de systèmes.

Premièrement, Maturana et Varela caractérisent le vivant en s'écartant de la posture darwinienne classique, habituellement adoptée en biologie évolutive et moléculaire, qui mettait l'accent exclusivement sur la dimension informationnelle de la molécule d'ADN et son rôle dans la reproduction et dans l'évolution des populations. En effet, dans l'introduction de leur premier livre *De máquinas y seres vivos* »[338], ils partagent cette interrogation par une importante remarque sur le déplacement épistémique des notions du vivant, notamment celles

[337] Radu Popa, *Between necessity and probability: searching for the definition and origin of life*, Berlin ; New York, Springer, 2004, 252 p.
[338] Premièrement sorti en espagnol en 1973, puis traduit à l'anglais en 1974 sous le titre « *Autopoiesis and Cognition : The Realization of the Living ».*

qui traitent du changement évolutif, dénonçant qu'au-delà de la simple explicitation de la diversité, la pensée darwinienne et la génétique de population (la nouvelle synthèse) ont complètement déplacé le centre d'intérêt de l'évaluation de la phénoménologie biologique de l'individu vers l'espèce, de l'unité de l'être vers l'origine de ses composants, de l'organisation actuelle des systèmes vivants vers leurs déterminations ancestrales[339]. Cette remarque, qui sert de critique aux recherches contemporaines en biologie, fixe la direction de leur démarche initiale, proposant un retour à l'organisme par l'hypothèse d'une invariance essentielle derrière toute variation ontogénétique et évolutive.

Deuxièmement, la nécessité d'expliciter l'objet d'étude de base de la biologie justifie d'avantage un retour aux sources ontologiques de l'individu biologique en tant qu'organisme en constituant l'objet paradigmatique par lequel les réflexions des naturalistes doivent se laisser cadrer. Nous avons remarqué à plusieurs reprises qu'à la différence de la physique, dont la matière fait consensus en tant qu'objet paradigmatique d'étude, l'organisme en biologie ne le fait pas, sachant qu'on peut continuer à faire de la biologie sans avoir une notion claire de ce qu'est un organisme. La conscience de ce problème se répercute dans la démarche de l'école de l'autopoïèse, comme dans toute la tradition systémique, mettant en avant la nécessité de traiter la phénoménologie des êtres vivants par une condition de subordination ontologique :

> « La diversité des systèmes vivants est patente et dépend de la reproduction et de l'évolution. Or, ces deux propriétés ne font pas partie de la description de l'organisation vivante en tant qu'autopoïèse ; pourtant, les systèmes vivants sont parfaitement définis en tant qu'unités pas l'autopoïèse. En fait la reproduction exige l'existence préalable d'une unité à reproduire et elle est donc nécessairement seconde par rapport à cette unité. L'évolution requiert la possibilité d'une transformation au cours et par l'intermédiaire de la reproduction : elle est donc nécessairement un phénomène second par rapport à la reproduction. Ainsi, une approche de la phénoménologie des systèmes vivants, incorporant la reproduction et l'évolution, suppose de les comprendre d'abord comme unités autopoïétiques »[340].

En effet, étant donné que la reproduction a besoin d'une unité qui exerce la reproduction, logiquement, la reproduction est une opération postérieure à la constitution d'une unité. Voilà

[339] Humberto Maturana et Francisco Varela, « De máquinas y Seres Vivos. Autopoiesis: La organización de lo Vivo. Editorial Universitaria », *Santiago*, 1994, 137 p.
[340] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 61

le déplacement épistémique et ontologique qu'opère la notion d'organisme dans cette approche, à l'encontre de toute analyse évolutive en termes qui fait de la reproduction le trait distinctif des êtres vivants. C'est de cette façon que Varela et Maturana affirment l'importance, voire la nécessité, pour la biologie, de s'intéresser à la phénoménologie des organismes, ceux-ci représentant la source ontologique primordiale dont dérivent toutes les autres instances phénoméniques du vivant. L'évolution en tant que phénomène, bien qu'elle occupât le centre du débat biologique à l'époque, devint secondaire dans la théorie de l'autopoïèse, étant donné que « seulement après qu'une unité s'est constituée en unité autopoïétique, la reproduction peut (individuel) avoir lieu comme phénomène biologique »[341]. La reproduction apparait ainsi comme une complexification des systèmes autopoïétiques, son origine étant indépendante de l'origine de l'organisation vivante.

Les réflexions sur le caractère unitaire du vivant en tant que système indivisible, trouvent une place privilégiée dans cette théorie. Ainsi, Maturana et Varela proposent le concept d'autopoïèse pour représenter l'unité d'organisation fondamentale de l'autonomie biologique. L'unité autopoïétique est conçue comme un tout systémique composé de parties qui sont en relation indissociable, de sorte que les parties n'ont pas de sens si elles sont isolées du réseau général de processus qui les déterminent. La notion de système s'impose donc comme principe épistémique pour traiter la phénoménologie du vivant. L'approche autopoïétique appartient ainsi à la tradition systémique focalisée sur le caractère relationnel de l'unité du vivant, associée au traitement kantien de l'organisme dans *la Critique de la faculté de juger*, au concept de milieu intérieur de Claude Bernard et à la tradition organiciste qui considère la vie en tant qu'organisation (Bertalanffy, G. Canguilhem, H. Jonas, J. Piaget, entre autres) ; par ailleurs elle s'oppose au schéma de l'époque, très bien représenté par les partisans de *la logique du vivant* de François Jacob[342].

Or, l'originalité de l'autopoïèse ne réside pas uniquement dans l'actualisation de concepts dits « systémiques », car l'autopoïèse prétend expliciter *comment* ce réseau d'organisation d'interdépendance maintient, dans le domaine biologique, une unité à travers le temps. L'autopoïèse est une théorie sur la nature spécifique de l'organisation biologique,

[341] H. Maturana et F. Varela, « De máquinas y Seres Vivos. Autopoiesis: La organización de lo Vivo. Editorial Universitaria », art cit., p. 88

[342] Leonardo Bich et Arantza Etxeberria, « Systems, Autopoietic » dans Dubitzsky et al. (eds.), *Encyclopedia of Systems Biology*, New York, Springer, 2013, p. 2110–2113.

mettant en avant la conservation de l'identité du système à travers l'invariance des relations d'organisations qui définissent cette identité. Ainsi, les unités biologiques fondamentales trouvent leur place dans la phénoménologie biologique en tant que substrat de toute transformation ontogénétique et évolutive possible des systèmes biologiques. De ce fait, l'autopoïèse est une enquête sur les systèmes vivants en tant qu'unités hautement organisées, et dans cette démarche, l'organisation du vivant est comprise, non pas comme un produit de propriétés des composants, mais comme les interactions (processus et relations entre processus), réalisés par les composants, sans qu'importe la nature matérielle de ces composants. En d'autres termes, il s'agit d'une enquête sur le type de relations que les composants physiques doivent entretenir pour constituer une organisation propre au vivant, à travers l'hypothèse qu'il existe une organisation commune à tous les êtres, et ce, peu importe la variété et la nature de ses composants. De ce fait, l'accent est mis sur la nature des relations et non sur la nature des parties ou composants[343]. A l'inverse d'une biologie centrée sur les propriétés des macromolécules spécifiques telles que les gènes ou les protéines, l'autopoïèse se centre sur l'organisation spécifique du vivant, à savoir la manière (non-centralisée) dont les relations internes sont maintenues pour constituer une unité vivante à travers le temps, peu importe la nature et propriétés de ses composants.

5.1 La logique de l'autopoïèse

La notion d'autopoïèse part d'une observation presque triviale, mais qui est toutefois capitale : celle du fonctionnement général des êtres vivants. Les êtres vivants sont des systèmes qui produisent continuellement leurs propres produits (chimiques) avec lesquels ils construisent et maintiennent leurs propres parties fonctionnelles. Dans ce sens, les êtres vivants sont des systèmes qui s'auto-construisent et qui s'auto-maintiennent, ce qui revient à dire qu'ils produisent et maintiennent leurs propres conditions d'existence. Il est également visible que, lorsque ces processus persistent, le système continue d'exister, ce qui veut dire que ces processus deviennent la norme d'existence du système. « Existence » et « fonctionnement » chez le vivant, sont alors intrinsèquement liés, et constituent ensemble les conditions et les limites du système même. Ceci veut dire que l'activité des êtres vivants, sa phénoménologie,

[343] Justement, à l'opposé de la biologie moléculaire et évolutive, dans lesquelles l'accent est mis presque totalement sur les propriétés des composants moléculaires, tels que l'ADN et les protéines. Par contre, dans une approche systémique, il n'y a pas de contrôle centralisé ni d'effets causaux hiérarchiques, mais de la codétermination globale.

est une constante affirmation de leur existence. En effet, l'organisation autopoïétique, à la différence de tout autre type d'organisation ou système, a pour seul produit lui-même ; il n'y a donc pas de séparation entre producteur et produit[344]. Ceci constitue les fondements pour penser l'organisation biologique du point de vue de l'autopoïèse, et permet de concevoir finalement un domaine phénoménique dans lequel « *être* » et « *faire* » deviennent des actions non différenciées.

Partant de l'affirmation antérieure, nous pouvons comprendre l'autopoïèse comme la matérialisation concrète de ce type de phénoménologie dans le domaine cellulaire. L'autopoïèse est une théorie qui prend comme source empirique la vie unicellulaire, la cellule étant considérée comme l'unité fondamentale par laquelle commence l'analyse de la phénoménologie biologique. La cellule est un exemple paradigmatique d'unité du vivant, dans lequel l'espace phénoménique correspond à l'espace chimique moléculaire compartimenté et délimité par une membrane. A l'intérieur de cette membrane, se trouvent d'innombrables interactions, des transformations et des réactions chimiques, ainsi que des perturbations constantes en provenance de l'extérieur. Cependant, malgré ses transformations et perturbations constantes, la cellule, en tant qu'unité, demeure égale à elle-même en gardant son identité au cours d'une période de temps (le temps ontogénétique). La persistance identitaire du domaine cellulaire, à travers tous les processus de transformations et régénérations, est la clé pour penser l'identité biologique dans le domaine moléculaire. Il en est ainsi parce que la cellule (dans des conditions stables et / ou d'homéostasie), régénère à l'intérieur de ses propres limites tous les produits chimiques (ou une partie) qui se détruisent et qui se transforment (ATP, glucose, acide aminés, protéines, etc.). Cette chaîne de processus qui se produisent à l'intérieur de la membrane sert essentiellement à l'automaintien du système[345]. En même temps, la cellule, système ouvert qui échange constamment de l'énergie et de la matière avec son milieu à travers sa membrane semi-perméable, opère tous ces processus de régénération et de production en condition de dissipation d'énergie (loin de l'équilibre thermodynamique). Ceci permet à la théorie de dégager une dimension interne, qui se différencie de son milieu par ses propres opérations fonctionnelles, ainsi qu'une dimension externe nécessaire au maintien physique de son organisation et à la régénération continuelle de sa structure. Une coupure à la fois

[344] H. Maturana et F. Varela, *El árbol del conocimiento*, *op. cit.*, p. 28

[345] Pier Luigi Luisi, « Autopoiesis: a review and a reappraisal », *Die Naturwissenschaften*, février 2003, vol. 90, n° 2, p. 49-59.

fonctionnelle et structurelle est donc représentative des systèmes autopoïétiques, par lequel l'identité du système reste intacte malgré les échanges structuraux constants. Ainsi, la théorie de l'autopoïèse correspond-elle à une étape décisive dans la formalisation de modèles du vivant. Celle-ci a permis d'inclure la théorie des systèmes ouverts (ou des structures dissipatives) et les développements de la cybernétique, avec la notion d'autorégulation et de récursivité[346].

La conscience d'une dimension interne propre au vivant, dont la logique opérationnelle obéit aux normes internes du système, et une dimension externe dont les effets sur le système n'affectent en rien cette même logique interne, composent ce que Maturana et Varela parviennent à définir en termes d'autopoïèse, à savoir des unités autonomes qui s'auto-organisent « *comme un réseau de processus de production de composants qui* :

(a) régénèrent continuellement par leurs transformations et leurs interactions le réseau qui les a produits, et qui (b) constituent le système en tant qu'unité concrète dans l'espace où il existe, en spécifiant le domaine topologique où il se réalise comme réseau[347].

Même si la définition d'autopoïèse a été révisée et modifiée plusieurs fois et ce dès les premières formulations, le cœur de la définition repose toujours sur deux aspects : la spécification d'une dynamique particulière d'interaction et de production interne (autonome) et la particularisation d'une unité par la définition d'un domaine organisationnel qui se différencie de son milieu par l'autoproduction de ses propres limites. En effet, il est clair que l'autopoïèse est une interprétation particulière de ce que Piaget avait pertinemment nommé « clôture organisationnelle », à savoir un régime causal circulaire dans lequel un ensemble de composants sont à la fois causes et effets du réseau d'interactions qu'ils constituent[348]. Dans les termes des penseurs de l'autopoïèse, une machine[349] autopoïétique engendre et spécifie continuellement sa

[346] Nous allons expliquer en détail ces notions (la clôture et l'ouverture) à partir de la section 5.3
[347] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 45
[348] M. Mossio et L. Bich, « Chapitre 5. La circularité biologique : concepts et modèles », art cit., p. 150
[349] Les systèmes autopoïétiques partagent avec les machines le fait qu'il s'agit de systèmes qui doivent être analysés à travers la relation entre ses composant. Toutefois, leur différence réside dans la même distinction kantienne entre un artéfact, qui possède bien un télos imposé par un créateur, et une fin naturelle, qui son télos est interne. A l'époque de la conception de la théorie de l'autopoïèse, la machine de Turing était le modèle paradigmatique d'artéfact programmé par des programmateurs externes. Les programmateurs peuvent programmer la machine pour résoudre des problèmes externes à la machine. Les fonctions de la machine sont donc toujours introduites de l'extérieur. Cependant, une machine autopoïétique est pensée comme une machine qui n'est pas programmable de l'extérieur, mais qui précise ses propres conditions d'opération, autoproduisant son identité fonctionnelle (ses fonctions) dans un espace d'interaction défini par elle-même. Ainsi, dans une machine commune (allopoïétique) ses opérations produisent autre chose que la machine même. Dans une

propre organisation. Elle accomplit ce processus par le remplacement permanent de ses composants, en conditions de constantes perturbations et de compensations de ces perturbations. « Ainsi, une machine autopoïétique est un système homéostatique (ou, mieux encore, à relations stables) dont l'invariant fondamental est sa propre organisation (le réseau de relations qui la définit) »[350].

Pour mieux comprendre la logique de la *machine autopoïétique*, il faut prendre en compte que la notion d'autopoïèse s'appuie sur l'idée d'homéostasie et la développe dans deux directions importantes. D'abord*, « en transformant toutes les références de l'homéostasie en références internes au système lui-même »*[351]. Sur ce point-là, le système autopoïétique se distingue des systèmes homéostatiques tout court par ses capacités autorégulatrices, celles-ci étant totalement internes. De cette façon, les systèmes autopoïétiques sont des systèmes autonomes qui subordonnent tous les possibles changements ou déformations, que le système peut compenser, à la conservation de sa propre organisation. Ils sont autonomes aussi parce que, à la différence des systèmes homéostatiques tout court (comme ceux pensés par Cannon), un système autopoïétique ne peut pas être *informé* de l'extérieur : c'est le système qui spécifie de manière interne le domaine d'interaction et perturbations qu'il peut subir sans perdre son intégrité organisationnelle[352]. En effet, la démarche autopoïétique rompt avec la logique du système ouvert soumis à des conditions extérieures dans lesquelles leur organisation interne serait conditionnée. Maturana et Varela expriment cette idée en affirmant que les systèmes autopoïétiques « n'ont ni inputs ni outputs »[353], au sens où le domaine interne fonctionnel est clos de manière informationnelle[354].

Ensuite*,* « en affirmant que l'identité du système, que nous appréhendons comme une unité concrète, provient de l'interdépendance des processus. Ces systèmes produisent leur identité ; ils se distinguent eux-mêmes de leur environnement : c'est pourquoi nous les nommons autopoïétiques, du grec autos (soi) et poiein (produire*)*[355] ». La manière spécifique

machine autopoïétique, le résultat de ses opérations est la machine même, sans distinction entre produit et producteur.

[350] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 45

[351] *Ibid.*

[352] Nous allons reprendre cette idée aux cours de la section 5.4

[353] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 47

[354] Nous allons revenir sur ce point dans la section 5.3

[355] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 47

dont le système produit son unité se trouve dans la concaténation de processus interdépendants[356]. Ainsi, l'organisation biologique est-elle perçue comme une concaténation de processus tels que les processus concaténés produisent les composants qui constituent et spécifient le système comme une unité. En d'autres termes, un système autopoïétique organise la production de ses propres composants, de sorte que ces composants sont continuellement générés, ce qui permet au système de maintenir le réseau de processus qui les produit. La nature de cette concaténation de processus est *une clôture opérationnelle*[357], à savoir un processus de concaténation circulaire, dont le résultat principal est sa propre production. Ainsi, l'autopoïèse est une interprétation particulière d'un régime causal circulaire dans lequel un ensemble de composants est à la fois cause et effet du réseau d'interactions qu'ils constituent. Dans ce sens-là, l'autopoïèse, en réalisant la clôture opérationnelle, engendre une circularité telle que les effets de l'activité d'un système (et de ses composants) contribuent à déterminer les conditions d'existence de ce même système (et de ses composants). Cette clôture opérationnelle caractérise le système comme une identité autonome pouvant être définie comme autoréférentielle : elle produit sa propre dynamique[358].

Pour avoir une image plus concrète de la logique interne de l'autopoïèse, nous pouvons revenir sur l'entité à partir de laquelle la théorie a été conçue. En effet, il ne faut pas oublier que l'analyse de la nature du vivant est restreinte à la cellule, celle-ci étant l'organisation de base par laquelle la phénoménologie biologique prend ces sources. La clôture opérationnelle, dans le domaine autopoïétique, correspond à la dimension interne de la cellule, dont la manifestation la plus remarquable est le réseau métabolique. De cette manière, les composants moléculaires d'une unité autopoïétique cellulaire sont dynamiquement reliés dans un réseau continu d'interactions qui prend la forme du métabolisme cellulaire. En effet, le métabolisme peut être défini comme un réseau de composants et de processus de production dont le principal résultat est le même métabolisme. De manière plus technique, « metabolism is a type of material

[356] Comme nous allons le voir plus loin, la notion d'interdépendance est au cœur de l'organisation biologique. De manière générale, il s'agit de concevoir un réseau dont chaque composante est en relation étroite, de sorte que les opérations de chaque composant sont nécessaires pour le fonctionnement des autres composantes. Ainsi, les opérations de « A », qui sont en relation étroite avec « B », dépendent des opérations de « B », de même que les opérations de « B » dépendent des opérations de « A » pour exister. Ceci est indubitablement un cercle fonctionnel d'interdépendance entre deux éléments. Le vivant, bien entendu, opère sous ce type de relations circulaires, mais ses opérations composent une multitude d'éléments et de processus de production de composantes.

[357] Nous allons développer ce concept dans la section 5.3

[358] P.L. Luisi, « Autopoiesis », art cit.

self-organization which involves the autonomous use of matter and energy in building, growing, developing and maintaining the bodily fabric of a living system »[359]. La circularité et l'autoproduction dans le domaine moléculaire sont conciliés ainsi par le métabolisme cellulaire, dans lequel nous trouvons une concaténation close récursive de processus qui est constamment régénérée par le réseau. L'unité de l'autopoïèse, et sa matérialisation dans l'espace physique, semble prendre forme, d'un point de vue chimique, en tant qu'unité métabolique. Ainsi, bien que la clôture opérationnelle de l'autopoïèse soit une formulation abstraite[360] de la dynamique interne de la phénoménologie biologique, le métabolisme est pensé par la théorie comme sa concrétisation dans le domaine de la physique-chimie ; ce processus étant une condition inéluctable pour penser la manifestation de la vie sur Terre. De ce fait, nous pouvons dire que la référence que fait l'autopoïèse à l'espace physique n'est pas uniquement dû au fait que le vivant doit posséder une sorte de substrat matériel de base, mais ça veut dire aussi que le métabolisme est une propriété essentielle de la vie[361].

Varela reconnaît explicitement, dans un article posthume, la connexion entre autopoïèse et métabolisme, célébrant la notion de vie de Hans Jonas. Pour Jonas, la totalité organismique est un processus d'auto-intégration actif, par lequel le métabolisme peut très bien être considéré comme la qualité définitive de la vie : tout être vivant l'a, aucun être non-vivant ne l'a[362]. Le métabolisme maintient matériellement les organismes dans un flux constant : leur substance n'est, à aucun moment, une seule et même chose, mais en même temps, ils conservent constamment leur identité et cette identité inchangée est conservée exactement au moyen d'un échange sous-jacent[363].

Sur ce point-là, c'est Robert Rosen qui développe la connexion la plus explicite entre l'organisation biologique et le métabolisme. Sa contribution principale, bien que peu connue, consistait en une tentative de formalisation de la clôture métabolique, explicitant sa circularité[364]. Il introduit un modèle formel du réseau métabolique qu'il appelle *M,R systems*, pour expliquer comment le réseau de processus biochimiques qui constitue le métabolisme

---

[359] Margaret A. Boden, « Is metabolism necessary? », *The British Journal for the Philosophy of Science*, 1999, vol. 50, n° 2, p. 231-248.
[360] Nous allons aborder ce point à partir de la section 5.3.1
[361] Margaret A. Boden, « Autopoiesis and life », *Cognitive Science Quarterly*, 2000, vol. 1, n° 1, p. 115-143.
[362] Hans Jonas, *Le phénomène de la vie: vers une biologie philosophique*, Paris, De Boeck Université, 2001, 285 p.
[363] A. Weber et F.J. Varela, « Life after Kant: Natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality », art cit.
[364] Juan-Carlos Letelier et al., « Organizational invariance and metabolic closure: analysis in terms of (M, R) systems », *Journal of theoretical biology*, 2006, vol. 238, n° 4, p. 949-961.

s'engendre, sans l'aide d'agents externes générés à l'extérieur du réseau, ce qui permet à l'organisation cellulaire d'être invariante en dépit d'un changement structurel continu[365]. Sans vouloir rentrer dans le détail de son argumentation, on peut dire que parmi les nombreuses tentatives de production d'un cadre conceptuel de l'organisation du vivant, les notions de *(M, R) systems* et l'autopoïèse sont très complémentaires. En effet, même si ces notions ont été longtemps déconnectées conceptuellement – elles constituent deux piliers majeurs des approches sur l'autonomie biologique. Le point commun entre ces auteurs se trouve dans le rôle qu'ils accordent à la circularité (métabolique et/ou autopoïétique) dans la phénoménologie biologique[366]. Ainsi, la circularité métabolique exemplifie concrètement la récursivité qui permet à l'autopoïèse de centrer son attention sur l'organisation biologique. Cette récursivité, ou autoréférentialité, constitue la base de l'autonomie biologique à plus d'une échelle[367].

Dans cette circularité nous trouvons aussi les sources qui permettent de penser l'identité biologique.

5.2 Autopoïèse et individualité

La notion d'identité structure profondément l'approche autopoïétique. L'organisation du vivant, dans le cadre défini par cette théorie, apparaît comme le mécanisme constitutif de l'émergence de l'identité biologique. Sur ce point-là, Varela et Maturana concluaient que « l'ontogenèse d'un système vivant est l'histoire de la conservation de son identité par la perpétuation de son autopoïèse dans l'espace matériel »[368]. La manière dont cette identité est perpétuée à travers son organisation interne, remplit en effet le contenu même de toute la théorie. Autopoïèse, organisation et identité sont ainsi profondément liées. La vie en tant qu'autopoïèse se présente comme la production et le maintien d'une identité à travers les interactions dynamiques entre les composants qui la forment et qui composent l'organisation

[365] Robert Rosen, *Life itself: a comprehensive inquiry into the nature, origin, and fabrication of life*, New York, Columbia Univ. Press, 1991, 285 p.

[366] La connexion entre autopoïèse et *MR systems* a été travaillé en : Juan Carlos Letelier, Gonzalo Marín et Jorge Mpodozis, « Autopoietic and (M,R) systems », *Journal of Theoretical Biology*, 21 mai 2003, vol. 222, n° 2, p. 261-272. Leur conclusion est que les systèmes autopoïétiques, qui ont été avancés pour capturer les aspects centraux des systèmes vivants, sont un sous-ensemble de systèmes (M, R). Enfin, ils suggèrent que le formalisme des systèmes (M, R) pourrait être utilisé pour modéliser la circularité du métabolisme.

[367] En effet, Varela reconnait l'existence d'au moins trois systèmes autonomes chez le vivant ; la cellule, le système immun et le système nerveux.

[368] H. Maturana et F. Varela, « De máquinas y Seres Vivos. Autopoiesis: La organización de lo Vivo, op. cit., p. 63

biologique. Le résultat de tous ces processus et ces opérations est l'individu même, dont les actions sont destinées à réaffirmer le même individu, sans distinction entre *être* et *faire*[369]. De manière que nous pouvons conclure que « ce qui constitue des systèmes biologiques est le fait que les effets de leur activité et leur comportement jouent un rôle dans la détermination du système lui-même. En tant que systèmes autonomes, les systèmes biologiques *sont* (du moins en partie) *ce qu'ils font* »[370].

De la même façon, l'individualité biologique[371], du point de vue ontogénétique, peut se comprendre comme le maintien actif de l'invariance de son organisation, laquelle ne dépend pas – comme c'est le cas pour l'organisation des machines – des interactions avec un observateur, ni des contraintes sélectives venues de l'extérieur, mais des opérations du système même. C'est par conséquent en ce sens que l'autonomie biologique joue un rôle dans la conception de l'individu biologique. Car, à la différence des artéfacts et des populations d'individus, dont d'une part les limites sont déterminées par un observateur ou concepteur, et d'autre part l'effet causal des contraintes environnementales est perçu passivement à l'échelle de populations d'individus, les systèmes autopoïétiques établissent les limites de leur individualité dans le processus même de l'autopoïèse, c'est-à-dire à partir de l'activité de ses opérations. Non pas arbitrairement, mais par les processus constitutifs et actifs de l'organisation elle-même. Pour développer l'individu autopoïétique, il faut par conséquent aller jusqu'à l'organisme et son organisation ; dans le cadre spécifique de l'autopoïèse, il faut aller jusqu'à la cellule, dont l'organisation se dévoile en tant qu'unité métabolique ainsi que par la construction d'une membrane qui démarque l'intérieur fonctionnel du système de l'extérieur matériel du milieu.

Le positionnement de l'identité d'un système autopoïétique est caractérisé par Varela de la manière suivante :

[369] Voici section 4.1, chapitre deux.
[370] Álvaro Moreno et Matteo Mossio, *Biological autonomy: a philosophical and theoretical enquiry*, Dordrecht, Springer, 2015, 221 p.
[371] Dans notre recherche, la notion d'identité et d'individualité serons prise comme de synonymes.

> (…) dans le couplage dialogique entre l'unité vivante et le milieu physico-chimique, l'équilibre penche quelque peu en faveur du vivant, puisque c'est lui qui joue le rôle actif[372] dans ce couplage réciproque. Le mouvement même qui le défini en tant qu'unité défini également ce qui lui est extérieur, c'est-à-dire son environnement. »[373].

En effet, la vie comme autopoïèse se comprend comme un *acte de particularisation* ou d'*auto-distinction* qui construit un domaine spécifique de relations dont la phénoménologie résulte des opérations du système même. Ainsi, l'accent est mis sur la façon dont un système vivant devient une entité *distincte*. De ce fait, l'unité d'interaction vivante est définie comme individu en vertu du *geste* autopoïétique qui précise son organisation. Dans le domaine organisationnel interne, tout changement est subordonné à la conservation de ce même domaine organisationnel, établissant ainsi, dans le même acte, les limites qui précisent ce qui appartient au système et ce qui n'y appartient pas. C'est pourquoi la distinction d'une unité biologique dans son milieu dépend totalement des opérations par laquelle cette unité parvient à se constituer comme telle, et ce bien que cette distinction demeure dans le domaine phénoménique spécifié par l'unité, indépendamment des spécifications d'un observateur. Les conditions factuelles de la particularisation d'une unité biologique sont donc déterminées par l'organisation autopoïétique, dans laquelle tout changement est subordonné au maintien de cette organisation dont l'unité dépend. En conclusion, toute la phénoménologie du système est subordonnée à la conservation de cette unité à travers le temps.

Avant de préciser ceci en détail, ainsi que les problèmes théoriques qu'un tel niveau d'abstraction implique, il est important de repérer plus précisément le fait que l'autopoïèse englobe logiquement un principe de subordination à la conservation de l'unité. D'une part, il faut spécifier que l'unité d'un système, pour un observateur, est simplement le fait de se distinguer de son environnement, et donc des autres systèmes. Mais dans le domaine du vivant, cette distinction se fait à travers des processus qui spécifient un domaine de relations (nature matérielle et normes) qui reste dans le domaine spécifié par l'organisation, et non uniquement par l'observateur[374]. Ceci constitue les racines mêmes de l'autonomie biologique, en tant que

[372] Le rôle actif de l'organisme dévoile implicitement une dimension « agentielle ». Nous allons reprendre ceci plus loin dans le cadre d'une définition actualisée de l'autonomie biologique.
[373] Francisco Varela, *El fenomeno de la vida.*, España, Dolmen Ediciones, 2002, 468 p., p. 59
[374] Ceci nous rappelle précisément l'intuition kantienne pour l'appréciation d'une chose en tant que fin naturelle, où la chose demande son appréciation en termes de fins.

modalité fondamentale d'identité unifiée qui s'engendre par ses propres gestes dans un domaine spécifié par l'unité même[375]. Dans ce sens, un système autonome est capable de spécifier sa propre légalité, ce qui lui est propre ; le mécanisme qui rend cette autonomie aux êtres vivants est l'autopoïèse.

D'un autre côté, les principes de l'individualité biologique se trouvent aussi dans ce principe de subordination à sa condition d'unité autonome, la conservation de cette individualité, en tant qu'organisation autopoïétique, représentant le mode factuel d'existence de l'individu ontogénétique. Ainsi, l'ontogenèse est la manifestation du devenir d'un système qui est à chaque instant l'unité dans sa totalité[376]. Ce principe unitaire constitue aussi le sens précis de *système* dans le domaine biologique, à savoir un ensemble étroitement organisé dont les composants se trouvent dans une relation telle que leurs opérations dépendent les unes des autres pour exister, ce qui implique finalement une subordination normative à l'unité systémique[377].

L'individualité ontogénétique prend sa place alors en déterminant activement le domaine de sa phénoménologie, ce qui précise en même temps la série de transformations que le système peut expérimenter au cours de leur vie, sans perdre son individualité. De cette façon, la subordination à la condition d'unité systémique engendre le domaine phénoménique de l'autopoïèse, dont la référence empirique fondamentale est l'organisme cellulaire qui, à travers son organisation interne, origine la vie autonome et ses possibles diversifications[378]. L'autopoïèse inaugure ainsi le domaine d'individus autonomes et, en conséquence, la vie même.

En revanche, cette manière de concevoir l'individualité, débiteuse de la notion d'organisation dans le sens explicite de la théorie de l'autopoïèse, entraîne de nombreuses

---

[375] Ce point sera traité en détail dans la section 5.3, chapitre deux.

[376] H. Maturana et F. Varela, *De máquinas y Seres Vivos. Autopoiesis: La organización de lo Vivo*, *op. cit.*, p. 75

[377] Dans les sens où les composants sont censés rester dans ce domaine d'interdépendances pour y exister.

[378] L'autopoïèse fait référence au métabolisme des cellules actuelles, mais il est possible qu'à l'origine de la vie il y ait eu d'autres systèmes de production circulaire de composants dont les interactions moléculaires se produisissent elles-mêmes en spécifiant leurs limites. En effet, l'organisation autopoïétique peut éventuellement être satisfaite par beaucoup de composants différents, et probablement les systèmes autopoïétiques sont-ils apparus plusieurs fois sous plusieurs configurations moléculaires. Par contre, il est évident que, dans le contexte de l'origine de la vie, il doit y avoir eu uniquement quelques espèces de molécules qui ont pu satisfaire les conditions de l'autopoïèse actuelle. Par exemple, l'apparition des protéines, avec leur plasticité et leurs possibilités de combinaisons structurales presque illimitées, ont facilité sans doute les conditions qui ont rendu possible, et même probable, la persistance des unités autopoïétiques à travers le temps. Pour avoir un aperçu de la contribution de la théorie de l'autopoïèse au thème de l'origine de la vie, voir : P. L. Luisi, *The emergence of life: from chemical origins to synthetic biology*, Cambridge, Cambridge University Press, 2006, 315 p.

confusions qui ont généré de nombreuses critiques à l'égard de l'autopoïèse. Il est nécessaire pour la suite de notre propos de reprendre ces critiques et d'en expliciter les malentendus. Ceux-ci sont en effet extrêmement révélateurs des conceptions épistémologiques et des enjeux autour de la notion d'organisme.

Maturana et Varela affirment que « aussi longtemps qu'une unité demeure autopoïétique, son identité est maintenue : unité dans l'espace matériel, elle demeure une unité dans l'espace autopoïétique, indépendamment des transformations qu'elle peut subir par ailleurs au cours du processus de conservation de son autopoïèse »[379]. Bien que cette citation soit explicite par rapport au fait que le système puisse changer structurellement au cours de sa vie – ce qui est évident dans la phénoménologie des organismes qui possèdent une ontogénèse –, en même temps, l'une des phrases récurrentes, pilier de leur théorie, est le fait que les systèmes *autopoïétiques sont des systèmes homéostatiques dont l'invariant fondamental est sa propre organisation*. Ceci peut amener à des confusions et à des critiques compréhensibles centrées sur l'extension de la notion d'organisation et d'autoproduction dans la conservation de l'identité biologique.

Tout d'abord, les auteurs semblent effectivement affirmer qu'un système autopoïétique est un système qui produit et maintient une même organisation constante. Dans ce sens-là, l'organisation est définie par une concaténation particulière de processus (relations) circulaires de production de composantes qui régénèrent *la même* organisation de manière constante. Ainsi, la critique naturelle que l'on peut faire à cette idée est que le système autopoïétique implique un système composé de relations qui ne changent pas avec le temps. Pour l'exprimer dans d'autres termes, il faut dire que l'autopoïèse est habituellement interprétée comme une circularité causale des relations de production[380]. Dans cette logique, les types de composants qui constituent le système devraient, à partir d'un réseau complexe de relations, se produire eux-mêmes entièrement ; à savoir, exactement les mêmes types de composants, le même type d'organisation, le même système inchangé. Ainsi, la notion de circularité, en tant que production récursive de composants, peut amener à croire assez logiquement que la production de composants doit rester, comme dans un cercle, sans variation, concrètement la même, ce qui

[379] Humberto R Maturana et Francisco J Varela, *De máquinas y seres vivos: autopoiésis: la organización de lo vivo*, op. cit., p. 88.

[380] "*…living systems as systems defined as unities through the basic circularity of their production of their components…*", Humberto R. Maturana et Francisco J. Varela, *Autopoiesis and Cognition—The Realization of the Living, ser. Boston Studies on the Philosophy of Science. Dordrecht, Holland: D*, Reidel Publishing Company, 1980.

est finalement à l'opposé du sens traditionnellement attribué à l'ontogénie. C'est le premier point.

A cette critique, nous pouvons en ajouter une de caractère logique, à savoir l'apparente nature tautologique de la théorie de l'autopoïèse[381]. En effet, si nous répondons à la question du maintien de l'invariance autopoïétique par l'organisation autopoïétique (comme souvent les auteurs semblent le faire malheureusement[382]), la tautologie apparait ; *un système autopoïétique est un système qui maintient son organisation autopoïétique comme la variable qui la maintient constante*. C'est le deuxième point.

Enfin, une autre critique – qui trouve écho dans les précédentes – est le fait que le système génère constamment *tous* les composants du système. Ainsi par exemple, la cellule bactérienne, qui représente le système vivant le plus simple, possèderait la capacité de produire, à travers un réseau de processus chimiques, tous les composants chimiques qui conduisent à la constitution d'une unité délimitée distincte[383]. Bien entendu, la critique suppose que l'autopoïèse donne au vivant une sorte d'indépendance générative totale qui ne s'ajuste pas avec les multiples exemples biologiques de systèmes plus complexes que la cellule procaryote, dans lesquelles nous sommes face à des phénomènes d'associations et de symbioses dont la dépendance structurale et fonctionnelle au milieu est plus importante. Cette dernière critique[384] est par ailleurs très juste car même dans les organismes unicellulaires (ou prototypes cellulaires minimaux) il existe de nombreux processus nécessaires au maintien du système qui sont différents des réactions chimiques ou des processus catalysés par des réactions chimiques du système même[385]. Toutefois, nous affirmons que ces confusions peuvent être éclairées en

---

[381] Willem J. Scheper et Gert C. Scheper, « Autopsies on autopoiesis », *Systems Research and Behavioral Science*, 1996, vol. 41, nº 1, p. 1-12.

[382] "*A molecular autopoietic system is a closed network of molecular productions that recursively produce the same network of molecular productions that produced them and specify its boundary remaining open to the flow of matter through it*." Humberto Maturana, « Autopoiesis, structural coupling and cognition: a history of these and other notions in the biology of cognition », *Cybernetics & human knowing*, 2002, vol. 9, nº 3-4, p. 5-34.

[383] Pier Luigi Luisi et Francisco J. Varela, « Self-replicating micelles—A chemical version of a minimal autopoietic system », *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 1989, vol. 19, nº 6, p. 633-643.

[384] Ceci a été critiqué plusieurs fois au cours de la formulation de l'autopoïèse, étant considérée comme l'une de faiblesses plus importantes de la théorie. La solution de Razeto en « *Autopoiesis 40 years later. A review and a reformulation* » (art. cit.) consiste en redéfinir un système autopoïétique comme « un réseau de processus qui produit tous les composants dont la production interne est *nécessaire* pour maintenir le réseau opérant comme une unité ». Ceci veut dire que, peu importe si le système doit produire 10% de ses composants ou 90% : ce qui importe c'est que le système doit pouvoir garder son unité. Ceci est accompagné par la nécessité que les composants soient en proximité physique pour pouvoir entrer en relation et conserver leur condition d'unité (par proximité).

[385] B. McMullin, « Remarks on autocatalysis and autopoiesis », *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2000, vol. 901, p. 163-174.

analysant de plus près les rapports entre l'organisation et l'individualité. Une clarification est par conséquent nécessaire, en partant du fait que Maturana et Varela emploient de manière indistincte les notions « d'identité » et « d'individualité », malgré le fait que la tradition philosophique ait donné au moins deux sens au mot[386].

D'une part, il est possible de définir l'identité de manière assez générale, en la comprenant comme l'ensemble des propriétés et des qualités que possède un objet ou chose permettant de l'associer – autrement dit de l'identifier – systématiquement à cette chose ou cet objet, à condition que leurs propriétés ou qualités ne changent pas. D'autre part, l'identité peut également représenter la continuité dans l'espace et dans le temps, ce qui permet de caractériser et de définir quelque chose et ce de manière indépendante au fait que certaines propriétés ou qualités puisse changer[387].

La première définition correspond à une identité de type qualitatif qui peut voir ses propriétés changer (la couleur ou la taille par exemple), la seconde définition correspond à une identité de type individuel, ce qui représente le cadre théorique de l'individu biologique que nous allons exploiter.

Ainsi, il est possible d'affirmer que l'identité individuelle ne se perd pas quand les propriétés changent : ce qui se perd c'est l'identité qualitative[388]. De ce fait, nous proposons la notion d'individualité ontogénétique comme identité individuelle, en soulignant sa persistance malgré de possibles changements structuraux ou qualitatifs. L'organisation autopoïétique ne produit donc pas le même individu avec les mêmes propriétés qualitatives, mais une unité discrète dans l'espace physique qui maintient son identité individuelle de manière constante à travers le temps ontogénétique. Ceci correspond, d'après nous, à l'essence du sens de la seconde définition donnée par Maturana et Varela de l'autopoïèse ; « *ils constituent le système en tant qu'unité concrète dans l'espace où il existe, en spécifiant le domaine topologique où il se réalise comme réseau »* [389]. De ce fait, les composants qui intègrent l'organisation de l'unité peuvent

[386] Ernest Tugendhat, « Identidad personal, particular y universal », *Problemas, Gedisa, Barcelona*, 1992, 198 p.
[387] Pour une intéressante analyse ce cette question dans le contexte de l'autopoïèse, voir : Pablo Razeto-Barry, « Autopoiesis 40 years later. A review and a reformulation », *Origins of Life and Evolution of the Biosphere: The Journal of the International Society for the Study of the Origin of Life*, décembre 2012, vol. 42, nº 6, p. 543-567.
[388] Pablo Razeto Barry et Rodrigo Ramos Jiliberto, « Cuarenta años de autopoiesis y la tradición sistémica en Chile » dans *Autopoiesis. Un Concepto Vivo*, Razeto-Barry, et Ramos-Jiliberto., Santiago de Chile, Universitas Nueva Civilización, 2013, p. 28
[389] *"…realize the network of productions as a unity in the space in which the components exist…".* Varela, F. G., Maturana, H. R., & Uribe, R. (1974). Autopoiesis: the organization of living systems, its characterization and a model. Biosystems, 5(4), 187-196.

varier avec le temps, tout en maintenant la persistance de l'individu biologique à travers son ontogénèse[390]. Autrement dit, ce qui rend le système stable au fil du temps, ce n'est finalement pas tant le fait que le système doive produire exactement les mêmes éléments, mais plutôt que le système soit capable de produire des éléments du même type, à partir du moment où il n'y a pas de changements qualitatifs importants pendant l'ontogenèse. Cette précision est très importante pour nos développements ultérieurs autour de l'individu ontogénétique, car elle permet de penser à l'incorporation d'éléments fonctionnels du milieu au réseau interne de production autopoïétique, ceci étant une possibilité réelle dans certaines conditions. En effet, la production d'éléments du même type, qui peut passer par l'incorporation d'éléments de l'extérieur, ne change pas l'identité individuelle du système, mais dévoile plutôt l'adaptation et la plasticité de ce système[391]. Pour l'instant, soulignons que l'individualité biologique ontogénétique consiste en le maintien de la cohésion organisationnelle d'une unité distincte à travers la production continue (dégradation et replacement) de composants qui spécifient leur organisation particulière à chaque instant. Peu importe donc que les composants de l'organisation individuelle ne soient pas exactement les mêmes : ce qui est crucial c'est le fait que la constante production de composants permette de maintenir le réseau d'interdépendances en constante opération, de laquelle dépend l'unité. Ainsi *le principe de subordination à l'unité ne veut pas dire absence de changement, mais opposition à la désorganisation (ou à la désintégration)*. La métamorphose physique par conséquent, ainsi que tous les possibles changements structuraux et qualitatifs que subit le système à travers son ontogénie, ne compromettent pas l'individualité biologique. Mais au contraire, l'individualité du système persiste, malgré tous ces changements possibles, tant que l'organisation autopoïétique persiste. Finalement, l'individualité du système dépend d'une autopoïèse ininterrompue, c'est-à-dire des conditions de productions et du maintien de composants qui conservent le système unifié comme un tout, préservant son individualité, et ce peu importe les variations ontogénétiques que peuvent subir les individus. A partir du moment où le système parvient à préserver son unité, l'individu biologique est préservé.

Un système autopoïétique peut être défini en résumé comme un système homéostatique de production chimique de composants qui a sa propre identité individuelle (ou individualité) en tant que variable qu'il maintient constante. Cette conception de l'individualité biologique

[390] Nous allons développer cette idée en détail au cours du chapitre quatre.
[391] Nous allons aborder ceci en détail au cours du chapitre quatre.

sera développée plus en détail à partir de l'explicitation de la nature particulière de l'organisation biologique.

5.3 Autonomie et clôture opérationnelle

La subordination à la condition d'unité fait écho à la notion de fin naturelle kantienne. En effet, les points de contacts de ces approches sont multiples ; d'ailleurs, de nombreux chercheurs ont reconnu l'héritage kantien dans certaines théories contemporaines de l'organisation biologique telle que l'autopoïèse. Bien que chez Kant il s'agisse d'un principe épistémique qui guide l'expérience, l'autopoïèse érige ce même principe comme une condition phénoménique qui caractérise tous les phénomènes biologiques[392]. D'une part, l'organisation biologique est caractérisée par le fait qu'elle s'autodétermine, dans le sens où elle engendre son propre domaine phénoménique. D'un autre, l'organisation biologique s'autodétermine parce qu'elle produit et régénère ses propres composants fonctionnels. A la différence des artefacts techniques, la circularité causale biologique qui caractérise son organisation inclut des mécanismes de production matérielle (sous la forme de réparation, de réplication ou de production de parties lors du développement), et non pas simplement des capacités de maintien d'une organisation dont les composants fonctionnels seraient préexistants. L'idée d'autopoïèse se connecte ainsi avec la notion kantienne de fin naturelle en tant qu'autoproduction, en s'opposant à toute vision informationnelle préformiste ou de dessein. En même temps, la circularité causale autopoïétique qui constitue le système en tant qu'unité dans l'espace physique, s'associe à la solidarité entre parties, à partir de laquelle toutes les parties existent par et pour tout ; *tout est fin et réciproquement moyen*. Finalement, le caractère autonome du vivant est mis en avant, et sa phénoménologie obéit, non à l'instruction extérieure, mais à ses propres règles et principes.

Par contre, au-delà de Kant, on trouve dans l'autopoïèse une tentative théorique de spécification empirique de tous ses processus. Car, l'autopoïèse spécifie *de quelle manière* une fin naturelle, dans le domaine moléculaire, est à la fois cause et effet d'elle-même, en même temps que l'autopoïèse explicite *comment* la subordination au principe d'unité agit comme un principe recteur de la phénoménologie biologique. Ainsi, pour reprendre les développements

[392] Gertrudis Van de Vijver, Linda Van Speybroeck et Windy Vandevyvere, « Reflecting on complexity of biological systems: Kant and beyond? », *Acta Biotheoretica*, 2003, vol. 51, n° 2, p. 101-140.

postkantiens du concept d'organisme, il faut revenir sur l'une de plus importantes nouveautés théoriques qui émerge des analyses de systèmes complexes développés au cours de vingtième siècle : la dialectique entre l'ouverture structurelle du système et sa clôture opérationnelle. Dans notre travail, l'analyse de la notion de clôture possède un double enjeu. D'une part, il s'agit de pouvoir visualiser de plus près la dimension interne du vivant, témoignant de la façon dont son organisation circulaire opère, sachant que c'est dans la circularité que toute la dynamique autopoïétique se cimente. D'autre part, l'explicitation d'une clôture interne chez le vivant, où nous trouvons toute la dimension fonctionnelle ou opérationnelle, apporte en même temps le cadre dans lequel l'individualité biologique se fixe à travers le temps ontogénétique, *les limites de cette clôture représentant les limites de l'identité individuelle de l'organisme*. Ainsi, l'analyse du réseau circulaire qui caractérise une relation d'interdépendance close, prend forme chez le vivant à travers l'explicitation d'un domaine phénoménique qui le particularise à partir de ses propres opérations, du monde matériel physique et ses lois. C'est à l'intérieur de ce domaine que se trouve l'extension de l'individu biologique.

5.3.1 La thèse de la clôture

C'est par conséquent à partir d'une complémentarité entre la cybernétique et la théorie de systèmes que la théorisation d'une dimension close interne, de différente nature, se fait patente pour penser l'organisation biologique. La clôture organisationnelle s'érige ainsi comme concept constitutif pour penser l'autodétermination biologique. Varela acceptera plus tard et de manière explicite cette idée ; il développera l'idée d'une connexion théorique précise entre l'autonomie et la fermeture à partir de sa fameuse *thèse de la clôture* ; « tout système autonome est opérationnellement clos »[393]. La notion de clôture opérationnelle[394], d'après Varela, tente d'ajuster la notion d'autodétermination d'une manière biologiquement pertinente, essayant de regrouper les niveaux d'organisation biologique sous une caractéristique commune. La clôture, en tant que caractéristique centrale des systèmes autonomes, est ainsi mise au centre

[393] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 89

[394] Malgré le fait que Varela et ses collègues, au cours des années, ont fait des petites distinctions entre les notions « opérationnelle » et « organisationnelle », la plupart du temps ces notions apparaissent comme synonymes. Nous allons traiter ainsi ces notions indistinctement.

de l'organisation biologique, dégageant un domaine relationnel spécifique au biologique. En termes très généraux, la clôture désigne une caractéristique des systèmes biologiques en vertu de laquelle leurs composantes constitutives et leurs opérations dépendent de leurs relations mutuelles pour leurs productions et leur maintien et, contribuent par ailleurs collectivement à déterminer les conditions dans lesquelles le système peut exister[395]. Cette définition semble bien correspondre à la notion d'autonomie, caractérisant, de manière générale, comment le vivant spécifie son propre domaine d'existence. Toutefois, elle semble aussi suffisamment abstraite pour caractériser d'autres systèmes ou organisations qui ne sont pas explicitement biologiques. Ce dernier point doit être explicité.

Tout d'abord, rappelons que la thèse de la clôture chez Varela prend forme par la nécessité de distinguer l'autopoïèse de l'autonomie, tout en essayant de garder l'autopoïèse comme une notion qui décrit, de manière exclusive, l'organisation biologique de la cellule. Les interrogations autour des conditions théoriques de l'autopoïèse, en raison de son abstraction, et de leurs applications à d'autres systèmes ou organisations, ont en effet inondé les discussions dès la diffusion de la théorie. L'importance de cette question réside en effet dans le fait de savoir si l'autopoïèse est en réalité une théorie de systèmes, et par là-même générale, ou si elle correspond, comme les auteurs l'ont conçue au départ, à une description spécifique de la phénoménologie biologique.

Pour expliquer cela plus en détails, la question de l'extension de l'autopoïèse –en tant que cadre paradigmatique et exclusif d'organisation biologique– se pose toutefois lorsqu'on est face à des unités composées de parties qui définissent un espace de relations d'interdépendance qui se distingue de son milieu par ses propres opérations. Autrement dit, lorsqu'on est face à des niveaux et des systèmes d'organisations. Ces organisations, qui peuvent être de toutes sortes (organisations multicellulaires, sociales, linguistiques, institutionnelles, économiques, états, etc.), dévoilent, auprès d'un observateur, une certaine autonomie qui peut être comprise de manière différente selon les convictions théoriques de l'observateur, de manière égale ou analogue à l'autopoïèse. Dans ce sens-là, la notion d'autonomie –qui est désormais associée pour Varela à la clôture opérationnelle– semble capturer, non seulement l'organisation

[395] Matteo Mossio, « Closure, Causal » dans W. Dubitzky O. Wolkenhauer et K. Cho H. Yokota (eds.), *Encyclopedia of Systems Biology*, New York, Springer, 2013, p. 415–418.

biologique de l'organisme, mais aussi d'autres régimes d'organisations. Par cela, Varela avait abordé la question entre les systèmes et les niveaux d'organisations biologiques, et leur analogie avec l'autopoïèse, quand il proposait sa thèse de la clôture en 1979[396], suggérant en effet d'établir une distinction entre l'autonomie et l'autopoïèse ; cette dernière, propre aux organismes vivants dans l'espace physique-chimique moléculaire (notamment la cellule) et la première comme phénomène général applicable aussi à d'autres phénomènes d'organisation dans d'autres espaces d'interactions.

La notion d'autonomie ainsi représente une notion d'ordre plus général ; elle comprend tous les phénomènes d'organisation qui ont en commun le fait que « la reconnaissance de l'unité est intimement lié à l'organisation et au fonctionnement de l'unité, et qu'elle a lieu dans l'espace où sont spécifiés cette organisation et ce fonctionnement »[397]. Ainsi, Varela définit l'extension de l'autonomie de la manière suivante :

> « Nous dirons d'un système autonome qu'il est opérationnellement clos si son organisation est caractérisée par des processus qui :
>
> a) dépendent récursivement les uns des autres pour la génération et la réalisation des processus eux-mêmes, et
> b) constituant le système comme une unité reconnaissable dans l'espace (le domaine) où les processus existent»[398].

Cette définition, qui semble être connectée à l'architecture interne de la définition d'autopoïèse –dans le sens où elle est de toute apparence une abstraction de l'autopoïèse– tente de formaliser les conditions factuelles pour l'émergence de l'autonomie comme une classe particulière d'unité. La clôture pour Varela correspond par conséquent au mode selon lequel une unité est engendrée, en spécifiant un domaine phénoménique particulier. Par là-même, tout système clos spécifie son domaine d'existence, car les effets de ses opérations constituent et déterminent le système lui-même. Ainsi, pour l'exprimer plus précisément, ce que tous les

[396] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 89
[397] *Ibid.*, p. 85
[398] *Ibid.*, p. 55

systèmes autonomes partagent est le fait que leur reconnaissance, en tant qu'unités, est spécifiée par la phénoménologie de ces mêmes unités, ce qui revient à dire que l'affirmation identitaire du système se réalise grâce à ses propres opérations (ou son fonctionnement), de sorte que l'observation du même fait se réalise dans le domaine spécifié par le fonctionnement dans lequel l'unité se produit [399].

Cette succession d'étapes est propre aux systèmes autopoïétiques, même si elle n'est pas exclusive. Dans ce cadre théorique, « the notion of autopoiesis can be described as a characterization of the mechanisms which endow living systems with the property of being autonomous ; autopoiesis is an explication of the autonomy of the living »[400]. Bien que l'autonomie, définie sans ces termes, n'est pas spécifiquement biologique, nous pouvons dire toutefois que les sources de l'autonomie sont plus évidentes dans les systèmes vivants, dans lesquels la cellule en est l'exemple paradigmatique. En effet, pour Varela, l'un des cas les plus paradigmatiques de clôture opérationnelle est l'origine même de la vie en tant qu'unité émergente d'organisation cellulaire minimale, pour laquelle la clôture biochimique de la constitution de la membrane, et de la réparation métabolique, transforme la cellule en une unité autopoïétique viable[401]. L'autopoïèse correspond ainsi à la matérialisation de l'autonomie chez le vivant, et implique un régime particulier de clôture opérationnelle dans le domaine moléculaire. Varela insiste sur la question du domaine spécifique du vivant visant principalement les thèses qui développent l'autopoïèse hors du domaine matériel moléculaire, telles que la sociologie[402], les sociétés des animaux, les institutions humaines[403] ou encore la linguistique[404]. Le problème en tout cas résiderait dans une erreur de catégorisation, à savoir le

[399] Nous avons introduit une distinction au début du premier chapitre qui est en total syntonie avec cette idée, faisant une distinction entre particulières et individus. En effet, un particulier peut être individué par un acte cognitif qui dépend de l'observateur, en étant le domaine dans lequel l'unité existe, spécifiée par un agent externe à l'unité. Par contre, l'individu (biologique), par son caractère autonome, spécifie son domaine phénoménique, en tant qu'unité, par ses propres opérations.

[400] Francisco J. Varela, « Autonomy and autopoiesis » dans *Self-organizing systems: An interdiciplinary approach*, Roth G. & Schwegler H. (eds.), Frankfurt/New York, Campus Verlag, 1981, p. 14-24.

[401] Francisco J. Varela, « Organism: A Meshwork of Selfless Selves » dans *Organism and the Origins of Self*, A. Tauber (Ed.)., Dordrecht, Springer, 1991, p. 79-107.

[402] N. Luhmann, « The autopoiesis of social systems » dans F. Geyer et J. van der Zouwen (eds.), *Sociocybernetic Paradoxes*, London, Sage, 1986, p. 172-192.

[403] Milan Zeleny, « Self-organization of living systems: A formal model of autopoiesis », *International Journal of General Systems*, janvier 1977, vol. 4, n° 1, p. 13-28.

[404] R. A. Stephens et J. R. G. Wood, « Information Systems as Linguistic Systems: A Constructivist Perspective » dans Jackson M.C. Mansell et al. (eds.), *Systems Thinking in Europe*, Boston, Springer, 1991, p. 469-474.

fait de confondre l'autonomie et l'autopoïèse[405]. Afin d'aller plus loin, il convient par conséquent de s'attarder sur la distinction concrète entre autonomie et autopoïèse.

Pour mieux comprendre cette question il ne faut pas oublier le statut de la notion d'autonomie chez Varela. Comme nous venons de l'expliquer, la clôture opérationnelle décrit un mode spécifique de relation d'interdépendance que possède un système, tandis que ses parties peuvent se combiner et se relier de plusieurs manières. De ce fait, il peut y avoir plusieurs types de processus que spécifie une organisation close ; ces processus peuvent se produire à l'intérieur de n'importe quel espace défini par les propriétés des composants qui les constituent. Ainsi, la clôture opérationnelle, en n'étant finalement qu'une façon parmi d'autres pour un système de se relier, émerge à travers une concaténation circulaire de processus qui constituent un réseau interdépendant. Une fois que ce type de circularité se produit, le réseau de processus constitue une organisation qui s'auto-informe, qui atteint la cohérence par son propre fonctionnement, et non par l'intervention d'éléments de l'environnement[406]. Ainsi, les limites de l'unité, dans n'importe quel espace où les processus existent, sont indissolublement liées au fonctionnement du système. Toute cette description caractérise donc la généralité des systèmes autonomes.

En revanche, si nous considérons des processus de *production* de composants qui s'effectuent dans l'espace matériel (chimique moléculaire), la clôture opérationnelle est identique à l'autopoïèse[407]. Ainsi, de la même manière que la clôture fonde, dans d'autres systèmes, un domaine phénoménique spécifique (psychique, linguistique, social, etc.), la clôture opérationnelle qui caractérise l'autopoïèse engendre une unité qui spécifie un domaine phénoménique spécifique ; la phénoménologie biologique. En conséquence, l'autopoïèse est une instance particulière de système autonome, et sa particularité réside dans le fait que les relations qui la caractérisent sont de relations de *productions* de composantes, fondamentalement de production chimique, dans l'espace physique. Varela rajoute finalement que « given this notion of production of components, it follows that the cases of autopoiesis we can actually exhibit, have as a criterium of distinction a topological boundary, and the processes

[405] Cela représente une légère, mais importante, différence entre la pensée de Maturana et Varela. Pour Maturana, il n'existe aucune restriction dans l'espace dans lequel un système autopoïétique peut exister, tandis que pour Varela, l'autopoïèse appliquée à des domaines non moléculaires n'est que métaphorique.
[406] Voici le sens même de l'autonomie : auto-information, auto-législation, loi-propre, autodétermination, autocontrôle, etc.
[407] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 86

that define them occur in a physical-like space »[408]. Ainsi, Varela insiste aussi sur le fait que les systèmes autopoïétiques spécifient précisément leurs limites topologiques à travers la production d'une membrane qui est également le résultat des opérations internes du système. Autrement dit, les systèmes autopoïétiques *produisent* aussi ces limites. Et ce sont ces deux conditions prises ensemble, à savoir un domaine de production moléculaire et la production de limites précises, qui marquent la différence entre les systèmes autopoïétiques et les autres types de systèmes autonomes.

Laissons de côté pour l'instant le fait que la relation nécessaire entre l'idée de production de composants et les limites topologiques du système est un thème qui a été soumis à discussion à plusieurs reprises[409]. On peut penser malgré tout que les opérations du système autopoïétique, à la différence des systèmes sociaux ou des institutions humaines, spécifient clairement leurs limites à travers la production d'une membrane. C'est pourquoi l'idée de l'autopoïèse est, par définition, restreinte aux relations particulières de productions dans des limites topologiques précises. La production d'une limite physique apparait implicitement dès les premières formulations de l'autopoïèse, et cette limite peut être comprise comme une dialectique circulaire ou récursive entre la membrane et le métabolisme. En effet, comme nous l'avons déjà expliqué, l'organisation opérationnelle de l'unité autopoïétique engendre la limite topologique à travers la production de composantes moléculaires, qui produisent un réseau dynamiquement organisé et lié de réactions, transformations et destructions internes (métabolisme) qui produisent les composantes moléculaires d'une membrane qui détermine, à son tour, une ambiance intérieure permettant à ce même réseau de réactions de continuer à produire les composants internes, et ainsi de suite. De cette façon, d'un côté nous avons un réseau de transformations dynamiques qui produit ses propres composants et qui devient aussi la condition de possibilité d'une membrane, et d'un autre côté nous avons le fait qu'une membrane représente une condition de possibilité de l'activité du réseau des transformations qui les a produites et les spécifie en tant qu'unités[410]. Nous avons ainsi une interaction distribuée entre le réseau métabolique et la membrane, dans lesquelles les propriétés globales, telle que la diffusion, déterminent les réactions chimiques locales ; cependant, ce sont les réactions

[408] F.J. Varela, « Autonomy and autopoiesis », art cit.
[409] Pour une appercu sur la neccesité de la membrane dans les conformation de cellules modernes, voici: Itay Budin et Jack W. Szostak, « Physical effects underlying the transition from primitive to modern cell membranes », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 29 mars 2011, vol. 108, n° 13, p. 5249.
[410] H. Maturana et F. Varela, *El árbol del conocimiento*, *op. cit.*, p. 28

chimiques qui, à leur tour, permettent l'existence de la frontière ou d'une barrière[411]. La membrane et le métabolisme sont par conséquent deux faces d'un même phénomène unitaire et simultanée. Cette organisation circulaire définit l'unité autopoïétique en tant que domaine d'opérations qui précise ses propres limites et qui se détache de son milieu à partir de ces mêmes opérations. De ce fait, la nécessité d'une barrière physique est justifiée par la logique même du système autopoïétique, et ceci est encore davantage justifié par sa relation avec son milieu[412].

Pour synthétiser notre propos, nous pouvons dire que « dans la caractérisation de la clôture opérationnelle, les systèmes vivants jouent le rôle de *cas paradigmatique*. L'autopoïèse, n'est pas synonyme de clôture opérationnelle, elle en est un cas particulier ; et l'autonomie des systèmes vivants n'est qu'un cas spécifique d'autonomie »[413]. Pour le dire autrement, tout système autopoïétique est autonome, mais tous les systèmes autonomes ne sont pas autopoïétiques. En même temps, la distinction catégorielle que Varela réclame entre autonomie et autopoïèse place l'autopoïèse comme une sous-classe de système autonome. Or, la distinction la plus importante, se réalise selon nous par la nature de la clôture dont tout système autonome profite. Dans ce sens, l'autopoïèse prendrait sa place en tant que *clôture de production* dans le domaine moléculaire. Cette réflexion permet de penser un régime clos exclusivement biologique.

Toutefois, la formalisation de la notion d'autonomie présentée plus haut, ne dissipe pas, comme elle prétend pourtant, tous les malentendus en réglant le problème des différences entre l'autopoïèse et les systèmes sociaux (ou d'autres types). Le véritable problème à notre avis se trouve dans le fait que la clôture opérationnelle, qui représente le trait distinctif des systèmes autonomes, permet d'établir –étant donné l'abstraction de la définition– des analogies avec des systèmes qui n'ont rien de vivant, ce qui rend ce concept finalement trop diffus et peu opérationnel, permettant de généraliser la notion d'autonomie pour un possible usage en dehors du domaine organique.

[411] F. Varela, *El fenómeno de la vida.*, *op. cit.*, p.32
[412] Nous allons traiter ceci dans la section 5.4
[413] F.J. Varela, « Autonomy and autopoiesis », art cit.

5.3.2 Les problèmes de la clôture opérationnelle

Comme le souligne Varela, la notion d'autonomie recouvre de nombreux domaines différents, chacun avec ses propres normes et ses significations spécifiques. Tous ces domaines impliquent toutefois l'existence préalable d'êtres vivants. D'une certaine manière, toutes les utilisations non biologiques de la notion d'autonomie font référence, d'une façon ou d'une autre, à l'existence des unités autopoïétiques plus élémentaires. Or, sans vouloir rentrer dans des détails trop techniques, il faut reconnaitre que, malgré le fait que la précision entre autonomie et autopoïèse semble tout à fait pertinente pour distinguer la réalisation d'autres systèmes autonomes dans d'autres espaces[414], cette distinction peut susciter des doutes au moment d'écarter d'autres phénomènes d'autodétermination qui réalisent une clôture de leurs opérations dans l'espace physique et/ou chimique, en spécifiant leurs limites topologiques. La question est d'ailleurs souvent posée, et comme le signalent Moreno et Mossio, il pourrait être possible que tous les approches qui traitent de l'organisation biologique en faisant référence à la clôture opérationnelle puissent être reformulées en fonction d'autres régimes causaux physicochimiques sans la perte d'informations pertinentes[415]. Si cette observation s'avère juste, la clôture opérationnelle, en tant que régime causal particulier du vivant, ne s'avère pas suffisamment spécifique au vivant, à l'égard d'autres types de régimes de causalité en physique et en chimie qui réalisent des sortes de clôtures similaires.

Considérons par exemple l'une des caractéristiques centrales de la clôture, à savoir la dépendance mutuelle entre les composants et leur capacité collective de s'autodéterminer dans un domaine précis d'interaction. Si nous prenons l'exemple typique de la circularité naturelle du cycle de l'eau, nous voyons surgir un premier problème : le cycle de l'eau est composé d'un ensemble de structures ou d'états d'eau (les nuages, la pluie, de sources, les lacs, les rivières, les mers, etc.) qui génèrent un cycle de relations causales dans lesquelles chacun contribue au maintien de l'ensemble et, à son tour les structures d'eau sont maintenues par l'ensemble. Les nuages génèrent de la pluie, qui (contribue) génère une source qui donne naissance à une rivière qui (contribue) génère un lac qui régénère les nuages, etc. Chaque composant est produit et maintenu par le réseau, qui opère comme une circularité de processus en stricte interdépendance. De ce fait, nous pourrions être obligés de reconnaître que le cycle d'eau est

[414] Telle que les exemples qui cite Varela dans son livre à l'égard des sociétés animaux où certainement les limites de l'unité ne sont pas topologiques, ou dans les interactions sociales où il est très difficile de décrire les interactions en termes de production de composants.
[415] Á. Moreno et M. Mossio, *Biological autonomy*, *A Philosophical and Theoretical Enquiry*, *op. cit.*

un système autonome parce qu'il semble être opérationnellement clos (dans le sens où ses opérations se bouclent). Ceci met en évidence la similitude des systèmes autonomes avec des phénomènes de circularité et d'auto-organisation que nous trouvons dans la nature, et qui sont certes triviales, tout en n'ayant rien de vivant. La problématique réside alors dans le fait que si la notion de clôture a pour finalité d'encadrer une classe particulière de phénomènes (autonomes) d'organisation, il faudrait donc qu'elle soit plus précise et moins générale, permettant d'écarter tout phénomène de circularité non organique.

Il est probable que Varela, lors de sa distinction entre autonomie et autopoïèse, avait pensé notamment aux unités qui sont proches, ou qui dérivent, de la phénoménologie du vivant, tel que les écosystèmes, les économies, les complexes de gestion, les nations, les organisations sociales, les systèmes linguistiques, etc., qui ont une organisation composée et maintenue par de systèmes autopoïétiques (organismes). Ainsi, de la même manière que les systèmes autopoïétiques, « ces systèmes manifestent un certain degré d'autonomie dans la façon dont ils se révèlent à notre expérience. Ils définissent un domaine ou un espace où ils sont composés d'éléments, et les relations entre ces éléments sont telles que l'unité obtient une cohérence ; enfin, c'est par l'intermédiaire de l'interdépendance entre leurs composants qu'ils peuvent être distingués »[416]. Par contre, la définition d'autonomie qui s'explicite à travers la description précédente, néglige, à notre avis, une distinction encore plus fondamentale ; celle d'auto-organisation et d'autonomie. En effet, il est probable qu'un grand nombre de systèmes physiques et chimiques puissent aussi être décrits sous les mêmes termes cités, parce qu'ils génèrent également une certaine forme de dépendance mutuelle entre leurs entités constitutives et leurs processus dans l'espace spécifié par ces mêmes processus[417]. En conséquence, comme le soulignent Moreno et Mossio, une explication cohérente de la clôture opérationnelle doit finalement choisir entre deux options :

1. Soit la clôture doit être conçue comme une variante spécifique d'autres types de régimes causaux rencontrés en physique et en chimie, auquel cas la différence entre les systèmes physicochimiques et biologiques, à cet égard, serait éventuellement quantitative, mais non qualitative.

[416] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 84
[417] Comme le cycle de l'eau, mais aussi d'autres régimes clos telle que les tornades, les cellules de Bernard, les bougies, etc.

2. Soit, alternativement, il se pourrait que la clôture biologique soit qualitativement irréductible à la plupart des types de régimes et dépendances physiques et chimiques, et donc spécifiques au domaine biologique[418].

L'intention de Varela était sans doute d'affirmer la seconde option, en demeurant dans le domaine de l'organisation biologique[419] (et tous les niveaux possibles) ; toutefois, la définition qu'il formule relève davantage de la première option. Ainsi, la distinction entre l'autonomie et l'auto-organisation, la première associée à une classe générale d'organisation biologique, la seconde faisant plutôt référence aux les structures dissipatives physiques, comme les flammes ou les ouragans, échoue lorsque cette distinction est réalisée à partir de la notion de clôture opérationnelle, notamment à cause de son extrême abstraction. En effet, bien que cette faiblesse soit déjà manifeste dans la définition de clôture opérationnelle élaborée par Varela, ceci se fait véritablement sentir lors les développements postérieurs de cette notion. Voici par exemple comment Varela et Bourgine tentent une formalisation mathématique de la clôture :

> « a domain K has closure if all operations defined in it remain within the same domain. The operation of a system has therefore closure, if the results of its action remain within the system itself »[420].

Comme nous pouvons l'apprécier, l'abstraction de cette définition ne nous permet pas d'écarter, de manière définitive, d'autres types de phénomènes physiques qui réalisent une clôture de leurs processus constitutifs dans l'espace physique. La notion de clôture explicitée par la citation dépend finalement trop du cadre conceptuel de la circularité abstraite, alors qu'il existe d'innombrables cas de circularité non biologiques, telle que les langages de programmations, les algorithmes, les processus auto-catalytiques, les tornades ou le cycle

[418] Alvaro Moreno et Matteo Mossio, *Biological Autonomy. A Philosophical and Theoretical Enquiry op. cit.*, p. 17
[419] Même si, comme nous allons montrer plus loin, l'autonomie biologique, sous la forme d'autopoïèse, fait barrage contre d'autres formulations de systèmes autonomes, mettant en avant la dimension « productive » spécifique à l'autopoïèse.
[420] Francisco J. Varela et Paul Bourgine, *Toward a practice of autonomous systems: proceedings of the first European Conference on Artificial Life*, Cambridge, Mass, MIT Press, 1992, 515 p., xii

hydrologique[421], les phénomènes de combustion, etc., ce qui ne permet pas de réaliser une distinction entre le monde artificiel, physique et naturel. Cette conclusion rend le concept de clôture, et par extension celui d'autonomie, trop général et peu utile.

Ainsi, la critique plus forte que l'on pourrait adresser à la clôture opérationnelle proposée par Varela est qu'elle n'est effectivement pas suffisamment restreinte au vivant et toutes ses dimensions (sociale, politique, institutionnelle, etc.).

A cet égard, Moreno et Mossio analysent ce problème de manière très pertinente, soulignant que la caractérisation de la clôture opérationnelle place les *processus* comme étant les éléments pertinents du système qui, lorsqu'ils sont organisés dans un réseau, réalisent une dépendance mutuelle et une clôture. Ils concluent alors que pour Varela, la clôture est comprise comme une *clôture de processus*[422]. Et en effet, formulé dans ces termes, la clôture peut en principe être utilisée pour décrire non seulement l'organisation constitutive des systèmes biologiques, mais aussi un certain nombre de systèmes physiques dont la caractéristique est une concaténation de processus[423].

Par contre, il ne faut pas oublier qu'un système autonome n'est pas synonyme de système autopoïétique, et par conséquent il faudrait voir si la clôture opérationnelle, sous la forme spécifique de l'autopoïèse, mérite la même critique.

D'une part, il est possible que Varela, en ne prenant pas en compte suffisamment bien l'extension de sa notion, ait négligé que la clôture opérationnelle n'est pas, formellement, exclusive du vivant. Par contre, l'autopoïèse réserve naturellement un régime particulier de clôture ; une clôture de *production*. En fait, les *processus*, chez le vivant, sont entendus comme des processus de *production*, et l'unité est une unité matérialisée dans l'espace physique-chimique qui produit une limite topologique précise. En conséquence, la clôture opérationnelle qui définit l'organisation autopoïétique « est une concaténation particulière de processus, qui *produisent* les composants qui constituent le système comme une unité concrète »[424]. Cette

[421] Il faut préciser qu'un « cycle » physique tel que le cycle de l'eau n'est pas typiquement classé comme « auto-organisé », entre autre chose parce qu'il n'est pas spontané.
[422] A. Moreno et M. Mossio, *Biological Autonomy. A Philosophical and Theoretical Enquiry*, *op. cit.*, p. 18
[423] Comme par exemple le cycle d'eau, ou nous trouvons des états de l'eau et des processus de transformation de l'eau, en n'ayant pas une différence qualitative entre les processus et les états.
[424] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 45

dimension *productrice* marque une différence, à notre avis, avec les autres systèmes soumis à clôture ; elle peut constituer une piste pour élaborer un régime exclusivement biologique. En même temps, il faudrait prendre en compte que, mise à part l'insistance de Varela sur la nécessité d'une frontière physique, le poids théorique retombe sur la notion de *production* (de composants), et la réponse à la question de savoir s'il y a vraiment une différence entre les systèmes clos de tout ordre (sociaux ou physiques) et les systèmes autopoïétiques, va dépendre absolument du sens que l'on donne à cette notion. Varela, face à ce dilemme, propose de restreindre l'usage à des « systèmes naturels ou artificiels qui ressemblent de très près à un réseau chimique »[425], sans préciser, malheureusement, la particularité du caractère productif du réseau par rapport à d'autres systèmes. En effet, le sens de la notion de *production* chez le vivant[426], bien qu'elle semble donner un marqueur distinctif, ne semble pas être facile à expliciter dans la dimension concrète de la phénoménologie biologique. En effet, bien que le caractère productif traverse toute la phénoménologie autopoïétique, à travers la production de relations constitutives[427], la production de relations de spécifications[428] ainsi que la production de relations d'ordre[429], cette notion reste encore trop abstraite dans l'univers de l'autopoïèse. Ainsi, pour développer un cadre théorique qui explicite exclusivement l'organisation biologique, il faudrait expliciter plus précisément le sens de la notion de production chez le vivant.

Nous n'allons pas approfondir ce point ici car il nous faut développer d'autres outils épistémiques qui permettent d'expliciter de façon plus claire la dimension productive du vivant. Par contre, pour terminer la discussion antérieure, il est nécessaire de souligner que la discussion autour des systèmes autonomes et s'ils doivent être nécessairement des systèmes vivants ou pas, est quelque chose que l'autopoïèse ne prend pas vraiment en charge. A plusieurs reprises, les auteurs reconnaissent qu'il y a d'autres systèmes autonomes dans plusieurs espaces relationnels, mais les développements restent, de manière conséquente, dans le domaine de

---

[425] *Ibid.*, p. 46

[426] Notion qui nous rappelle l'analyse kantienne de *produit de la nature.*

[427] … « sont des relations qui déterminent la topologie de l'organisation autopoïétique, et par la suite, sa frontière physique » F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 54. Dans la cellule, leur matérialisation est à travers la production de molécules (lipides, protéines, est.) qui déterminent les relations de proximité entre les composants.

[428] … « sont de relations qui déterminent l'identité (les propriétés) des composants d'une organisation, et, par suite, sa viabilité physique » *Ibid.* Leur matérialisation est notamment à travers les acides nucléiques et les protéines.

[429] … « sont celles qui déterminent la dynamique de l'organisation autopoïétique, et, par suite, sa structure actuelle : elles sont responsables de la concaténation de la production des relations constitutives, de spécification et d'ordre » *Ibid.*

l'autonomie du vivant défini par l'autopoïèse. Par contre, l'usage du terme a été communément utilisé pour décrire des organisations qui résultent de l'interaction des entités vivantes, et il serait par conséquent important de pouvoir restreindre la notion d'autonomie à son usage biologique exclusif, dans le but de développer des outils épistémiques pour traiter le vivant de manière exclusive. Mise à part cela, nous pouvons conclure que la problématique qu'ouvre cette question laisse penser que la formalisation de la clôture de Varela –qui encadre tous ces systèmes autonomes– ne fait pas justice à la notion d'autonomie et elle ne constitue pas pourtant une bonne notion pour encadrer la dimension biologique de manière distinctive.

La difficulté que nous venons de mentionner est bien prise en compte par les approches postérieures sur l'autonomie biologique, proposant un nouveau cadre conceptuel pour faire face à cette problématique. D'une part, que la clôture biologique soit qualitativement irréductible à la plupart des types de régimes et dépendances physiques et chimiques, et donc spécifiques au domaine biologique[430]. D'autre part, que la notion d'autonomie remplace la notion d'autopoïèse comme cadre paradigmatique de l'organisme, explicitant le caractère agentiel implicite dans la théorie, et sortant du cadre, jugé trop restrictif, de la cellule[431]. Ainsi, bien que les organisations biologiques, telle que les écosystèmes ou les systèmes sociaux, peuvent être considérés comme des systèmes soumis à une clôture, le caractère autonome est réservé aux agents, à savoir les organismes[432].

5.3.3 Clôture de production et co-dépendance

Pour tenter d'offrir une explication plus précise, et moins abstraite, du caractère *productif* du vivant que met en avant l'autopoïèse, il faudrait spécifier tout d'abord à quel genre d'entité fait référence le concept de production. Comme nous venons de l'écrire, la clôture opérationnelle incarne une sorte spéciale de régime causal de production de composants, ce qui veut dire que l'organisme réalise un type spécifique d'organisation. L'organisation biologique

[430] Matteo Mossio et Alvaro Moreno, « Organisational closure in biological organisms », *History and Philosophy of the Life Sciences*, 2010, vol. 32, n° 2-3, p. 269-288.
[431] Kepa Ruiz-Mirazo et Alvaro Moreno, « Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life », *Artificial Life*, 2004, vol. 10, n° 3, p. ; Kepa Ruiz-Mirazo et Alvaro Moreno, « Autonomy in evolution: from minimal to complex life », *Synthese*, 2012, vol. 185, n° 1, p. 21-25.
[432] Alvaro Moreno et Arantza Etxeberria, « Agency in natural and artificial systems », *Artificial Life*, 2005, vol. 11, n° 1-2, p. 161-175.

dénote en effet un type de complexité spécifique[433] qui met l'accent sur la dimension relationnelle entre composants différents (hétérogènes), de manière à ce que dès lors qu'on parle d'organisation biologique, nous faisons allusion à un type particulier de relation d'interdépendance entre entités différentes qui bouclent. Ces entités émergent lors des processus de productions, et c'est la nature de ces entités qui doit être explicitée pour comprendre davantage le type particulier de clôture qui caractérise le vivant.

Tout d'abord, pour que la circularité causale de l'organisation biologique soit distinctivement biologique, nous devons pouvoir la différencier des cycles de la nature (telle que le cycle de l'eau) et de toute sorte de phénomènes d'auto-organisation. Moreno et Mossio proposent une solution à ce problème caractérisant la nature particulière de la clôture organisationnelle comme un type spécifique de dépendance mutuelle entre un ensemble d'entités ayant le statut de contraintes dans un système[434]. Nous allons reprendre cette idée pour affirmer que le vivant est représenté par un type spécifique de clôture ; une clôture de (production de) *contraintes*. De ce fait, nous pouvons dégager deux classes d'entités théoriques.

D'un côté nous avons les *contraintes*, qui désignent la réduction des degrés de liberté des éléments d'un système exercé par une certaine collection d'éléments, ou désignent encore une limitation ou un biais dans la variabilité ou les possibilités de changement d'un système et/ou ces éléments[435]. En physique par exemple, la notion de contrainte correspond aux paramètres externes d'un système qui contrôlent la liberté d'un processus ou sa dynamique. Ainsi, la dynamique d'un objet physique est étudiée en rapport à l'action des contraintes externes à l'objet qui déterminent sa dynamique, comme par exemple la température et la pression face à un phénomène climatique où la trajectoire d'un objet à partir de surfaces topologiques distinctes. La particularité d'une contrainte physique par contre est le fait que celle-ci est indépendante de l'objet contraint[436], c'est-à-dire que son existence ne dépend pas des objets qu'elle contrôle. On peut dire ainsi que la contrainte, à une certaine échelle de temps, est inaltérée lors de leur action.

[433] Nous allons aborder le thème de la complexité au cours du chapitre trois.
[434] M. Mossio et A. Moreno, « Organisational closure in biological organisms », art cit.
[435] Jon Umerez et Matteo Mossio, « Constraint » dans W. Dubitzky O. Wolkenhauer et K. Cho H. Yokota (eds.), *Encyclopedia of Systems Biology*, London, Springer, 2013, p. 490–493.
[436] L'exemple typique est celle d'une bille dans une table. L'inclinaison de la pendante de la table contraint la dynamique de la bille, mais la dynamique de la table est indépendante causalement de la bille.

D'un autre côté, nous avons les *processus* qui correspondent à la dynamique matérielle et énergétique du système[437]. Ainsi, les processus se réfèrent à l'ensemble des changements physicochimiques (y compris les réactions) survenant dans les systèmes, qui impliquent la modification, la consommation et / ou la production d'entités pertinentes. Ainsi, en considérant ces deux entités théoriques, l'idée serait que dans les systèmes biologiques, la dynamique de processus soit contrôlée par les contraintes, et les processus –qui sont contrôlés par les contraintes– jouent un rôle dans l'existence de ces mêmes contraintes, produisant une circularité d'un type spécial, à savoir une circularité entre contraintes, pour lesquelles l'existence dépende de leurs actions exercées dans le flux du système à travers la constriction de processus.

Pour l'expliquer dans d'autres termes, il faudrait dire que dès lors qu'on évoque l'organisation biologique, c'est un type particulier de relation entre entités qui ont le statut de contraintes qui est finalement abordé, et ceci est la caractéristique la plus pertinente –tous les flux de processus (ou une partie de) étant contrôlés par ces entités. Et, comme cela correspond à la nature des contraintes, elles contrôlent le flux de processus sans pourtant être altérées dans le processus. En effet, l'un de caractéristiques les plus importantes de la nature des contraintes est le fait qu'elles se conservent[438] à travers les flux de processus qui représentent la dynamique du système. Les structures biologiques (les composants constitutifs qui ont des fonctions telle que le cœur ou le foie) contrôlent et canalisent le flux matériel et énergétique qui entre dans le système sans être altéré pendant le processus[439]. Ainsi, les entités (composantes) que le système produit, les contraintes, sont inaltérées par le processus.

Par conséquent, ce qui caractérise le vivant est qu'il est capable de produire ses propres contraintes qui, en même temps, contrôlent la dynamique de sa propre organisation. Ainsi, une clôture de contraintes implique que les systèmes biologiques aient la capacité d'autodétermination, sous la forme d'autocontrainte, dans le sens où leur fonctionnement productif spécifique contribue à déterminer les conditions d'existence de son structure[440]. Ceci veut dire que le système produit et contrôle ses propres conditions d'existence à travers la *production* et le maintien de ses contraintes, qui à leur tour contrôlent la dynamique énergétique et matérielle du système. De cette façon, la structure du système, sous la forme de constrictions

[437] Nous allons expliquer ça dans la section 5.4 du chapitre deux.
[438] Une enzyme par exemple se conserve dans le processus d'accélération catalytique.
[439] La membrane cellulaire, par exemple, contrôle le flux qui sorte et qui entre à la cellule en étant conservée dans le processus.
[440] En effet, ceci nourrit la notion d'autodétermination chez le vivant, car nous pouvons penser un système vivant comme celle qui a le contrôle des conditions d'existence de sa propre structure, celle qui sert à canaliser sa dynamique.

spécifiques (des fonctions biologiques), dépend de la dynamique du système, dont la dynamique à son tout est contrainte par les structures, de manière à ce que nous sommes face à une circularité d'auto-constriction à travers la production de contraintes spécifiques qui prennent la forme, dans le monde biologique, des structures qui possèdent des fonctions biologiques spécifiques.

Ainsi, nous pouvons affirmer que le flux de processus qui opère dans la dynamique de l'organisation biologique est assisté par la production de processus constitutifs[441] qui dépendent du système même, en étant créés et maintenus de manière endogène. Dans ce sens-là, nous pouvons dire que l'autopoïèse est un exemple de régime causal qui se différencie des autres régimes de circularités parce qu'elle définit sa propre organisation comme une *clôture de production de contraintes*, spécifiant activement sa propre dimension de production.

Or, pour comprendre l'organisation biologique en tant qu'auto-constriction, ceci étant distinct de toute autre régime causal, il faut, à notre avis, expliciter la notion de dépendance qui dérive de ce régime.

Nous avons déjà expliqué ce que veut dire la notion de dépendance dans le cadre de l'autopoïèse, ainsi que dans la tradition épistémique de la circularité. La clôture de contraintes qui suppose l'organisation biologique implique une circularité d'interdépendances entre contraintes, dans le sens où ces entités dépendent l'une de l'autre pour exister. Nous pouvons comprendre ceci comme une dépendance générative et existentielle entre contraintes, dès lors que nous avons une chaine causale de ce genre qui se ferme sur elle-même. Ainsi, l'organisation biologique, en tant que régime clos particulier de contraintes, requiert une dépendance fonctionnelle générative ou productive. La clôture, sous la forme de production de contraintes, et l'organisation biologique, se dévoilent ainsi comme deux notions inséparables.

C'est ainsi que nous pouvons préciser la différence entre les exemples typiques de structures physiques (comme les structures dissipatives ou les cycles naturels) soumis à clôture, et les systèmes autopoïétiques. Dans le premier cas, le flux de processus qui composent le système n'est pas contrôlé par l'organisation du système[442], mais par des contraintes extérieures qui sont imposées (par exemple un opérateur en un laboratoire, ou par un phénomène naturel qui ne dépend pas de l'auto-organisation), alors que les systèmes autopoïétiques *produisent* des

[441] Il ne faut pas oublier que dans la définition de l'autopoïèse nous trouvons des *processus* et de *processus de production*. Les entités, les composants, ou les contraintes (pour les propos de cette section, ces entités sont les mêmes) sont engendrés lors de processus de production.
[442] Car ils ne sont pas organisés, par hypothèse.

processus constitutifs qui dépendent du système même, en étant créés et maintenus intérieurement. Le cycle de l'eau par exemple, bien qu'il s'agisse, de manière abstraite, d'une circularité de processus qui spécifie son propre domaine spécial, dépend des conditions et contraintes limites venues de l'extérieur (localité, densité, chaleur, topologie, etc.), et non pas des limites ou contraintes que produit le système même. Le cycle de l'eau existe à chaque fois que les conditions externes l'induisent. En même temps, les constrictions qui canalisent le cycle de l'eau (par exemple le lit de la rivière ou le bassin d'un lac) ne dépendent pas des états de l'eau pour y exister, étant totalement indépendants de l'objet contraint. Finalement, étant donné que les états de l'eau ne sont pas conservés dans le processus, nous avons de toute façon une circularité de processus dans lequel il n'y a qu'une seule entité qui se transforme sans cesse.

Comme nous pouvons le constater, en explicitant le type de circularité que représente le vivant, et en précisant qu'il s'agit d'une circularité entre une classe particulière d'entités (contraintes) que produit le système, il est possible de s'éloigner des autres types de dépendances circulaires clos qui n'ont rien de vivant. La clôture biologique *produit* et *contrôle* ses propres constrictions, ce qui revient à dire que le système contribue à déterminer ses propres conditions d'existence d'une manière qui n'a rien à avoir avec le cycle de l'eau. Autrement, la *poïèse* vivante produit sa propre structure, et dans le même acte elle spécifie son domaine relationnel, ainsi que les limites de son individualité.

5.3.4 Clôture et individualité

Finalement, il est important de souligner l'importance de la clôture opérationnelle en tant que cadre épistémologique pour penser l'individualité biologique. En effet, l'autonomie biologique, dont la matérialisation particulière, et à un niveau de description particulier, est l'autopoïèse, implique que les organismes soient fondamentalement un processus de construction d'identité[443]. La nature de ce processus est, comme dans le cas des systèmes autonomes, une clôture opérationnelle, c'est-à-dire, l'engendrement d'un domaine d'interdépendance circulaire de processus de production dont l'effet principal est le maintien de sa propre identité. La clôture permet la cohérence du système en tant que tout articulé dans une unité qui a sa propre identité individuelle (son individualité) en tant que variable qu'elle maintient constante. Ainsi, la clôture opérationnelle et l'individualité sont entrelacées d'une

[443] Identité, bien entendu, dans le sens traité dans la section 5.2 du chapitre deux.

manière cruciale, toutes les opérations de ce genre de systèmes étant subordonnées au maintien de l'individualité défini par ce réseau. Les limites de l'individualité biologique sont ainsi précisées par l'organisation biologique, comprise pour le moment en tant *qu'auto-constriction* par une classe particulière de structures (contraintes). Ainsi, pour parler d'individualité dans le cadre que nous avons défini, il faut toujours parler d'un type particulier de relation de composants, négligeant la nature matérielle de ces mêmes composants.

Il est nécessaire d'insister sur ce point, parce qu'il s'agit finalement d'établir nos sources conceptuelles à partir desquelles nous pensons l'individu biologique. En effet, comme l'autopoïèse a bien su le mettre en avant dans le paysage théorique de la biologie, ce qui persiste, malgré les échanges et transformations constants d'énergie et matière, est l'organisation fonctionnelle du système. C'est à partir de cette constante que la persistance identitaire de l'individu prend ses sources théoriques. Les limites de l'individu biologique correspondent ainsi aux limites de l'organisation, et par extension nous pouvons dire que *les limites de l'individualité biologique correspondent aux limites de la clôture opérationnelle*[444]. De ce fait, les limites de l'individu ne peuvent pas être précisées à partir d'un critère matériel et centralisé –telle que l'origine génétique– mais par l'organisation fonctionnelle elle-même, qui est en principe hétérogène.

L'hétérogénéité d'un système vient du fait que, comme par définition dans tout système, celui-ci est différencié au niveau de l'organisation, dans le sens où il possède une variété de composants qui conforment le système avec de fonctions diverses. Par contre, cette différenciation organisationnelle ne précise pas l'origine endogène ou exogène des composants, mais uniquement la condition d'être différents et unis dans un même réseau. C'est ainsi que, bien qu'assimiler les limites de l'individu aux limites de la clôture opérationnelle semble contredire des exemples biologiques très communs tel que la symbiose ou le mutualisme, dans le domaine du vivant, ce réseau clos émerge par une dépendance stricte entre structures

[444] Comme nous pouvons voir, dans le cadre de notre thèse, la notion de clôture a une importance majeure à cause de son rôle dans la détermination des limites de l'individu. Toutefois, pour que cette notion soit biologiquement pertinente, nous allons offrir une restructuration de la notion dans le chapitre quatre.

différentes, comme cela est précisé par la nature de sa clôture, sans préciser nécessairement l'origine de composants[445].

La complexification de systèmes vient du fait de la différenciation fonctionnelle de ces opérateurs ou composants, dont le vivant est l'exemple le plus clair et marqué, et ce à travers non seulement les multiples fonctions qu'il produit, mais aussi à partir de sa dimension compositionnelle qui donne origine à l'émergence de nouveaux individus[446]. Ainsi, si un organisme (les bactéries de l'estomac par exemple) fait partie d'une organisation de manière telle que son existence dépende de l'organisation, ainsi que l'organisation dépend de l'existence de ces organismes (les bactéries), les deux entités composent un seul individu biologique de juste droit. Autrement dit, à partir du moment où l'organisme contribue fonctionnellement au maintien de conditions d'existence de l'organisation (qui peut être autre organisme comme dans le cas de la symbiose), et vice-versa, on peut dire qu'il fait partie intégrante de l'organisation, et par là-même il compose, en tant que partie, le même individu biologique.

C'est ainsi que la notion de clôture opérationnelle peut aussi être pensée à partir de la notion de dépendance réciproque entre composants, sans toutefois devoir nécessairement expliciter l'origine des parties. Ce dernier point n'est pas du tout anodin, surtout lorsqu'on le place en rapport à l'idée d'autonomie comme domaine exclusif de production endogène. En effet, l'hétérogénéité du vivant, face aux cas plus complexes que les cellules paradigmatiques de l'autopoïèse, permet de réfléchir sur une re-explicitation de la clôture opérationnelle. Or, si l'extension de l'individu biologique réside notamment dans les limites de l'organisation biologique, en tant que codépendance causale de composants concaténés, ceci nous amène à concevoir, non seulement une dimension productive (propre à l'autopoïèse), mais aussi intégrative (compositionnelle) propre aux systèmes plus complexes. L'organisation biologique est définie par sa dimension fonctionnelle, et peut donc admettre des entités (contraintes) qui ne produisent pas forcement l'organisme, mais qui contribuent fonctionnellement à l'organisation sous la forme d'auto-constriction.

[445] Assimiler les limites de l'individu aux limites de la clôture opérationnelle semble contredire des exemples d'associations et compostions tellement présents dans le dynamique des écosystèmes. Nous allons essayer de montrer comment dépasser ce grand obstacle au cours du chapitre quatre.
[446] Nous allons parler de complexité à partir du chapitre trois.

Toutes ces réflexions seront développées en détails au cours du chapitre trois et quatre. Dans cette section il était important de faire valoir la dimension productive du vivant. Ainsi, nous considérons encore pour l'instant la clôture opérationnelle dans son usage strictement autopoïétique, mais en précisant, à partir du chapitre trois, la nécessité de sortir du cadre trop restrictif de l'autopoïèse, pour penser l'émergence de l'individualité –ainsi que de la clôture– à plusieurs niveaux d'organisation biologique.

5.4 Autonomie et ouverture thermodynamique

Après avoir clarifié l'extension de la notion de clôture, ses problèmes et perspectives, nous devons nous focaliser maintenant sur l'autre aspect central des êtres vivants, à savoir leur relation avec l'environnement.

Tout d'abord, la dimension physique ou matérielle du vivant n'est pas au centre de la notion d'autopoïèse, étant donné que l'accent est mis presque exclusivement sur la dimension relationnelle de l'organisation biologique. En effet, bien que Varela, à la différence de Maturana, montre un intérêt particulier pour le domaine de la physique-chimie de l'autopoïèse –ce qui se montre bien par ces travaux sur les modèles de réalisation chimique du même–[447], la théorie ne se focalise pas vraiment sur la façon dont les organismes peuvent être affectés par les conditions physiques extérieures et ses lois. Ceci est dû, probablement, à la centralité de la notion d'autonomie dans la caractérisation originale de l'autopoïèse, dénotant une réaction contre, le déterminisme génétique chez les biologistes et sur le prétendu caractère passif des êtres vivants face à l'environnement[448]. De cette façon, l'attention est orientée vers les aspects internes du système, dans la manière dont le système produit et maintient son organisation,

[447] P.L. Luisi et F.J. Varela, « Self-replicating micelles—A chemical version of a minimal autopoietic system », art cit.
[448] G. R. Fleischaker, « Autopoiesis: the status of its system logic », *Bio Systems*, 1988, vol. 22, n° 1, p. 37-49.

malgré les échanges constants de matière et d'énergie avec le milieu. En conséquence, l'approche autopoïétique ne tient pas compte des exigences thermodynamiques ou d'autres contraintes énergétiques matérielles, car cela n'affecte pas l'organisation ou la logique auto-productive du système[449].

Or Varela, dans la ligne de Piaget et son apport à la théorie de systèmes, accueillit l'idée d'une complémentarité entre la clôture opérationnelle et l'ouverture thermodynamique. Bien entendu, les systèmes autopoïétiques dépendent de leur milieu physique pour leur conservation en tant qu'unités autonomes, mais c'est l'organisation qui impose la règle d'interaction avec ce milieu. D'une part, les systèmes autopoïétiques sont ouverts matériellement dans le même sens que nous pourrions penser aux phénomènes physiques, sachant que les composants moléculaires, en étant matériels, sont soumis aux contraintes physiques comme n'importe quel système matériel. Plus précisément, les systèmes vivants appartiennent à la classe de systèmes dissipatifs, c'est-à-dire des systèmes qui sont constamment traversés par les flux énergétiques et matériels, réalisent cependant du travail dans des conditions hors de l'équilibre thermodynamique. Ainsi, l'ouverture matérielle et énergétique à l'environnement permet d'assurer la circulation d'énergie et de matière nécessaires au maintien de l'organisation et à la régénération de la structure.

D'un autre côté, étant donné que les composants constitutifs sont produits par l'organisation du réseau, le système entier est clos sur le plan de l'organisation, ce qui veut dire que, d'une perspective épistémologique, le système a une logique opérationnelle close qui ne permet pas l'intrusion informationnelle de l'extérieur ; au contraire, le système s'auto-informe. En effet, la clôture opérationnelle caractérise le système comme une entité autonome autoréférentielle : il produit ses propres règles de fonctionnement et en même temps sa propre cohérence biologique. De cette manière, nous pouvons dire que les systèmes autonomes sont alors, dans cette perspective, organisationnellement clos et thermodynamiquement ouverts[450]. De ce fait, le vivant opère dans une certaine contradiction épistémologique, par sa condition d'entité close et ouverte simultanément ; d'une part il se différencie de son milieu en vertu de sa propre cohérence organisationnelle, et d'autre part, il dépend structurellement de son environnement. En conséquence, une compréhension adéquate de l'organisation biologique devrait pouvoir concilier ces deux dimensions.

[449] K. Ruiz-Mirazo et A. Moreno, « Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life », art cit.
[450] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*

Or, la conciliation de ces deux dimensions n'est pas totalement explicite dans la théorie de l'autopoïèse. Bien sûr, la matérialisation de l'organisation autopoïétique est possible uniquement grâce à sa nature essentiellement interactive, parce que, les systèmes vivants sont couplés matériellement et énergétiquement avec leur milieu. Cependant, sous la logique traditionnelle de l'autopoïèse, ces interactions sont *comme si* les systèmes (milieu–organisme et/ou organisme-organisme) interagissaient à travers ces opérations en s'influençant mutuellement, en étant en vérité des interactions qui ne sont rien d'autre qu'une source de perturbation réciproque. En effet, comme nous allons le voir, le statut de l'environnement pour l'unité autopoïétique ne représente pas plus qu'une source de perturbation aléatoire, ce qui néglige visiblement le rôle du milieu et ces ressources dans le fonctionnement de l'organisation.

5.4.1 Couplage structural

Pour expliquer cela plus précisément, il faut comprendre comment l'autopoïèse conçoit la relation entre organisme et milieu. Cette relation est connue sous le nom de *couplage structural*[451]. Cette notion est destinée à comprendre les processus continus d'interactions entre un système et son milieu à l'encontre des notions classiques informationnelles qui supposent des entrées et des sorties des systèmes biologiques. Par conséquent, le point d'ancrage demeure du point de vue de l'organisation, à savoir un système qui va chercher à conserver sa propre identité tout en acceptant un certain nombre de perturbations. Pour Maturana et Varela, ils existent deux sources de perturbations et de déformations que peut subir un système autopoïétique du point de vue d'un observateur. D'une part, il y a les perturbations de l'environnement comme source de perturbations indépendantes, au sens où les évènements qui décrivent les perturbations du milieu ne dépendent pas de l'organisation autopoïétique. D'un autre côté, les sources de perturbations correspondent au système lui-même, comme source de manifestations destinées à compenser les déformations provoquées pour le milieu extérieur. Ainsi, pour un observateur, ces interactions représentent l'histoire des relations d'un système avec son environnement. Mais, dans la logique de l'autopoïèse, toutes les transformations sont

[451] Humberto R. Maturana, « Biology of language: The epistemology of reality » dans *Psychology and Biology of Language and Thought*, Miller, G.A. and Lenneberg, E. Eds., New York, Academic Press, 1978, p. 27-64

autodéterminées depuis l'intérieur du système. Donc, en mettant un accent crucial sur le rôle de l'organisation dans cette couplage, l'autopoïèse ne différencie pas les perturbations intérieures et extérieures. L'observateur distingue et comprend le couplage entre individu et milieu à partir d'une distinction entre la phénoménologie l'organisme et ce qui est dehors de l'organisme (autre organisme par exemple), mais « il ne peut pas déduire, à partir de la correspondance qu'il observe entre l'ontogenèse du système et l'environnement, ce que pourrait être la *représentation* de l'environnement au sein du système. Il n'est pas nécessaire, pour perdurer dans un environnement changeant, qu'un système autopoïétique développe une telle représentation »[452]. En effet, si on reste fidèle à la logique traditionnelle de l'autopoïèse, étant donné que le système est clos au niveau informationnel, il n'est pas question de parler de représentation ; le monde des lois physiques n'est pas *codifiable* en termes fonctionnels ou organisationnels. Par contre, bien que la notion de couplage structurel soit conséquente à la structure épistémologique de toute la théorie, il faut avouer qu'une caractérisation prononcée dans ces termes n'est pas à l'abri d'une subjectivation radicale et de solipsisme.

Avant de préciser la problématique autour de la notion de couplage structural, et donc de l'autopoïèse pris comme cadre explicatif de la relation organisme -milieu, il est important de souligner la dimension cognitive qui suppose davantage cette notion, et pour extension tout le cadre épistémologique de la relation individu-milieu.

Pour expliquer ceci plus de près, il faut garder en tête l'idée selon laquelle dans la structure logique de l'autopoïèse, les interactions avec l'environnement ne constituent pas une source qui se connecte avec les dimensions constitutives de l'organisation autopoïétique. Au contraire, l'accent est mis presque totalement sur l'autoréférentialité. Plus précisément, dans le domaine de l'autopoïèse, les relations du système avec son milieu sont conçues en tant qu'extensions de l'organisation interne de l'individu, en étant des actions que le système améliore pour son propre bénéfice. La dimension cognitive s'explique par les mêmes principes. En fait, l'organisation du vivant engendre un domaine autonome qui doit être compris uniquement depuis son intérieur. L'unité autopoïétique crée en effet une perspective à partir de laquelle il y a un extérieur qui lui est propre, et qui ne peut pas être confondu avec le milieu physique de lois physiques et chimiques[453]. Ainsi, le mode phénoménique particulier de

[452] F.J. Varela, *Autonomie et connaissance*, *op. cit.*, p. 64
[453] Francisco Varela, *El fenómeno de la vida*, op. cit., p. 59

systèmes autopoïétiques, lors de contacts constants avec son milieu, est de les incorporer à son organisation, non d'une façon représentative aux contacts mêmes, mais depuis leur propre logique qui correspond aux besoins spécifiques du système même. Ainsi, le flux matériel, tels que les nutriments de l'environnement, se font par la canalisation que le système impose par son organisation interne. De ce fait, les interactions spécifiques sont contraintes, non par les propriétés des objets, mais par les conditions organisationnelles de l'organisme que prend cet objet.

Prenons un exemple : si une cellule interagit avec une molécule X en l'incorporant à ses processus le résultat de cette interaction n'est pas déterminé par les propriétés de la molécule X, mais par la manière dont telle molécule est « vue » ou prise par la cellule au moment de l'incorporer dans sa dynamique autopoïétique[454]. De cette manière, même si l'organisme est composé structurellement de la même nature matérielle que les éléments avec lesquels interagit, il se détache de son extérieur par un processus de particularisation actif à travers la production d'un domaine précis. Ce domaine est le monde, et ceci émerge par les processus de production qui le définissent comme une unité qui engendre sa propre norme d'interaction[455].

En fait, Maturana et Varela, afin de caractériser la nature très particulière de cette interaction, utilisent le terme de « cognition », et ceci veut dire simplement que la structure interne de l'organisme *reconnaît* et utilise l'environnement. Un exemple de cette dynamique est le rôle de la membrane en tant que structure couplée à son environnement qui discrimine le flux matériel de l'extérieur. Comme souligné précédemment l'un des rôles fondamentaux de la membrane est celui de limiter les interactions dans l'espace intracellulaire. Ces interactions reconstituent les composants et le réseau de processus qui les produisent. Mais surtout, ces interactions permettent de réparer la membrane elle-même et de maintenir la propriété vitale de la semi-perméabilité[456]. Par contre, cette semi-perméabilité précise aussi le domaine d'interactions possibles avec le milieu. Par exemple, à travers le transport de certains ions que la cellule incorpore à son réseau métabolique, et refusant d'autres qui, de pénétrer au milieu intérieur cellulaire, pourraient mettre en péril l'organisation cellulaire.

---

[454] H. Maturana et F. Varela, *El árbol del conocimiento*, *op. cit.*, p. 32

[455] Voici l'influence de Jacob von Uexküll dans la pensée de Maturana et Varela. Le concept de *Umwelt* et *Innenwelt*, où la perception subjective du milieu (*Umwelt*) et du monde intérieur (*Innenwelt*) sont dépendants des paramètres que limitent la sensibilité de la perception de manière endogène. En effet, chez von Uexküll Il n'y a pas d'autre monde que celle que leurs organes internes permettent de percevoir et d'interagir. Jakob von Uexküll, *Mondes animaux et monde humain ; suivi de Théorie de la signification*, Paris, Denoël, 1984.

[456] Paul Bourgine et John Stewart, « Autopoiesis and cognition », *Artificial Life*, 2004, vol. 10, n° 3, p. 327-345.

Comme nous pouvons le constater, cette dimension cognitive, est davantage suggérée dans la notion de couplage structurel. L'environnement a sa propre dynamique structurale, mais il ne détermine aucun changement dans l'organisme. Il peut déclencher une réaction dans l'organisme, mais les changements sont précisés et déterminés par la structure interne de l'organisme. De ce fait, le domaine cognitif de l'autopoïèse demeure presque totalement dans le terrain de l'organisation. La relation entre organisme et milieu ainsi est abordée presque exclusivement selon la logique de l'organisme. En effet, les interactions avec l'environnement, conçues comme un couplage structural matériel (mais non fonctionnel), émanent de l'identité interne spécifique de chaque système autopoïétique, et c'est l'organisation autopoïétique qui précise la manière dont existent la relation et les possibles échanges au cours de leur histoire individuelle.

De ce fait, l'organisme ne *représente* pas le milieu avec ces lois et contraintes, mais uniquement sa propre phénoménologie autonome, sa propre loi. La notion de représentation est ainsi contournée à travers la notion de couplage structurel. Les systèmes biologiques, ne possédant ni entrées ni sorties, ne peuvent pas être reconnus comme des systèmes de traitement d'information. Par contre, –et ceci constitue l'une de principales faiblesses de l'approche autopoïétique– cette manière de concevoir l'interaction renferme l'organisme dans sa clôture opérationnelle, qui ne reçoit du milieu rien d'autre que des perturbations elles-mêmes compensées par son activité. Ainsi, le problème fondamental de l'autopoïèse, dès lors qu'il s'agit de prendre en charge l'interaction avec le milieu extérieur, est le fait qu'elle ne le fait pas tout simplement, laissant toute la dimension interactive dans le paysage flou d'une simple perturbation. En conséquence, la critique plus radicale que l'on peut adresser à la notion de couplage structurel est que, bien que cette notion soit destinée à prendre en charge la relation organisme-milieu, elle ne fait qu'ouvrir les portes au solipsisme.

Varela reconnaît explicitement cette critique dans le dernier prologue du livre *De máquinas y seres vivos* publié en 1994. Dans cet ouvrage, il manifeste que « la notion de perturbation dans le couplage structurel ne prend pas adéquatement en compte les régularités qu'émergent au cours d'une *histoire* d'interactions, dans laquelle le domaine cognitif ne se constitue, ni de façon interne (ce qui mène, effectivement, au solipsisme), ni de façon externe (comme le veut la position représentationaliste traditionnelle) »[457]. Face à ce dilemme, Varela

[457] Francisco J Varela et al., *Le cercle créateur: écrits (1976-2001)*, Paris, 2017., p. 68

propose une importante alternative, l'énaction[458], qui tente de trouver un point de conciliation entre ces deux obstacles, en faisant de la réciprocité historique le point de départ d'une toute une réflexion autour des système autonomes et leur environnement, la relation entre ces deux étant un processus d'engendrement mutuel.

Nous n'allons pas détailler la théorie de l'énaction[459]. Par contre, il est important de signaler que le problème du traitement de la dialectique organisme-milieu sous la forme exclusive d'une détermination interne, a été prise en compte par les approches postérieures de l'autonomie biologique, signalant au passage l'importance de prendre en compte l'ancrage thermodynamique des systèmes biologiques. Ainsi, l'idée est de souligner que les dimensions interactives des systèmes autonomes découlent justement du fait que ces systèmes, sont constamment dans des conditions hors d'équilibre parce qu'ils sont thermodynamiquement ouverts, et par conséquent les échanges de matière et énergie avec leur environnement ont un rôle constitutif crucial pour la préservation et la constitution de l'organisation.

5.4.2 Les sources thermodynamiques.

Comme nous l'avons vu, bien que l'autopoïèse explicite conceptuellement la manière dont l'organisme est couplé avec son environnement –mettant l'accent sur le rôle actif qu'a l'organisme dans cette relation– il n'explicite pas concrètement comment cette relation opère. Pour expliquer cela plus concrètement, les nouvelles approches de l'autonomie biologique proposent d'aller aux sources thermodynamiques de cette relation, signalant l'importance qu'a ceci dans le phénomène global de l'organisation biologique. Par exemple, de tous les processus qui pourraient, en principe, avoir lieu dans un contexte de réseaux de production de composants, seulement quelques-uns seront thermodynamiquement faisables (et encore moins cinétiquement). Ce point est essentiel car certains processus, qui ne sont pas spontanés (endergoniques), mais sont très importants pour réaliser l'auto-construction, ne peuvent avoir lieu que s'ils sont couplés à d'autres phénomènes spontanés (exergoniques). Par conséquent, un couplage entre processus endergoniques et exergoniques est nécessaire, à la fois pour profiter, de manière constructive, d'une situation lointaine de l'équilibre thermodynamique et

[458] L'énaction est un anglicisme du verbe *to enact*, qui signifie *faire advenir* ou *faire émerger* un monde.
[459] Francisco J. Varela, Evan Thompson et Eleanor Rosch, *L'inscription corporelle de l'esprit: sciences cognitives et expérience humaine*, s.l., Editions du Seuil, 1993 ; F. Varela, « Invitation aux sciences cognitives (Trad. P. Lavoie) Paris: Éditions du Seuil », *Trabajo original publicado en*, 1988.

pour persister réellement dans cette situation[460]. Le fait est que l'organisation biologique existe uniquement dans des conditions hors de l'équilibre thermodynamique, et donc l'organisation doit assurer un échange adéquat de matière et d'énergie avec leur environnement pour rester en tant qu'organisation viable, au risque de disparaitre par désagrégation (dissipation).

Sur ce point-là, l'un des premiers théoriciens de l'autonomie biologique qui reconnût l'importance du rapport entre organisation et flux énergétique extérieur est Stuart Kauffman. Sans parler explicitement de clôture ni d'organisation, il élabore un lien entre contraintes et processus, précisant la manière dont ce flux est canalisé par l'organisation interne du système. Il propose ainsi un modèle qui harmonise l'ouverture du système et la clôture. Sans rentrer trop dans les détails, l'idée de Kauffman est similaire à l'autopoïèse, dans le sens où l'organisation est comprise comme une circularité causale entre les opérations du système et les conditions d'existence du système. Or, Kauffman propose de comprendre cette relation circulaire sous la base d'un jeu entre contraintes et le flux thermodynamique. Pour cela, il propose le concept de « cycle travail-contrainte » (work-contraint cycle), à savoir une dynamique circulaire et constructive dans lequel un ensemble de contraintes est progressivement généré à travers un processus continu de propagation de travail. Le travail est défini comme la libération contrôlée d'énergie[461], contrairement, par exemple, à la dissipation énergétique sans contrôle, comme la chaleur. Ainsi, « an autonomous agent is a self-reproducing system able to perform at least one thermodynamic work cycle »[462]. Les contraintes qui contrôlent la libération d'énergie, sont générées par le travail lui-même à partir de la libération d'énergie, qui permet ensuite de faire un cycle de travail supplémentaire. Ainsi, le travail construit des contraintes, en même temps que l'énergie contrainte est absolument nécessaire pour effectuer du travail. En d'autres termes, la constitution d'un système autonome dépend de la production du travail, et ceci est possible uniquement à partir de constrictions qui canalisent le flux d'énergie de manière appropriée. Mais, en même temps, pour disposer ou construire ces constrictions, le système doit disposer de flux appropriés d'énergie contraintes (du travail). Ceci constitue une dynamique récursive entre contraintes et travail (énergie contrainte).

[460] K. Ruiz-Mirazo et A. Moreno, « Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life », art cit.
[461] P. W. Atkins, *The second law*, New York, Scientific American Library : distributed by W.H. Freeman, 1984, 230 p.
[462] Stuart A. Kauffman, *Investigations*, New York, Oxford University Press, 2000, 287 p., p. 4

Ce modèle constitue ainsi une façon de comprendre la logique énergétique ouverte du système en prenant en compte son organisation close. Bien sûr, le cycle de travail est ouvert, et il existe probablement de la dissipation énergétique ; toutefois, étant donné que le cycle de travail conduit le système de plus en plus loin de l'équilibre, il permet également de contrebalancer et de garder sous contrôle les effets dissipatifs, généralement croissants, de cette situation, en créant un réseau de couplages énergétiques endergoniques-exergoniques de plus en plus complexes[463]. Ainsi, la circularité de processus de production se combine avec la logique énergétique du système, dans lequel tous les processus doivent être contrôlés d'une certaine façon pour le maintien de la stabilité générale. Cela signifie que les flux d'énergie qui traversent le système (et conservent leur identité, dans des conditions éloignées de l'équilibre) doivent être canalisés pour être appliqués au bon moment, afin d'assurer l'auto-maintien (dans le cas contraire, le système cesserait d'exister)[464].

Ensuite, nous pouvons dire que, dans la perspective thermodynamique, les organismes sont des systèmes essentiellement dissipatifs. Mais, ce qui les caractérise, à la différence de tous les autres systèmes dissipatifs, est le fait que les organismes canalisent et profitent ou exploitent le flux thermodynamique à partir d'un ensemble de contraintes que le système produit. Ainsi, reprenant les notions de contrainte et de clôture traitées dans la section antérieure, nous pouvons désormais citer une distinction pertinente : « *while biological systems are (by hypothesis) closed at the level of constraints, they are undoubtedly open at the level of the processes, which occur in the thermodynamic flow* »[465].

Cette dernière réflexion permet finalement de penser, de manière plus conséquente, la relation entre organisme et milieu, et notamment à la façon dont l'organisation agit dans le flux thermodynamique. Comme nous l'avons évoqué, l'ensemble des contraintes canalisent le flux (processus) thermodynamique tout en étant préservées dans le processus. Ce point est particulièrement important ; en effet, le fait que les systèmes biologiques existent uniquement dans des conditions externes à l'équilibre thermodynamique implique que ces structures, et les relations constitutives qui vont avec, doivent s'opposer aux tendances dissipatives du système, ce qui revient à dire que l'organisation biologique, à travers tous ces processus, est en constante opposition à la désintégration. La régénération continue de l'organisation, avec toutes ces composantes (les contraintes) est ainsi maintenue, et ce malgré les remplacements constants de

[463] K. Ruiz-Mirazo et A. Moreno, « Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life », art cit.
[464] A. Etxeberria et Á. Moreno, « La idea de autonomía en la biología », art cit.
[465] Á. Moreno et M. Mossio, *Biological autonomy*, *op. cit.*, p.6

ses composants matériels, les transformations constantes et les changements structurels ainsi que toutes les modifications survenant au cours de l'ontogenèse de l'individu. Ainsi, ces systèmes conservent leur identité organisationnelle tout en subissant des changements constants. L'individu biologique par conséquent, en tant qu'opposition à la décomposition ou dissipation, trouve sa stabilité dans des conditions thermodynamiques chaotiques, préservant son identité dans ces mêmes conditions.

5.4.3 Organisme et agentivité

Bien que la considération de la dimension thermodynamique rajoute un élément très important à l'analyse de l'autonomie biologique, elle n'est pas suffisante pour capturer la dimension interactive du vivant. En effet, à l'instar de l'autopoïèse, le cycle de travail de Kauffman souffre probablement de la même faiblesse à l'heure d'expliciter la relation « système-milieu ». Et même si Kauffman, à travers la notion de cycle de travail, s'éloigne davantage de l'abstraction qui suppose un cycle de production de composants endogènes, la notion de récursivité demeure le noyau conceptuel pour penser l'autonomie et sa préservation identitaire. Le modèle de Kauffman (et l'autopoïèse) représente en effet une série de processus causaux (flux d'énergie, production de composants, etc.) qui convergent vers un état donné de manière indéfinie. Ainsi, l'identité du système est maintenue à travers les cycles, ou boucles de processus, d'autoproduction. La relation entre le système et le milieu, par conséquent, ne diffère pas beaucoup du couplage structurel, en ayant le même but, à savoir ; la préservation de l'identité du système, dans lequel toutes les actions ont uniquement une référence interne. Les actions, dans ce sens-là, font partie des mécanismes de l'autoproduction dont dépend le système ; ces actions appartiennent au même processus du maintien de l'organisation, ne possédant pas de distinction entre *être* et *faire*. Le système demeure alors à l'intérieur de son domaine clos autoréférentiel, dans lequel les actions n'ont pas de référence externe. De cette façon, la manière dont ces deux modèles (les cycles de travail de Kauffman et l'autopoïèse de Maturana de Varela) abordent l'interaction avec le milieu se rejoignent autour de l'autoréférentialité, compris comme le seul principe d'interaction.

Nous avons déjà expliqué le fait que la logique interne de l'organisation biologique précise les conditions d'existence de tout le système, et par là-même les conditions relationnelles avec son environnement. En langage thermodynamique, ceci implique que l'organisation biologique contrôle et utilise le flux énergétique pour la préservation de sa propre organisation. Par contre, nous voudrions rajouter que dans cet acte particularisant par lequel nous avons conçu l'autopoïèse en tant qu'acte qui précise son propre domaine d'existence, il existe un espace pour parler d'identité avec une capacité agentielle. En effet, l'autopoïèse implique clairement une capacité agentielle qui n'est pas, malheureusement, explicitée correctement par les auteurs, mais pour laquelle on trouve des traces dès qu'ils définissent un système autonome comme étant un système qui précise, par ces propres opérations ou actes, ces propres conditions d'existence. Or, pour faire la place à une dimension agentielle dans la théorie, il faut faire une distinction primordiale, à savoir ; *la nécessité de distinguer entre les actions performées par le système et l'identité de l'agent*[466]. Dans ce sens-là, bien que les systèmes biologiques ont souvent été définis par l'indistinction entre « être » et « faire », pour expliciter la dimension agentielle, il faudrait que certaines opérations ou actions du système puissent être distinguées du système même, autrement dit ; qu'il existe une différence entre *être* et *faire*.

Le point antérieur est particulièrement important à prendre en compte pour penser l'interaction avec le milieu, mais est également capital pour penser l'interaction entre organismes. Il est certain que le fait de considérer la phénoménologie biologique, en insistant sur le fait que l'organisation interne soit la seule à préciser les conditions d'interaction avec l'environnement, est une étape nécessaire pour sortir de toutes les conceptions informationnelles et passives de l'organisme. Mais on peut aller au-delà de ce rapport et penser, par exemple, au rôle causal des organismes dans la transformation de son milieu. Les approches actuelles de l'autonomie biologique insistent sur le fait que les agents autonomes conservent simultanément leur identité et transforment l'environnement, non seulement pour mieux répondre à leurs besoins, mais aussi pour l'utiliser comme paramètre de contrôle pour les processus internes ou même comme un outil pour certains de leurs processus requis[467]. De ce fait, l'identité individuelle peut être comprise comme un processus en constante adaptation au

[466] A. Moreno et A. Etxeberria, « Agency in natural and artificial systems », art cit.
[467] Alvaro Moreno, Arantza Etxeberria et Jon Umerez, « The autonomy of biological individuals and artificial models », *Bio Systems*, février 2008, vol. 91, n° 2, p. 309-319.

contexte écologique, dans lequel celui-ci est constamment transformé par les actions des individus qui sont capables de façonner leur milieu[468].

Le statut de l'action, dans les approches actuelles de l'autonomie biologique, se développe à travers une distinction entre les processus constitutifs, qui produisent l'identité du système et le délimitent, et les processus *interactifs*, qui ne sont pas seulement des effets secondaires du premier, mais des processus essentiels pour maintenir l'identité du système, avec la fonction spécifique de contrôler l'interaction avec l'environnement. De cette façon, dans leurs processus d'autodétermination, les systèmes vivants utilisent leurs contraintes fonctionnelles, non seulement pour maintenir l'organisation constitutive, mais également pour promouvoir leurs propres conditions d'existence en modulant leur environnement. L'autonomie biologique implique donc une dimension interactive qui permet au système de se maintenir dans un environnement donné, et doit être comprise comme un complément à la dimension constitutive (que l'autopoïèse concrétise par la clôture métabolique) de systèmes autonomes, ces deux aspects étant intrinsèquement liés. Or, la relation entre organisme et son environnement est asymétrique : l'organisation agit sur l'environnement pour promouvoir son propre maintien, tandis que les perturbations générées par l'environnement sur le système sont surveillées en fonction de ses propres besoins. L'interaction ainsi est asymétrique parce qu'elle est guidée par un seul côté, qui impose ses propres normes et objectifs à l'autre. L'agentivité exige, par conséquent, la spécification d'un cœur organisationnel qui est la source causale de l'interaction fonctionnelle.

Ceci suppose en effet une avancée importante, par rapport aux développements antérieurs autour du thème de l'autonomie biologique, parce qu'elle permet de développer les rapports entre l'organisation biologique et le milieu, développant plus profondément les phénomènes qui dérivent des interactions à partir de fonctions spécifiques de l'organisme. La capacité agentielle, qui est clairement liée à la dimension cognitive –par le fait de façonner leur milieu en rapport à leurs propres besoins, ce qui suppose une reconnaissance des ressources disponibles en rapport à la constitution d'un monde qui est spécifique à l'organisation– suppose également un progrès conceptuel qui enrichit la notion d'autonomie. En effet, à partir de la

[468] Sur ce point, mais dans une approche évolutive, le lecteur peut consulter les travaux de Richard Lewontin et sa notion de « niche construction ».

reconnaissance de l'action, comme un élément particulier à certains types de systèmes, celle-ci permet de faire une distinction conceptuelle entre les agents autonomes et d'autres types d'organisations biologiques, comme par exemple les écosystèmes ou les systèmes sociaux. Ainsi, nous pouvons dire qu'à la différence des organismes, les autres systèmes ou organisations ne sont pas capables d'agir, comme un tout intégré, sur leur milieu. Par conséquent : l'autonomie biologique implique un système qui s'autodétermine et qui a une capacité agentielle.

6. Considérations finales

Synthétisant les apports soulignés par ce chapitre, nous constatons que l'une des contributions les plus importantes des approches ontogénétiques à la question de l'individu biologique est le fait de parvenir à placer l'organisme au centre des discussions sur la phénoménologie biologique, justifiant son statut de classe particulière et paradigmatique d'individu. A partir de ce premier constat, nous avons voulu présenter tout d'abord les différentes approches ontogénétiques ou physiologiques, avec l'idée de montrer que la distinction entre une biologie ontogénétique et une phylogénétique peut s'avérer très pertinente pour contribuer à enrichir la question. Ensuite, nous avons construit un substrat conceptuel pour penser l'individu-organisme à partir du traitement kantien de la notion de *fin naturelle*. Les notions que nous avons pu extraire de l'analyse de cette notion, développée par Kant dans la deuxième partie de sa *troisième critique*, ont apporté l'encadrement conceptuel nécessaire pour aborder la problématique de l'organisme à partir des formulations modernes. A partir de là, nous avons introduit l'autopoïèse en tant que cadre conceptuel pour traiter l'individu biologique, avec l'idée qu'à partir d'une analyse profonde de la nature particulière de l'organisation biologique, nous pouvons trouver certainement des clés conceptuelles très importantes pour contribuer à la question. En effet, la théorie de l'autopoïèse se donne comme but central d'expliciter la caractéristique commune à tous les êtres vivants, à travers l'hypothèse d'une invariante organisationnelle fondamentale à la base de toute la phénoménologie

biologique. L'analyse de la nature de cette invariante permet d'élaborer, d'après nous, le cœur conceptuel pour construire une approche organisationnelle de l'individu biologique.

Comme nous l'avons souligné à plusieurs reprises, le concept d'autopoïèse vient de la discussion biologique des époques précédentes, totalement marquée par l'étude du gène et les populations darwiniennes. Dans ce sens précis, l'autopoïèse contribue à souligner l'importance de l'individu-organisme, en tant que source phénoménique primordiale du vivant, mettant en avant sa prédominance ontologique. En effet, l'espèce, en tant que lignée ou série évolutive, est ontologiquement secondaire à l'individuation des éléments qui conforment la même série. La phénoménologie du vivant et son processus d'individuation, contiennent des propriétés et de particularités qui rend la lignée évolutive inexplicable uniquement à partir d'une sélection externe ; il est nécessaire de prendre en compte également les propriétés intrinsèques de l'autonomie des individus qui composent la lignée. Ainsi, l'exploration de la singularité biologique qui dévoile l'autonomie des individus s'érige comme la condition fondamentale pour enquêter sur toute la variété de phénomènes du vivant. L'importance de l'organisme ainsi est revendiquée par une prédominance ontologique et épistémologique sur tout autre phénomène biologique dérivé.

L'individualité biologique, à travers l'approche de l'autopoïèse (ou de l'autonomie biologique), est inéluctablement centrée sur l'organisme, et sa contribution à la question passe par expliciter le type particulier d'unité systémique que représente l'organisation du vivant dans sa forme élémentaire : la cellule. L'idée est qu'une analyse pertinente de l'organisation du vivant peut nous donner le cadre épistémique pour penser concrètement l'individu biologique et ses limites. Par rapport à cela, l'autopoïèse pense l'organisation biologique essentiellement comme un processus d'auto-référentialité ; l'organisation autopoïétique maintient l'organisation elle-même comme invariante. Autrement dit, bien que toute la constitution physico-chimique du système soit en mouvement constant, la dynamique organisationnelle demeure constante, et seulement par son invariance on peut déterminer le flux des composants constitutifs. Or, l'importance réside dans le fait que l'autopoïèse théorise *comment* les processus opèrent pour garder cette invariante. De ce fait, la persistance identitaire devient, comme dans la plupart des approches physiologiques, l'un des points centraux pour penser l'individu. Et dans le cas de l'autopoïèse, la persistance identitaire est explicitée concrètement à partir de la circularité causale de processus que suppose l'organisation biologique.

La circularité causale de l'organisation biologique, tout d'abord dévoilée par Kant de manière brillante, puis reprise par l'école systémique jusqu'à nos jours, s'érige comme le principe recteur de l'autodétermination. Ainsi, l'approche de l'individu-organisme à partir du cadre épistémologique de l'autopoïèse, souligne les capacités d'autodétermination des systèmes autonomes, dont le vivant est l'exemple le plus remarquable. Les racines de l'individualité biologique se trouvent certainement dans l'autonomie qui suppose les capacités d'autodétermination. C'est pourquoi nous pouvons comprendre l'individu-organisme fondamentalement comme un processus de construction et d'affirmation identitaire.

Pour expliquer ceci plus concrètement, l'organisation biologique, en tant que clôture des opérations fonctionnelles, engendre un domaine interne d'interdépendance circulaire de processus de production. A partir de la construction d'un tel domaine autonome, il y a en même temps la spécification d'une identité, dont l'effet principal est le maintien de cette même identité au cours du temps ontogénétique. Ce dédoublement des opérations rend la cohérence fonctionnelle au système, en tant que tout articulé qui possède sa propre identité individuelle, ceci étant la variable qui se maintient constante. Ainsi, l'organisation biologique, la clôture opérationnelle, et l'individualité, sont entrelacées d'une manière cruciale, l'existence et le maintien de l'individu étant défini par l'organisation fonctionnelle, le *télos* du système. De ce fait, toutes les opérations des systèmes autonomes sont subordonnées au maintien de l'individualité défini par ce réseau clos d'interdépendance.

C'est ainsi que nous pouvons parler également d'autodétermination chez le vivant, parce que l'organisme est capable de façonner, à travers la production de composants qui maintiennent –en condition de dissipation énergétique– l'identité du système stable, ces propres conditions d'existence. En même temps, l'autodétermination, en tant que caractéristique distinctive des êtres vivants, permet de penser aux limites du système, par la manière dont le vivant précise activement ses propres frontières fonctionnelles. Sur ce point-là, l'autopoïèse met l'accent sur la manière dont un système vivant devient une entité *distincte* à travers ses propres opérations fonctionnelles, explicitant en même temps ce qui n'appartient pas à la phénoménologie interne du système. Ceci veut dire que la détermination des limites du système a peu à avoir avec sa composition moléculaire spécifique et ses configurations historiques contingentes. Au contraire, étant donné que les limites du système sont distinguées par les opérations fonctionnelles du celui-ci, et non pas par des limites physiques ou matérielles, les limites de l'individu biologique seront définies par l'espace relationnel de l'organisation biologique. Ceci dit en théorisant *comment* les processus de la constitution d'une identité

opèrent, nous pouvons voir en même temps le type d'interdépendance fonctionnelle que doivent avoir les composants pour constituer une seule identité stable, sans limites prédéfinies. Ainsi, la persistance identitaire de l'organisme est maintenue, à travers le temps ontogénétique, dans les limites définies par la clôture opérationnelle, où les composants existent uniquement par le *principe d'interdépendance de processus*, et non pas par leur origine matérielle ou génétique. Ce point-là est très important, parce que, comme nous allons le voir à partir du chapitre suivant, ceci ouvre la porte pour penser l'émergence de l'individu biologique comme une composition hétérogène d'éléments, uniquement à condition que les composants existent par une interdépendance stricte.

Pour approfondir un peu plus les limites de l'individu biologique, il faut préciser que l'approche autopoïétique ne prend pas en charge l'un des aspects fondamentaux de la phénoménologie biologique, à savoir sa complexité croissante. En effet, bien que les efforts de l'autopoïèse soient focalisés sur la caractérisation de la phénoménologie minimale du vivant, la structure logique de la théorie ne laisse pas facilement la place pour penser à comment la vie se fait, progressivement, de plus en plus complexe dans le temps, à travers les mécanismes de reproduction, diversification, interaction et symbioses. Sur ce point-là, l'analyse critique de la dialectique entre l'organisme et le milieu parait cruciale, étant donné que, comme nous allons voir dans le chapitre suivant, le phénomène d'interaction est inévitablement la base pour penser la complexification de systèmes, voir leur individuation.

Nous avons vu que l'autopoïèse, en mettant un accent précis sur le rôle actif des systèmes autonomes, dans la spécification de ces opérations internes et dans l'interaction avec son milieu, donne à l'organisme un protagoniste différent de celui adjudiqué par la nouvelle synthèse de la théorie de l'évolution par sélection naturelle, dont la passivité des populations est caractéristique des processus de sélection. De cette façon, l'autopoïèse pense la relation organisme-milieu par le fait que le vivant se distingue activement de son environnement tout en étant couplé avec celui-ci. « Notons que, dans le couplage dialogique entre l'unité vivante et le milieu physico-chimique, l'équilibre penche quelque peu en faveur du vivant, puisque c'est lui qui joue le rôle actif dans ce couplage réciproque. Le mouvement même qui le définit en tant qu'unité définit également ce qui lui est extérieur, c'est-à-dire son environnement. En y regardant de plus près, on s'aperçoit aussi que cette extériorisation ne peut être saisie, pour ainsi dire, que de l'intérieur : l'unité autopoïétique crée une perspective qui définit son extérieur, à ne pas confondre avec l'environnement physique tel que nous le percevons en tant

qu'observateurs, c'est-à-dire le domaine de lois physiques et chimiques pures et simples, affranchi d'un tel perspectivisme »[469].

Cependant, bien que l'autopoïèse précise en effet le rôle que joue l'organisation dans cette dialectique spécifique, elle ne développe pas une possible altération de l'organisation interne du système –phénomène très commun à la base de complexification de systèmes– par le fait d'interagir avec d'autres unités autopoïétiques. En effet, la complexification de systèmes suppose parfois leur modification fonctionnelle, à travers des processus de compénétration entre unités d'origine différentes qui deviennent stables au fil du temps, et qui finissent par constituer une nouvelle unité. L'autopoïèse ne répond pas suffisamment à cette question car, comme nous avons indiqué dans la section 5.4, la théorie ne prend pas suffisamment en compte les interactions qui vont au-delà d'une perturbation réciproque.

Sur ce point-là, nous avons vu que les approches actuelles de l'autonomie biologique tentent d'avancer sur cette question, en précisant d'autres conditions de relations avec l'environnement. Or, le poids théorique demeure toujours dans l'organisation individuelle, celle-ci étant celle qui agit sur l'environnement pour promouvoir son propre maintien. L'interaction est asymétrique parce qu'elle est guidée par un seul côté, qui impose ses propres normes et objectifs à l'autre. Ce point est certes très pertinent pour faire avancer la question de l'organisme et du milieu physique, toutefois, il ne nous semble pas suffisant dès lors que nous sommes face aux interactions qui impliquent d'autres unités autopoïétiques. En fait, au fil du temps, la complexification du vivant est passé fondamentalement par des interactions entre unités autopoïétiques qui ont fini par créer de nouveaux niveaux de complexités autopoïétiques, et par là-même de nouvelles dimensions relationnelles. Ainsi, le phénomène d'interaction entre plusieurs organisations semble être plus importante qu'expliquer ceci uniquement en termes de l'organisation interne de systèmes.

Pour expliquer sur quel point exactement réside la difficulté théorique de l'autopoïèse pour concevoir les interactions profondes avec d'autres unités –c'est-à-dire, lorsqu'un ensemble d'unités deviennent une seule unité– il faut penser que cette théorie cherche à décrire l'unité fondamentale du vivant. Le reste de la phénoménologie biologique, celle que devrait être comprise comme une complexification de ces systèmes originaires vivantes minimales, n'est

[469] F.J. Varela et al., *Le cercle créateur*, *op. cit.*, p. 120

pas facile à théoriser en tant que cas dérivé de l'autonomie de « premier ordre »[470]. Ceci est somme toute logique : un échange potentiel entre unités autopoïétiques de premier ordre qui finit par constituer une nouvelle unité autopoïétique –ce qui, comme nous allons voir, constitue le geste commun de complexifications de systèmes– doit prendre en compte le fait que les parties qui constituent cette nouvelle forme d'autonomie sont (ou ont été), elles aussi, des cellules autonomes soumises à leurs propres conditions de fonctionnement, voire à leurs propres normes, à leur propres clôtures opérationnelles. Par ailleurs, la difficulté de faire dériver une logique de *second ordre* à partir des principes de base de l'autonomie minimale est attestée par les mêmes auteurs de l'autopoïèse, qui ont reconnu la difficulté de décrire les relations internes à un organisme multicellulaire, de façon à ce que l'organisation de celui-ci se révèle comme étant une autopoïèse moléculaire du même type que celle d'une cellule[471]. La logique de l'autopoïèse en effet fait face à des difficultés à l'heure de prendre en charge des interactions entre unités qui deviennent constitutives, comme c'est le cas de l'émergence de la cellule eucaryote ou de la multicellularité, parce que ceci impliquerait de réviser la logique close du système.

Pour expliquer ce point, développons l'idée selon laquelle la difficulté la plus importante que soulève cette problématique est liée à la compréhension, parfois limitée, de la nature fonctionnellement close sur laquelle une unité autonome a été définie. Pour prendre l'exemple de la multicellularité, cette entité est composée de parties qui sont en même temps des unités autopoïétiques, et établissent pourtant une clôture opérationnelle. Par conséquent, étant donné que les activités cellulaires sont orientées vers le maintien de leur propre organisation, à travers la production constante de composants qui établissent et maintiennent une clôture opérationnelle, il devient difficile à expliquer –dans la stricte logique d'une entité de premier ordre– comment les relations fonctionnelles sont établies *en dehors* de cette clôture opérationnelle. En effet, une entité multicellulaire est essentiellement une composition d'unités qui ont réussi à constituer une seule ontogenèse (développement et reproduction) grâce à la production de relations constitutives à l'extérieur de ses propres limites, ce que nous oblige à réfléchir sur l'extension et la nature de la clôture opérationnelle. En conséquence, l'entreprise de caractérisation de l'autonomie de second ordre (ce qui n'est rien d'autre que la complexification de la vie), en tant que dérivation de la logique du premier ordre, rencontre la

[470] Dans la nomenclature des auteurs, les unités autopoïétiques de "premier ordre" correspondent au domaine unicellulaire. Les unités de second ordre correspondent au domaine multicellulaire, et les unités de troisième ordre correspondent, éventuellement, aux systèmes sociaux.
[471] H. Maturana et F. Varela, *El árbol del conocimiento*, *op. cit.*

difficulté d'établir les limites de l'individualité biologique dans un monde vivant qui se développe parmi des relations fonctionnelles au-delà de frontières fonctionnelles de soi. Comme nous allons le voir tout au long de ce travail, imaginer les conditions pour la conformation d'un organisme composé d'organismes entraîne certaines concessions sur les concepts originaux à partir desquels l'autonomie biologique a été étudiée.

Nous souhaitons ainsi continuer dans cette direction, en essayant de développer les exemples dans lesquels l'organisation biologique converge avec d'autres organisations biologiques et qui conforment, dans certains cas, une nouvelle organisation biologique indépendante.

Dans le prochain chapitre, nous allons voir comment, du point de vue évolutive, les interactions entre unités autopoïétiques ont développé des complexités inédites, dérivant dans construction des nouveaux types d'unités autopoïétiques. Cette problématique apparait au cœur même de la question de l'individu biologique, parce qu'il s'agit de penser, non plus à l'explicitation d'une unité systémique, mais à l'émergence de cette même unité.

CHAPITRE III

LA TRANSITION DE L'INDIVIDUALITÉ

1. Introduction

Les systèmes biologiques possèdent une dimension interactive qui correspond à leur capacité d'automaintient dans un milieu précis. Parmi les interactions du vivant, on peut évoquer notamment celle entre les organismes, un phénomène commun remontant aux origines de la vie sur Terre. Depuis le début de l'émergence de la vie sur Terre, en effet, les organismes se sont regroupés, constituant alors des agrégats plus ou moins cohésifs qui augmentent, dans certaines circonstances, les possibilités de survie des systèmes individuels[472]. Ainsi, les regroupements d'organismes forment des associations de différents types, qui possèdent à leur tour des niveaux d'intégration ainsi que des comportements variés. Des alliances de différents ordres sont créées en conséquence.

On trouve des exemples représentatifs des associations d'individus notamment à partir de certaines colonies de bactéries dans lesquelles les membres présentent différents types d'agrégations physiques (par exemple en grappes ou en chaînes) ainsi que des variétés d'échanges fonctionnels qui apportent de nombreux bénéfices aux membres de la colonie. Ces échanges se déroulent sous différents niveaux de complexité, à l'instar des exemples qui partent des agrégations simples jusqu'à des agrégations possédant de hauts degrés de complémentarité et de coordination de fonctions. Les exemples englobent notamment des « *communities such as biofilms (which may be single or multi-taxa), as well as some populations of unicellular organisms, exhibit well-defined cell organization and a functional division of labour that includes specialized cell-to-cell interactions, the suppression of cellular autonomy and*

[472] Kepa Ruiz-Mirazo et Alvaro Moreno, « Autonomy in evolution: from minimal to complex life », *Synthese*, 1 mars 2012, vol. 185, n° 1, p. 21-52.

competition, metabolic collaboration, combined defense and attack strategies, and the coordination of movement, growth and reproduction »[473].

Il est également possible de faire référence aux macro-interactions écologiques, dans lesquelles les membres forment des systèmes d'interactions complexes à l'intérieur d'un milieu précis. Ces types d'interactions impliquent souvent des chaînes d'interactions fonctionnelles entre organismes qui partagent alors les ressources disponibles. Ainsi, il est important de souligner l'interaction de plusieurs règnes et espèces, citons notamment le cas de l'interaction « animal-plante », dont l'étude de ses coévolutions, qui ne se réduit d'ailleurs pas seulement aux insectes mais également aux vertébrés, représente un thème majeur de la botanique évolutive moderne[474].

Etant donné que l'association entre individus peut créer de nouveaux niveaux d'organisation, dès lors que nous sommes face à une intégration importante entre eux, la problématique centrale qu'englobe ce nouveau niveau type d'organisation réside dans le fait de comprendre comment un groupe d'individus autonomes en vient à former un seul individu autonome[475]. À cet égard, après avoir établi au cours des chapitres précédents le point de départ de la notion d'organisme à partir duquel nous avons développé nos réflexions autour de l'individualité biologique, il est désormais nécessaire d'élargir nos réflexions à partir d'une enquête sur la façon dont un ensemble d'individus peut devenir un seul individu. L'élargissement de notre problématique autour de l'individualité biologique est une entreprise qui incite à s'interroger fondamentalement sur la nature du phénomène d'intégration dans le monde vivant, à l'intérieur duquel la problématique de l'individualité biologique prend tout son sens. Il devient alors possible d'expliciter de quelle manière l'interaction entre individus peut impliquer un phénomène de mutation du statut identitaire des êtres vivants à travers le temps. Autrement dit, c'est sur le processus d'individuation de groupes que nous allons fixer notre enquête pour comprendre l'émergence d'un nouveau niveau d'individualité biologique, voire l'émergence d'un nouveau niveau d'autonomie.

[473] John Dupré et Maureen A. O'Malley, « Varieties of Living Things: Life at the Intersection of Lineage and Metabolism », *Philosophy and Theory in Biology*, décembre 2009, vol. 1, n° 20170609.
[474] Francis Hallé, *Aux origines des plantes*, Paris, Fayard, 2008, 682 p.
[475] Nous avons précisé ce point dans la section 6 du chapitre deux.

Or, même si l'on trouve de nombreux comportements interactifs et associatifs chez le vivant, on peut toutefois reconnaître un nombre limité de types de phénomènes d'association qui donnent naissance à un nouvel individu à part entière. De manière générale, la caractéristique la plus notable de ce type particulier d'association réside en ceci qu'un groupe d'individus s'associe de telle manière qu'ils deviennent un seul individu nouveau, capable d'agir de manière coordonnée et de subir les impacts de la sélection naturelle en étant un seul système. En d'autres termes, l'émergence d'un nouvel individu témoigne de l'existence d'un seul rythme coordonné d'activité, voire d'une seule phénoménologie à l'unisson composée d'entités vivantes qui ont été, à un moment de leur vie, des entités autonomes. Apparaît une sorte de réseau solidaire entre les membres qui composent ce nouvel individu, et c'est sur cette solidarité, exprimée dans un couplage identitaire particulier, que l'on enquête dès lors que l'on s'interroge sur l'émergence d'un individu au sens strict du terme : une entité qui ne peut plus se diviser.

Ce chapitre est destiné, par conséquent, à s'interroger sur ce phénomène d'intégration particulier, en cernant plus particulièrement le problème de l'individualité biologique, dans le but de comprendre si et comment un type d'agrégation particulier peut prétendre au titre « d'individu », et le cas échéant, en expliciter les raisons, voire par quelles voies une intégration fonctionnelle comme telle peut aboutir. C'est à partir de ces interrogations que nous trouvons le chemin pour enrichir l'approche de l'individualité ontogénétique, en élargissant les frontières fonctionnelles de l'individu à partir de ces relations avec d'autres individus. Pour comprendre l'enjeu conceptuel de la *relation* dans le cadre de l'autonomie biologique, il faut se rappeler que, comme nous l'avons déjà développé dans le chapitre précédent, notre cadre épistémique pour traiter l'individualité biologique débute au niveau cellulaire, érigé en tant qu'organisme fondamental à partir duquel nous proposons d'orienter nos interrogations. En conséquence, dans le but d'élargir la notion d'individu précédemment exposée à partir de la notion d'autopoïèse, il est essentiel d'expliquer comment cette individualité est construite *au-delà* des frontières unicellulaires, en notant que ce phénomène s'est produit plusieurs fois, et de manière indépendante, dans l'histoire naturelle.

Pour développer cette problématique, nous voudrions tout d'abord cerner de plus près les principales approches abordant la question de l'émergence d'un nouveau niveau

d'autonomie. Or, dès lors que l'émergence de nouvelles entités est évoquée, nous nous positionnons sur une échelle temporelle distincte de celle de l'individu ontogénétique. En effet, le critère le plus répandu pour traiter ces questions se fonde sur une analyse temporelle dans laquelle l'accent est mis sur les contraintes évolutives qui expliquent l'émergence d'une nouvelle entité à partir d'un ensemble d'entités. C'est pourquoi, nous allons examiner les principales notions des approches évolutives qui expliquent les transitions de systèmes vers des états collectifs, et pour lesquelles les concepts sont liés à la notion d'individu darwinien, à savoir d'une entité susceptible de subir les contraintes variationnelles de la sélection naturelle à son propre niveau d'organisation. Ces notions seront en effet indispensables pour envisager une notion d'individu biologique qui converge avec la notion d'individu ontogénétique avec sa dimension relationnelle.

La structure du chapitre sera la suivante : dans la deuxième section, quelques notions générales sur les approches fondées sur les transitions majeures seront abordées, dans le but de construire le substrat conceptuel pour penser une transition de l'individualité. Ensuite, étant donné que la plupart des approches analysent ce thème en termes de transitions évolutives, en mettant l'accent sur l'évolution de la complexité des systèmes, il est nécessaire d'aborder dans la troisième section les enjeux liés au thème de la complexité croissante du vivant. Il sera alors utile d'évoquer simultanément le phénomène de hiérarchisation du vivant lié à la notion de complexité. Nous affirmons en effet que l'émergence de l'individualité biologique, dans tous les niveaux d'individualité que les transitions majeures théorisent, coïncide avec l'idée d'une hiérarchisation croissante dans la nature. Ceci revient à dire que l'émergence de nouveaux individus correspond également à l'émergence de nouveaux niveaux de complexité. La quatrième section sera destinée à développer, à partir de notions évolutives, le thème de la transition d'une collectivité vers une unité. Les réflexions autour du passage entre les organismes unicellulaires et les organismes multicellulaires seront d'une importance vitale pour notre recherche, notamment parce qu'elles représentent le passage de l'organisme fondamental, la cellule autopoïétique, vers un état d'autonomie de niveau supérieur.

En effet les organismes multicellulaires correspondent à un niveau d'organisation biologique composé par les cellules qui étaient à l'origine des organismes autonomes[476]. Ces

[476] Dans ce chapitre je désigne avec le mot "autonomie", le fait de pouvoir réaliser son ontogenèse (développement et reproduction) avec indépendance.

cellules ont ensuite tissé entre elles d'étroites relations, ce qui leur a permis finalement de constituer un individu unique. À ce propos, si on prend en compte les différents phénomènes d'agrégation cellulaire, la controverse réside dans le fait de savoir si tous ces systèmes associatifs devraient être considérés comme des organismes individuels, de plein droit ou non[477]. En ce sens, la quatrième section servira également à dégager les variations entre les différents systèmes associatifs, dans le but d'examiner les diverses modalités d'intégration et d'organisation. Il s'agit ici de construire les outils pour comprendre pour quelles raisons ce genre de transition est tellement différent des phénomènes d'agrégation et de coopérations divers.

Finalement, la cinquième section va permettre de visualiser de manière plus concrète comment un groupe d'organismes peut devenir un seul organisme à travers l'hypothèse d'un *transfert d'autonomie*. À ce propos, nous allons nous focaliser sur le transfert de *fitness* comme principe explicatif, dans le cadre évolutif, pour imaginer une transition concrète de l'individualité, en mettant l'accent sur la différentiation fonctionnelle, ainsi que l'irréversibilité des relations qui se fixent lors d'un couplage multi-agentiel.

2. La notion de « transition évolutive majeure »

Lorsqu'on évoque le terme de « transition », on désigne l'idée de passage, souvent vers quelque chose de nouveau ou d'inconnu, impliquant la transformation d'un état antérieure pour arriver à un nouveau scénario. Dans l'idée de transition évolutive majeure, cette nouveauté est exprimée par la génération d'un nouvel individu qui porte un nouveau niveau d'organisation biologique.

Maynard Smith et Eörs Szathmáry dans leur livre *The major transitions in evolution* introduisent l'idée de « transition » pour expliquer tout changement majeur dans l'histoire naturelle capable non seulement de bouleverser les types d'organismes existants, mais

[477] Argyris Arnellos, Alvaro Moreno et Kepa Ruiz-Mirazo, « Organizational requirements for multicellular autonomy: insights from a comparative case study », *Biology & Philosophy*, 1 novembre 2014, vol. 29, n° 6, p. 851-884.

également de transformer le processus évolutif en soi, ouvrant ainsi des voies inédites de complexification. La notion de complexité est ainsi associée naturellement à celle de transition majeure.

En termes plus généraux, les auteurs soutiennent l'idée selon laquelle l'évolution de la complexité repose sur un petit nombre de transitions majeures dans lesquelles on trouve des changements dans la manière dont l'information génétique est transmise entre les générations. Ainsi, « *the evolution of new levels of biological organization, such as chromosomes, cells, multicelled organisms, and complex social groups radically changed the kinds of individuals natural selection could act upon. Many of these events also produced revolutionary changes in the process of inheritance, by expanding the range and fidelity of transmission, establishing new inheritance channels, and developing more open-ended sources of variation* »[478]. L'évolution de la complexité est bien exprimée comme étant une conséquence de la nature particulière de ce genre de transition évolutives. Ceci accentue le fait que l'émergence d'un nouveau niveau d'organisation témoigne toujours de l'émergence de nouveauté qualitative.

Toutefois, il convient de se demander pour quelles raisons il est nécessaire de parler d'une transformation du processus évolutif. Le fait est que la théorie de l'évolution classique explique la variation des entités par un processus de mutation aléatoire qui serait transmise des parents aux enfants. La métaphore de l'arbre de la vie de Darwin –qui correspond d'ailleurs à la seule illustration de *L'origine des espèces*– est destinée à montrer les relations de parentés entre des groupes d'êtres vivants, ce qui ne considère aucun type des transferts horizontaux ; on ne saute pas d'une branche de l'arbre à une autre. De cette façon, l'émergence de la nouveauté qualitative reste dans l'espace de variation possible de la lignée, toujours transmise à travers la descendance. Nous pouvons davantage comprendre alors pourquoi une transition majeure, dans le sens de Maynard Smith et Szathmary, pourrait changer notre vision classique du processus évolutif : selon la vision darwinienne classique, l'origine des organismes qui forment les espèces provient de la différenciation d'un organisme antérieur qui appartient à même branche de l'arbre ou à la même lignée historique, et non pas à un processus de *fusion* entre organismes d'origines différentes. En fait, dans l'idée de transition majeure, la variation peut être aussi impulsée par des phénomènes d'association particuliers entre individus

[478] Brett Calcott, Kim Sterelny et Eörs Szathmáry (eds.), *The major transitions in evolution revisited*, Cambridge, Mass, MIT Press, 2011, 319 p.

d'origines diverses, lorsqu'ils deviennent tellement associés qu'ils parviennent à générer un nouveau niveau d'individualité. Cette transition évolutive majeure est expliquée comme étant un phénomène d'évolution de la complexité qui prend un chemin différent de celui de l'évolution classique.

Le point de départ de Maynard Smith et Szathmary pour développer l'idée de transition évolutive réside dans la constatation de trois caractéristiques majeures :

1) Pour les entités qui étaient capables de réplication autonome dans un premier temps, après la transition, cette autonomie reproductive est perdue au bénéfice d'une réplication dépendante, en faisant partie d'un tout plus grand.
2) Une transition majeure est souvent associée à la division du travail et la spécialisation des fonctions.
3) Une transition majeure implique souvent un changement dans la façon dont l'information est transmise entre les générations[479].

En relation à ces trois points, on peut dire que l'émergence de la cellule eucaryote est un exemple paradigmatique de ce phénomène. En effet, de nos jours, l'origine endosymbiotique de la cellule eucaryote est largement acceptée. Les mitochondries et chloroplastes (des organites semi-autonomes de la cellule eucaryote) sont en effet définies comme étant des types de bactéries qui auraient auparavant développé des spécialisations opérationnelles, telles que la capacité de stocker de l'énergie sous forme biochimique (mitochondries) ou de capter l'énergie lumineuse (chloroplastes). Ces facultés sont en quelque sorte distribuées, transmises puis héritées tout d'abord *via* la symbiose, puis dans une synthèse résultant en un organisme plus complexe. Sur ce point-là, Lynn Margulis, auteure de la théorie symbio-génétique qui expliquerait l'apparition de la cellule eucaryote, précise que les processus d'associations qui ont donné lieu à l'apparition de nouvelles formes de vie à partir des symbioses, ou plus généralement des synergies entre formes de vie existantes, sont un moteur primordial de la transformation de la vie, en particulier de sa complexification. Ainsi, « *long-term stable*

[479] J. Maynard Smith et E. Szathmáry, *The major transitions in evolution*, *op. cit.*

symbiosis that leads to evolutionary change is called « symbiogenesis ». These mergers, long-term biological fusions beginning as symbiosis, are the engine of species evolution »[480].

La théorie endosymbiotique considère que les relations symbiotiques qui conduisent les processus symbio-génétiques sont responsables de la plupart des nouveautés évolutives, ce qui pourrait être en concordance avec la notion de transition évolutive majeure, si on présume que dans chaque transition il y a un processus d'intégration endogène entre composants différents. De toute façon, dans le cas de l'émergence des eucaryotes, la thèse de Margulis est actuellement largement acceptée, et nous pouvons nous aventurer à penser que son idée reste applicable, au moins au niveau conceptuel, pour les autres transitions, telles que l'apparition des organismes multicellulaires ainsi que certains comportements sociaux.

L'idée de Margulis est fondamentale pour structurer la notion de transition majeure, parce qu'un phénomène de ce genre implique un flux de *fusion* d'individus qui, étant profondément altérés par leurs relations d'association, perdent leur autonomie individuelle à l'égard d'un nouveau domaine relationnel plus complexe qui se particularise en tant que nouvel individu biologique, et que nous assumons comme étant une nouveauté évolutive. Il devient alors nécessaire de spécifier, avant de rentrer en détail dans le processus de transition majeure de l'individualité, si et pourquoi un tel phénomène suppose l'augmentation de la complexité. Il faut en effet s'interroger sur le fait de savoir si, lors de chaque transition, l'apparition d'un nouvel individu coïncide avec l'apparition d'un nouveau niveau de complexité, ce qui permettrait de penser, dans une logique croissante de transitions évolutives, l'augmentation de la complexité du vivant à travers l'histoire évolutive.

3. Évolution de la complexité et hiérarchisation du vivant.

L'émergence d'un nouveau niveau d'organisation a souvent été associée chez le vivant à un phénomène d'évolution de la complexité[481]. Le phénomène de la complexité a été théorisé par Maynard Smith et Szathmary comme le résultat d'une série limitée de « transitions

[480] Lynn Margulis et Dorion Sagan, *Acquiring genomes: a theory of the origins of species*, 1st ed., New York, NY, Basic Books, 2002, 240 p., p. 12.
[481] Par la voie de travaux de Leo Buss, Maynard Smith, McShea, Lynn Margulis, Richard Michod, Heylighen.

évolutives majeures »[482]. En même temps, l'évolution de l'individualité est intrinsèquement liée, selon l'approche de transitions majeures, à des événements particuliers où un ensemble d'individus deviennent un seul individu. De ce fait, une transition majeure pourrait se définir comme étant le résultat de l'intégration d'un certain nombre d'organismes, initialement indépendants, qui parviennent à générer un système capable d'organiser leurs interactions, devenant ainsi un collectif de composants qui possède une identité orientée vers un but commun. Le résultat de chaque événement de transition majeure est l'apparition d'un nouveau niveau d'organisation hiérarchique, avec un nouveau niveau de complexité. Ainsi, l'émergence d'une nouvelle organisation autonome implique l'ouverture de nouvelles voies de complexité dans lesquelles les entités émergentes sont qualitativement différentes de leurs prédécesseurs. Dès lors une transition de l'individualité peut supposer une augmentation de la complexité à chaque événement de transition.

C'est pourquoi nous pensons nécessaire dans cette section d'expliciter, dans un premier temps, les enjeux autour de la complexité biologique qui sont associés aux phénomènes de transitions. Autrement dit, d'interroger l'accroissement de complexité que suppose une transition de l'individualité dans les termes proposés par l'approche de transitions évolutives majeures. Dans un deuxième temps, nous proposerons de développer les liens théoriques entre les notions de complexité et de hiérarchisation du vivant, ces notions étant capitales pour comprendre le sens de la notion de transition de l'individualité, ainsi que l'émergence d'un niveau d'autonomie supérieur. Finalement, il sera indispensable de démontrer comment la complexité et la hiérarchisation biologique sont naturellement liées dans l'émergence de nouveaux individus biologiques.

3.1 Quelques notions autour de la complexité du vivant

Pour mieux comprendre l'idée d'une « évolution de la complexité », il convient tout d'abord de prendre en compte que dans les sciences du vivant l'affirmation selon laquelle la vie tend vers la complexité demeure polémique. Il n'y a pas de raisons théoriques, en effet, jusqu'à présent, pour penser que les lignages évolutifs aient une tendance à accroitre leur complexité.

[482] Eörs Szathmáry et John Maynard Smith, « The major evolutionary transitions », *Nature*, 1995, vol. 374, n° 6519, p. 227-232.

C'est que, dans les sciences, la notion de complexité n'a pas un sens univoque ; elle est souvent associée à une question d'échelle ou de cadre méthodologique, et prend sa place en tant qu'outil descriptif qui permet de mesurer ou de décrire des phénomènes dans des contextes toujours particuliers. En outre, même si l'on voulait s'atteler à la tâche de définir la complexité, l'entreprise se révèlerait ardue : devrait-on la définir par rapport à la quantité de composants d'une structure déterminée ? Devrait-on s'attarder sur le nombre d'interactions de ses parties, ou encore sur le degré fonctionnel et interactionnel entre ses composants ? A moins qu'il ne faille s'interroger sur une combinaison entre tous ces éléments ? Par ailleurs, la notion de complexité est utilisée dans une variété de disciplines qui incluent les algorithmes et la théorie de l'information[483], la probabilité et la théorie du chaos[484], les mathématiques[485] et les systèmes complexes adaptatifs tels que le cerveau, la bourse de valeurs et le monde des affaires, les comportements sociaux, la biosphère, le système immunitaire, sachant que, dans tous ces domaines la notion de complexité recouvre des sens bien différents[486]. La question est de savoir s'il existe une définition pertinente pour la biologie, utilisable pour questionner une tendance générale vers la complexité chez le vivant. Précisons en effet que, bien que les questions sur la complexité du vivant, et le fait que cette complexité ait pu s'accroitre au cours de l'évolution, relèvent de problématiques voisines, elles n'ont pas du toute le même sens.

Cependant, il y a sûrement un moyen de donner voix aux intuitions qui réclament un accroissement de la complexité de la vie, dans lequel les êtres vivants constituent une série linéaire de formes qui commencent avec les plus simples à une extrémité et les plus complexes à l'autre extrême. Pour être plus explicite, il semble raisonnable de reconnaître que les bactéries sont moins complexes que les eucaryotes, ainsi que les multicellulaires sont plus complexes que les unicellulaires, ce qui revient à dire que la complexité s'est accrue à travers le temps évolutif. En effet, comme cela peut être corroboré dans les registres fossiles, les composants des protistes existaient avant la formation de la cellule procaryote, ainsi que les procaryotes existaient avant que les eucaryotes, et ces derniers avant les multicellulaires. On peut ainsi

[483] A. N. Kolmogorov, « On Tables of Random Numbers », *Sankhyā: The Indian Journal of Statistics, Series A (1961-2002)*, 1963, vol. 25, n° 4, p. 369-376.
[484] Ricard V. Solé et Brian C. Goodwin, *Signs of life: how complexity pervades biology*, New York, NY, Basic Books, 2000, 322 p.
[485] John L. Rhodes et Chrystopher L. Nehaniv, *Applications of automata theory and algebra: via the mathematical theory of complexity to biology, physics, psychology, philosophy, and games*, Hackensack, NJ, World Scientific, 2010, 274 p.
[486] M. M. Waldrop, *Complexity: the emerging science at the edge of order and chaos*, 1. Touchstone ed., New York, NY, Touchstone, 1993, 380 p.

construire une série de successions qui permettent de penser à un accroissement de la complexité au fil du temps évolutif, sans pour autant assumer nécessairement une tendance finaliste de progrès supposé nécessaire dans la nature. Il ne s'agit pas de savoir si la vie est devenue plus complexe ou non, mais d'expliquer *comment* et *pourquoi* la vie est effectivement devenue plus complexe. Bien entendu, comme nous allons le voir, l'approche de la « transition majeure » explique ce fait par des épisodes d'agencement d'individus qui par leurs relations étroites sont parvenus à engendrer un nouveau niveau de complexité.

L'idée selon laquelle la vie tend vers la complexité trouve sa place actuellement dans l'hypothèse de « la flèche de la complexité »[487]. Cette hypothèse soutient que l'évolution a créé intrinsèquement des organismes adaptatifs de plus en plus complexes. « *The arrow of complexity hypothesis states that this dynamical emergent process is a generic property of some class of evolving systems, rather than just an accident* »[488]. Cette tendance peut être comprise de plusieurs manières : par exemple lorsqu'on observe simplement une variation dans la direction évolutive, ou dans la stabilisation d'un système en particulier, ou lorsqu'on distingue une régularité robuste ou une tendance générique non accidentelle de la dynamique temporelle de certaines variables d'un système. Dans ce sens, l'hypothèse de la flèche de la complexité se situe dans la seconde option, parce qu'elle postule une propriété générique pour certaines classes de systèmes –les systèmes qui sont capables d'évoluer– qui dérive vers une complexification de ces mêmes systèmes à travers le temps. Ainsi, l'hypothèse de la flèche de complexité affirme que l'organisation fonctionnelle de la plupart des systèmes complexes vivants évolutifs possède une tendance générale à augmenter avec le temps.

L'attaque envers toute forme de tendance intrinsèque à la complexité est implicite dans la théorie de l'évolution, dans laquelle le poids théorique de l'explication de la variation des espèces se trouve toujours du côté de l'accident. Chez Darwin par exemple[489], nous ne trouvons pas plus une tendance nécessaire à la complexité des espèces qu'une augmentation constante

[487] En anglais: "The arrow of complexity hypothesis".

[488] Mark A. Bedau, « The Evolution of Complexity » dans Anouk Barberousse, Michel Morange et Thomas Pradeau (eds.), *Mapping the Future of Biology*, s.l., Springer, Dordrecht, 2009, p. 111-130.

[489] A différence de Lamarck où l'on trouve effectivement une nature qui se complexifie à travers le temps géologique par les seuls jeux des lois et des circonstances. « Jean Baptiste Lamarck, *Philosophie zoologique, ou, Exposition, des considérations relatives à l'histoire*.»

de la prolifération d'individus qui concurrent pour les ressources toujours limités[490]. C'est ainsi que Gould, suivant Darwin, souligne contre l'hypothèse de la flèche de la complexité, que la nature de l'évolution est intrinsèquement accidentelle, en affirmant que « *almost every interesting event in life's history falls into the realm of contingency* »[491]. Gould exprime l'idée selon laquelle la nature historique et contingente de l'évolution ne favorise pas un scénario en particulier[492], et cela même s'il était possible de refaire l'histoire évolutive plusieurs fois « *would lead evolution down a radically different pathway from the road actually taken* »[493]. La conséquence évidente par rapport à la complexité se trouve dans le fait que toutes les formes de vie auraient pu demeurer à jamais simples, voire aller du complexe vers le simple, ce qui revient à dire que la complexité serait une caractéristique fortuite et non pas nécessaire ni générique.

Néanmoins, l'argument de Gould ne semble pas insurmontable, même en admettant que la vie et son évolution suivent toujours uniquement des chemins contingents et aléatoires. En fait, si l'on prend la même image et en supposant qu'on puisse refaire l'histoire évolutive plusieurs fois[494], on pourrait également mettre à jour un modèle robuste d'accroissement de la complexité à travers le temps. Même si l'on découvrait différents chemins évolutifs en raison de différents accidents historiques et contingents, la tendance globale d'une complexité croissante pourrait encore apparaître. La critique de Gould ne se dirige pas vers l'affirmation de l'existence d'une tendance, mais vers la cause de cette tendance, à savoir l'idée que cette tendance est intrinsèque, nécessaire et conduite de manière active par les espèces ou les individus. En ce sens, les questionnements autour d'une tendance à la complexité portent surtout sur la façon dont cette complexité se développe à travers le temps, niant l'idée générale d'une inclination ou direction téléologique omniprésente vers la complexité à l'intérieur de la vie. On voit que postuler une tendance à la complexité n'a rien de naïf à partir du moment où l'on explicite le cadre conceptuel à partir duquel on la théorise.

---

[490] C. Darwin, *L'origine des espèces*, *op. cit.*

[491] Stephen Jay Gould, *Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history*, New York, Norton & Co, 1990, 347 p., p. 290

[492] Et pourtant il n'y a pas une tendance obligatoire à la complexité des systèmes.

[493] S.J. Gould, *Wonderful life*, *op. cit.*, p.51.

[494] Steven Jay Gould utilisait une particulière expérience de pensée pour expliquer ce point. Il s'agissait de reproduire une vidéo de l'évolution de la vie. L'idée était de soutenir que si on pouvait reproduire plusieurs fois la vidéo de l'évolution de la vie, chaque reproduction de la bande conduirait l'évolution de la vie vers un chemin radicalement différent de l'actuelle.

En prenant toutes les précautions antérieures, McShea définit une *tendance* en biologie comme étant toute modification directionnelle soutenue, mesurée en tant que moyenne statistique d'une certaine quantité ou propriété spécifique (telle que la taille moyenne ou la quantité d'éléments) dans un groupe d'organismes ayant évolué à partir d'un ancêtre commun[495]. Pour McShea, la tendance biologique décrit, statistiquement, un processus de complexification qui dérive de l'histoire sélective des lignées. A partir de là, on peut envisager avec Thomas Miconi, une tendance passive à la complexité.

Les tendances passives, à la différence des tendances actives qui résultent d'un biais omniprésent et cohérent qui s'applique à tous les systèmes en question[496], se produisent mécaniquement dans des processus globalement impartiaux, éventuellement contraints par une irrégularité locale ou accidentelle, ce qui revient à dire que le système n'a pas de tendance visible intrinsèque[497]. Ce qu'il faut retenir de la suggestion de Miconi est l'idée que les tendances passives puissent être exécutées par des forces extérieures actives, telles que la sélection naturelle. L'auteur conclut que si une flèche de la complexité se produit dans l'évolution, elle peut être plus raisonnablement interprétée comme le résultat d'une tendance plutôt passive au lieu d'une tendance activement conduite[498].

D'autres chercheurs pensent que la sélection naturelle, étant donné qu'il existe un espace infini de possibilités génétiques, va inévitablement produire de plus en plus d'adaptations complexes. Dans cette logique, Bonner a argumenté que la complexité aurait pu être favorisée par la sélection naturelle, puisque les organismes plus complexes sont plus efficaces, étant donné qu'ils possèdent davantage de composants et davantage de division du travail entre leurs parties[499]. Dans la même logique, Vermeij fait valoir que l'histoire de la vie est dominée par une flèche écologique du temps : les écosystèmes du globe ont été restructurés au fil du temps vers la haute consommation d'énergie, ce qui a eu comme effet que les espèces à fort impact énergétique remplacent celles ayant des besoins énergétiques inférieurs et qui, par conséquent, ont une empreinte plus légère sur leur milieu. La relation entre les espèces à haute énergie et les espèces de faible énergie est souvent asymétrique : les espèces à haute énergie ont tendance

---

[495] Daniel W. McShea, « Mechanisms of Large-Scale Evolutionary Trends », *Evolution*, vol. 48, n° 6, p. 1747-1763.
[496] Par exemple, si on observe un biais omniprésent dans l'évolution darwinienne qui va vers une plus grande complexité
[497] Par exemple, si la tendance est le résultat d'un processus de ramification aveugle.
[498] Thomas Miconi, « Evolution and complexity: the double-edged sword », *Artificial Life*, 2008, vol. 14, n° 3, p. 325-344.
[499] John Tyler Bonner, *The evolution of complexity by means of natural selection*, Princeton, N.J, Princeton University Press, 1988, 260 p.

à rendre l'environnement moins accueillant pour les espèces à faible impact énergétique, mais pas l'inverse, puisqu'ils ont un faible impact et pourtant contraignent moins leurs environnements. Par conséquent, bien qu'il y ait d'innombrables exceptions locales, dans le modèle de Vermeij le rythme de la vie, en termes énergétiques, possède une tendance à augmenter au fil du temps[500], ce qui peut être interprété comme une tendance à la complexification énergétique des systèmes. Bedau, par contre, défend l'idée selon laquelle la tendance à la complexité, même si c'est une évidence, n'a pas encore été expliquée de manière adéquate. Pour lui, les modèles actuels d'intelligence artificielle montrent que l'application des mécanismes, tels que la sélection naturelle, dans un espace infini de possibilités génétiques, n'est pas suffisante pour expliquer une tendance à la complexité. La biologie a besoin des nouveaux concepts, de théories et de modèles, si elle prétend résoudre la tendance à la complexité, ce qui demeure précisément l'un des défis majeurs à relever dans la compréhension des phénomènes biologiques[501].

Comme nous pouvons le constater, bien que les opinions sur la complexité croissante de la vie soient diverses, jusqu'à présent, la vie a montré une tendance évidente à la complexité, suffisamment évidente pour mobiliser plusieurs hypothèses qui tentent d'expliquer cette tendance. Il est clair que le nœud de la question se trouve dans l'interprétation de la notion de *tendance*, et du fait même que la vie soit devenue indéniablement plus complexe au cours de l'évolution. Pour l'intérêt de notre recherche, nous nous focaliserons sur l'une des causes indéniables de cette complexification, à savoir les phénomènes d'interactions entre individus, à l'intérieur desquels un ensemble d'organismes parvient à stabiliser leurs relations, aboutissant ainsi à un niveau de complexité inédit. Il est par conséquent nécessaire de développer les relations théoriques entre la notion de niveau en biologie et la notion de hiérarchie, ces notions étant fortement liées dans la compréhension de la logique systémique que nous voudrions mettre en évidence derrière l'émergence de l'individu biologique d'ordre supérieur[502].

3.2 Hiérarchies et niveaux

[500] Geerat J. Vermeij et Editor: Joseph Travis, « Inequality and the Directionality of History », *The American Naturalist*, 1999, vol. 153, n° 3, p. 243-253.
[501] Mark A. Bedau, « The evolution of complexity », *Mapping the future of biology*, 2009, p. 111-130.
[502] Pour réviser la notion de système d'ordre supérieur, voici la section 6 du chapitre deux.

Pour reprendre la discussion sur les transitions évolutives majeures, nous avons affirmé qu'il faudrait comprendre comment la complexité est intrinsèquement liée à la notion de « transition ». Afin d'aborder cette question, l'appréhension de la notion de hiérarchie devient nécessaire pour comprendre la façon dont les transitions, ainsi que la complexification de systèmes vivants, sont apparues.

Avec les discussions sur l'évidence de la complexité croissante dans l'histoire du vivant, nous trouvons en même temps la discussion sur la manière par laquelle cette complexité s'est développée à travers le temps. À ce propos, il est commun d'observer que les systèmes complexes ont une structure imbriquée ou hiérarchique qui est apparue au cours de l'histoire évolutive[503].

La notion de hiérarchie, très pertinente pour décrire la façon par laquelle les manifestations du vivant nous apparaissent, est avant tout un concept très général qui a un sens parfois différent selon la discipline qui l'emploie. Généralement, une hiérarchie correspond à une classification dans laquelle les termes classés se trouvent dans une relation de subordination où chaque terme dépend du précédent et commande le suivant. En somme, la hiérarchie exprime un type d'arrangement d'éléments (ou un type de relation d'ordre) dans lesquels il existe des éléments contraints par d'autres éléments. Dans une organisation, par exemple, la hiérarchie est fondée sur un ordre de priorité entre les éléments, ou sur des rapports de subordination entre les membres au sein de l'organisation[504].

Lorsqu'on affirme que la vie nous apparait sous un arrangement hiérarchique, nous disons donc que la vie possède un type d'arrangement ou d'organisation dans lequel des éléments se trouvent dans un rapport de subordination les uns avec les autres. Quand on pense ce rapport à partir de l'histoire évolutive, on peut dire que l'évolution a eu tendance à produire des systèmes plus complexes en ajoutant progressivement davantage de niveaux hiérarchiques. Par exemple, si l'on part des molécules, celles-ci se sont transformées par la suite en biomolécules, cellules, organismes multicellulaires, et sociétés d'organismes. Ces étapes distinctes, caractérisées par l'émergence d'un niveau plus élevé de complexité, peuvent être

[503] Nous n'allons pas développer la complexification associée à la variété phénotypique que nous trouvons dans les différents classes d'organismes, par exemple la diversité des multicellulaires ou des espèces. Nous allons traiter la question de la complexité uniquement associée aux niveaux d'organisations, c'est-à-dire, de manière abstraite.

[504] Par exemple, nous trouvons avec l'armée un arrangement hiérarchisé d'éléments –les soldats– où l'ordre de priorité d'éléments est constitutif de l'organisation.

représentés dans une sorte d'échelle de complexification dans laquelle l'élément antérieur est compris à l'intérieur du niveau supérieur[505]. C'est en ce sens qu'une tendance à la complexité chez le vivant, de manière abstraite, implique aussi une tendance à la hiérarchisation.

L'aperçu global d'une tendance à la hiérarchisation est une intuition triviale lorsqu'on explique le phénomène comme étant simplement un ensemble de niveaux constitués par des composants du niveau inférieur. Dans ce cas-là, la notion de hiérarchie et la notion de niveau deviennent des synonymes. Cependant, il y a une différence qui mérite d'être éclaircie pour éviter une série de confusions théoriques majeures. En effet, le fait d'établir une différence entre le concept de « hiérarchie » et celui de « niveau » est très important lorsqu'on pense aux transitions évolutives comme un phénomène qui comprend uniquement le vivant.

Pour exemplifier la problématique, si on définit les hiérarchies comme le nombre de niveaux de l'emboîtement des parties au sein d'un tout, on peut construire la séquence suivante : un organisme est hiérarchiquement supérieur à un système d'organes, celui-ci est hiérarchiquement supérieur aux organes, ensuite les organes sont hiérarchiquement supérieurs aux tissus qui les composent, ceux-ci à leur tour sont hiérarchiquement supérieurs aux cellules qui les composent, les cellules sont hiérarchiquement supérieures aux éléments intracellulaires qui les composent, ces éléments sont hiérarchiquement supérieurs aux biomolécules qui les composent, etc. En fait, cette séquence est conçue normalement comme « les niveaux d'organisation » présents dans un organisme ou un système. Mais, nous affirmons que dans le vivant, un niveau d'organisation ne correspond pas nécessairement à un niveau hiérarchique. La détermination d'une différence entre « niveau » et « hiérarchie » devient par conséquent tout à fait cruciale pour notre analyse.

Si le critère employé pour définir une hiérarchie est uniquement fondé sur l'inclusion d'un niveau dans l'autre – comme c'est le cas dans notre description antérieure– dans lequel le niveau supérieur contient des entités du niveau inférieur en les incluant en tant que parties, le nombre de niveaux hiérarchiques existants augmente considérablement. En fait, un critère comme celui-ci, que l'on peut envisager à différentes échelles, que ce soit au niveau des atomes et jusqu'à la biosphère, peut devenir facilement trop extensif, voire illimité. Par ailleurs, un

[505] Sachant bien sûr que, malgré le fait que cette progression est un fait, celle-ci n'est pas nécessaire.

critère fondé uniquement sur l'inclusion d'un niveau dans un autre n'établit pas nécessairement des frontières entre le vivant et le non-vivant, ni se limite pas non plus aux nombres de hiérarchies présentes dans la nature biologique, ce qui permet, théoriquement, de rajouter des niveaux intermédiaires sans limite. Dans ce cas-là, les notions de hiérarchie et de niveau fonctionnent en tant que synonymes, et correspondent plutôt à un mode de *description* des niveaux qui peuvent être potentiellement infinis. Cependant, si nous nous abordons la notion de « hiérarchie » davantage sous un rapport restrictif entre les niveaux dans lesquels une hiérarchie supérieure contraint les niveaux inférieurs, il devient alors possible d'établir une distinction théorique entre « hiérarchie » et « niveau ».

Dans la logique des transitions majeures, et bien que dans chaque transition majeure il y ait l'émergence d'un niveau d'organisation plus complexe, on peut reconnaitre un nombre limité de transitions, et par là-même, de hiérarchies sous constriction. Par exemple, l'un des critères de Maynard Smith et Szathmáry pour définir une transition majeure est le fait que l'entité inférieure perde l'autonomie reproductive au cours de la transition, en bénéficiant d'une reproduction dépendante du nouveau niveau d'organisation. Cette perte d'autonomie reproductive, comme nous allons le voir en détail plus tard, est récupérée au niveau supérieur, à partir d'un contrôle hiérarchique exercé par le nouveau niveau sur le niveau inférieur. Dans ce cas-là, on peut dire que dans une transition majeure nous nous trouvons plutôt face à un phénomène de hiérarchie restreinte, dans lequel le nombre de niveaux se trouve dans une spécification hiérarchique causale[506], ce que Salthe appelle « hierarchical process complexity »[507].

Pour exemplifier ce type de hiérarchie, on peut utiliser la métaphore de la chaîne de commande où les officiers les plus hauts gradés délivrent les ordres les plus généraux, incitant les rangs inférieurs à donner des ordres plus spécifiques. Un exemple biologique très représentatif de ceci est le phénomène du développement embryologique. Nous avons là un exemple de hiérarchie qui contraint ses composants, dans le sens où une structure exerce un contrôle sur ses subordonnés (les cellules). Dans le cas d'une transition évolutive majeure, le niveau supérieur doit pouvoir contraindre le niveau inférieur.

[506] McShea Daniel W., « Perspective metazoan complexity and evolution: is there a trend? », *Evolution*, 31 mai 2017, vol. 50, n° 2, p. 477-492.
[507] Stanley N. Salthe, *Development and evolution: complexity and change in biology*, Cambridge, Mass, MIT Press, 1993, 357 p.

Pour résumer la différence entre « niveau » et « hiérarchie » nous pouvons dire que, bien que le premier corresponde davantage à un niveau d'analyse ou d'échelle qui, dans le cas du vivant, prend une forme séquentielle progressive dans lequel chaque niveau compose le niveau suivant, dans le cas d'une hiérarchie, nous avons un phénomène de constriction causale descendant, dans le sens où une hiérarchie est censée contrôler le niveau précédent, et non pas à l'inverse. Dans ce cas-là, on peut dire qu'un niveau n'est pas une hiérarchie nécessairement, tandis qu'une hiérarchie est un niveau avec un pouvoir causal, et en conséquence celui-ci désigne plus une simple description. Un exemple biologique représentatif d'une relation hiérarchique de ce type est celui de la transition d'un niveau unicellulaire à un niveau multicellulaire, parce que ce processus de transition entraîne une hiérarchisation dans laquelle le niveau supérieur contraint le niveau inférieur, à travers notamment la perte du contrôle de la fonction reproductive du niveau inférieur. La plupart des approches sur les transitions évolutives, spécialement sur la transition unicellulaire-multicellulaire, s'appuient sur une vision hiérarchique où le niveau inférieur est subordonné fonctionnellement au niveau supérieur.

Dans notre manière d'envisager la question, lors d'un processus d'individuation collectif, nous sommes face à un phénomène de constriction ou de détermination descendant où le niveau supérieur est défini par la constriction systématique de ses éléments dès lors que les éléments entrent sous un rapport de codépendance. De cette façon, la formation d'un nouveau niveau de complexité coïncide avec la formation d'un nouveau niveau hiérarchique, et dans ce sens-là, la complexité croissante du vivant prend forme sous un nombre limité de transitions évolutives majeures, où le nouveau domaine relationnel (le niveau supérieur) exerce une détermination sur les éléments qui le composent.

Pour mieux comprendre un rapport de constriction entre deux niveaux, il faut prendre en compte que les deux niveaux en question représentent deux états différents des mêmes éléments, et non pas deux entités ontologiquement définies et séparées. Ces deux états représentent, d'une part, les individus autonomes avant la transition, d'autre part les individus autonomes qui deviennent des parties d'un ensemble organisationnel s'engendrant après la transition. Une hiérarchie dénote le pouvoir causal d'un *domaine de relation*, constitué par un ensemble de composants –des organismes ayant été auparavant autonomes–, qui se particularise et qui se différencie de son milieu par ses propres opérations d'organisation. La hiérarchisation

marque donc la constitution d'un domaine autonome de relations. Autrement dit, une hiérarchie ne constitue pas une entité de nature, mais uniquement le domaine relationnel que les parties ont construit à partir de ces relations constitutives et de codépendance. Nous employons le concept de hiérarchie parce qu'il se révèle opérationnel et pertinent en tant que notion permettant d'expliquer et de décrire une relation de subordination dans un domaine particulier de description, sachant que le niveau qui émerge, dans une transition de l'individualité, est un domaine relationnel qui a un pouvoir constrictif et normatif sur les acteurs qui forment ce domaine : les parties sont désormais contraintes à rester dans le domaine relationnel pour continuer à exister. Les individus expérimentent alors une transition de nature : ils deviennent des parties d'un domaine de relation autonome qui se particularise. C'est également dans ce sens que les recherches de Maynard Smith et Eörs Szathmáry s'interrogent sur les raisons et les modalités de croissance de cette complexité au cours de l'évolution, suggérant comme explication, entre autres, la perte de fonctions qui définissait ces systèmes comme étant indépendants.

En termes plus techniques, une transition évolutive implique un couplage des individus conduisant à la création de nouvelles unités qui engendrent un domaine distinct de celui qui composait les individus impliqués dans le couplage. L'émergence et la persistance de ce couplage dépend toutefois de la subordination des unités au nouveau niveau ou domaine d'organisation. Ainsi, si les individus qui composent ce couplage sont *nécessairement* subordonnés pour la réalisation de leurs ontogénèses aux contraintes relatives de l'organisation du niveau supérieur dont ils font partie, il y a alors une nouvelle unité, ou « individu », qui émerge. La subordination causale implique, bien entendu, une hiérarchisation normative, dans laquelle l'ensemble des unités couplées dépendent de ce couplage –l'organisation globale– pour y exister. Si ce nouveau niveau d'organisation enchaîne un processus de reproduction, le système peut être sélectionné en tant qu'unité qui spécifie un nouveau domaine biologique, dans lequel l'évolution des unités composantes sont nécessairement subordonnées à l'évolution de la nouvelle unité composée supérieure. La stabilité de cette nouvelle unité, produite par un couplage entre individus d'origines parfois différentes, est donné dès lors que la phénoménologie des composants est orientée vers le maintien de l'organisation de l'unité globale, ceci étant une condition du maintien de l'organisation des composants. La condition de subordination à l'unité globale devient, comme dans l'autopoïèse, l'une de conditions épistémiques pour penser l'émergence d'un niveau d'autonomie biologique supérieur.

3.3 Complexité, hiérarchisation et transitions majeures

Une fois que la différence fondamentale entre un niveau et une hiérarchie est établie, il est désormais possible d'aborder davantage les différences ponctuelles qui relèvent du phénomène des transitions majeures et de ses liens avec la complexification et la hiérarchisation. Il nous semble en effet nécessaire de spécifier de plus près le phénomène de hiérarchisation sous constriction en biologie, et d'établir un critère théorique pour parler de complexification dans le cadre de l'émergence des niveaux d'individualité.

Tout d'abord, on peut distinguer plusieurs manières théoriques de comprendre la complexité en biologie. Il existe en effet des approches qualitatives, qui visent à comprendre comment et pourquoi des niveaux plus élevés de complexité émergent, considérant pour cela les mécanismes de l'évolution de la complexification, dans lesquels on aperçoit souvent l'apparition de nouveautés qualitatives, telles que de nouvelles fonctions biologiques ou de nouveaux mécanismes et structures qui enrichissent la phénoménologie biologique. Il existe aussi des approches quantitatives, qui sont essentiellement inductives : elles recueillent des données numériques sur les différents niveaux de complexité, tels que la taille typique, la masse, ou le contenu de l'information d'un système à un niveau donné et au moment de son apparition, essayant ensuite de trouver des régularités ou des « lois » qui régissent les relations entre ces paramètres[508]. Il y a aussi des approches structurelles, qui se concentrent sur les sous-systèmes empilés dans des super-systèmes, puis finalement des approches fonctionnelles, qui se concentrent sur les niveaux de traitement d'information et le contrôle[509].

[508] Francis Heylighen, « Evolutionary Transitions: how do levels of complexity emerge? », *complexity -New York-*, 2000, vol. 6, n° 1, p. 53-57.
[509] Francis Heylighen, « The Growth of Structural and Functional Complexity during Evolution » dans F. Heylighen, J. Bollen et A. Riegler (eds.), *The Evolution of Complexity*, Dordrecht, Kluwer Academic, 1999, p. 17-44.

Il n'est pas indispensable de se lancer dans une analyse épistémologique détaillée de la notion de complexité en biologique, car cela dépasserait l'intérêt de notre recherche. Néanmoins, il est indispensable de préciser que la notion de complexité qui s'accorde précisément avec les travaux de Maynard Smith et Szathmáry, correspond à une vision qualitative, lorsqu'elle tente de saisir l'émergence des systèmes plus complexes en observant les mécanismes biologiques, tels que la transmission d'informations génétiques ou les transformations des fonctions particulières (telles que les fonctions développementales et de coordination de fonctions) derrière les transitions évolutives. Toutefois, pour comprendre le phénomène de hiérarchisation conforme à une transition évolutive, il faut au préalable combiner plusieurs visions sur la complexité.

D'une part, la hiérarchisation obéit à une logique de complexité structurelle[510] dans laquelle les parties d'un système structurent le niveau suivant, ce qui peut être décrit également comme une augmentation quantitative des niveaux d'organisation au cours du temps évolutif. D'autre part, les approches qualitatives de la complexité se font entendre quand on analyse les changements et les nouveautés biologiques, comme par exemple quand le système souffre d'un changement fondamental dans la façon dont l'information est stockée, transmise et traduite, ceci étant compatible aussi avec une approche de complexité fonctionnelle du système[511].

Pour approfondir le point précédent, nous pouvons faire référence aux travaux du biologiste Daniel W. McShea. Il traite le problème de la complexité de telle façon qu'il devient possible de l'articuler avec la notion de hiérarchie, en accord avec la notion de transition évolutive majeure. McShea se focalise sur l'accumulation de nombre de niveaux présents dans les hiérarchies plus complexes du vivant, ce qui expliquerait l'accroissement de complexité observé. Ainsi, l'inclusion d'un niveau dans un autre implique que ce dernier soit plus complexe que le premier, en termes de niveaux incorporés à sa structure. En ce sens, on parle bien de complexité structurale et quantitative, et l'aperçu global d'une tendance à la complexité dans l'histoire évolutive s'expliquerait comme un processus croissant de hiérarchisation, c'est-à-dire, comme une tendance dans le nombre de « *structural hierarchy, or the number of levels of*

[510] Francis Heylighen, « The growth of structural and functional complexity during evolution », *The evolution of complexity*, 1999, p. 17-44.
[511] Dans le contexte de transitions majeures, voici : Eörs Szathmáry, « Toward major evolutionary transitions theory 2.0 », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, vol. 112, n° 33, p. 10104-10111.

nestedness of lower-level entities within higher-level individuals, of parts within wholes »[512]. Dès lors, la hiérarchie et la complexité ont en effet une relation directe.

Ainsi, si nous nous focalisons sur les aspects structurels, nous pouvons établir un critère théorique et opérationnel pour comprendre la complexité. Les aspects structurels de la hiérarchie consistent à préciser à partir de quelles entités est composé le niveau hiérarchique. « *By this criterion, a multicellular eukaryote contains more levels than a solitary prokaryotic cell; a society of multicellulars, more levels than a solitary multicellular individual* »[513]. De cette façon, le critère de McShea est basé sur une décomposition conceptuelle de la structure hiérarchique du nombre de niveaux d'emboîtement et le degré de l'individuation de l'entité du plus haut niveau.

Cependant, comme nous venons de l'expliquer, lorsqu'on parle de hiérarchie du vivant comme étant synonyme de niveau d'organisation, on peut également avoir du mal à trouver les limites ou l'extension d'une hiérarchie. La séquence d'inclusion d'un niveau dans un autre précédemment expliquée, et qui est en principe illimitée, cible précisément ce problème. En même temps, si nous avons parlé de hiérarchies restreintes, pour écarter justement une simple énumération de niveaux, on peut défendre aussi bien l'idée que tous les niveaux d'organisation restreignent les niveaux précédents. Il est même possible d'aller encore très loin dans le nombre de hiérarchies restreintes, en disant par exemple que l'organisme restreint les systèmes d'organes, et ceux-ci restreignent les organes, puis les tissus, etc., et cela même en faisant abstraction d'un niveau physique de référence.

Il est visible que la définition d'un niveau hiérarchique sous un critère de constriction descendant, bien qu'il s'écarte d'un simple niveau d'analyse –étant donné qu'une constriction suppose un pouvoir causal particulier– ne parvient pas à limiter suffisamment l'extension de ce critère pour le rendre opérationnel. Si nous voulons établir un critère théorique dans la définition des hiérarchies, en évitant ainsi la possibilité d'établir des hiérarchies de manière illimitée, il est nécessaire de rajouter une condition sur la pertinence qualitative d'un niveau hiérarchique. Dans cette perspective, la définition de McShea devient très utile parce qu'elle permet en effet de définir, avec précision, la naissance d'un niveau hiérarchique pertinent avec des limites très bien établies qui seraient d'une forte utilité pour notre analyse.

---

[512] Daniel W. McShea, « The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum », *Paleobiology*, ed 2001, vol. 27, n° 2, p. 405-423.

[513] Daniel W. McShea et Robert N. Brandon, *Biology's first law: the tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems*, Chicago ; London, University of Chicago Press, 2010, 170 p., p. 47

La condition que rajoute McShea « est que les entités de niveau inférieur doivent être homologues avec des organismes dans un état vivant en liberté, soit existante ou éteinte »[514]. En effet, ce critère limite le nombre de niveaux hiérarchiques qui correspondent à de véritables transitions évolutives. Par exemple, dans le cas des organismes multicellulaires, le niveau hiérarchique est composé de cellules ainsi que de l'organisme lui-même composé de cellules, parce que les cellules de l'organisme sont homologues, dans un état de liberté, avec l'organisme qu'elles composent. Comme nous pouvons le constater, le critère de McShea, fondé sur l'autonomie des organismes, s'ajuste adéquatement avec notre propre critère de hiérarchie sous subordination que nous avons développé dans la section 3.2. A partir de ce critère, un organe de l'organisme (le cœur, par exemple) n'est pas homologue à un organisme dans un état de liberté, précisément parce qu'un organe ne peut pas être conçu de manière séparée de l'organisme, ou encore comme étant un organisme autonome[515]. La plupart des caractérisations de la hiérarchie biologique comptent implicitement sur cette exigence de l'existence en liberté ; sans elle, il n'y aurait pas de limite théorique sur la profondeur hiérarchique discernable dans les systèmes biologiques[516].

Il est important de souligner que la spécification adéquate d'un niveau hiérarchique se justifie dès lors que l'on pense à la complexification de l'individualité biologique, ceci étant l'une des problématiques fondamentales de la biologie évolutive au moment de spécifier les niveaux appropriés pour penser la sélection darwinienne. A partir du critère énoncé, la définition du niveau biologique pertinent pour penser l'individu passe par l'autonomie du niveau en question. Ainsi, les individus autonomes correspondent à de véritables organismes, actuels ou dans le passé, et non pas à des niveaux d'organisation tout court. Ce critère s'ajuste d'une part avec la notion d'autonomie que nous avons traité dans le chapitre deux, étant donné que le niveau hiérarchique pertinent correspond à une entité qui précise ses propres conditions d'existence à travers la production et le maintien de ses propres composants, et qui contrôle, de manière active, la relation avec son milieu engendrant un domaine distinctif. D'autre part, le fait de concevoir la hiérarchisation du monde vivant comme étant un phénomène limité à

[514] D.W. McShea, « The hierarchical structure of organisms », art cit.
[515] Cela peut être vrai d'un exemple similaire à celui de la mitochondrie ou du chloroplaste, qui sont devenus des organes spécialisés dans le métabolisme énergétique cellulaire. Même dans ce cas-là, qu'on reconnaît une certaine autonomie, ses organelles ne sont plus capables de survivre en dehors de la machinerie cellulaire.
[516] Massimo Pigliucci, « Okasha's evolution and the levels of selection: toward a broader conception of theoretical biology: Oxford University Press, Oxford », *Biology & Philosophy*, juin 2010, vol. 25, n° 3, p. 405-415.

certaines entités rejoint la logique des transitions majeures, étant donné que les niveaux hiérarchiques qui sont pris en compte correspondent uniquement aux transitions évolutives dans lesquelles un ensemble d'individus parvient à générer un nouvel individu homologue aux membres qui le composent.

Par conséquent, les niveaux pertinents de l'individualité biologique seront limités aux niveaux analogues des organismes autonomes, évitant ainsi des structures et niveaux intermédiaires. De cette façon, à l'encontre d'une vision hiérarchique de l'individualité biologique dans laquelle chaque niveau d'organisation peut théoriquement être conçu comme un niveau de sélection, nous soutenons que seuls les niveaux pertinents pour parler d'individualité correspondent aux niveaux de transitions évolutives, dans lesquels un ensemble d'organismes autonomes sont parvenus à s'agencer comme un seul organisme autonome. C'est dans ce sens que la notion de hiérarchie et la notion de transition sont des concepts qui se configurent ensemble.

Maynard Smith reconnaît plusieurs transitions majeures dans l'histoire naturelle, notamment celle de l'origine des chromosomes qui initialement étaient des acides nucléiques ayant la capacité de se répliquer indépendamment, alors qu'après la transition ils se répliquent uniquement comme un ensemble lié de molécules. Maynard Smith aborde également l'origine de la cellule eucaryote, dont nous avons déjà évoqué l'origine protiste indépendante. Il décrit aussi l'origine du sexe, considérant que les premiers eucaryotes pouvaient probablement se reproduire asexuellement par eux-mêmes, et qu'aujourd'hui la plupart d'entre eux ne peuvent se reproduire qu'uniquement comme fragment d'une population. Tout comme les organismes multicellulaires et les groupes sociaux composés des membres qui étaient à l'origine des entités autonomes au niveau reproductif et qui aujourd'hui dépendent d'une structure supérieure pour y arriver. Les exemples peuvent être multipliés mais ce qui importe ici est de constater que chaque transition majeure atteste une hiérarchisation contraignante, dans laquelle le niveau inférieur, en étant une entité autonome, devient, lors d'un processus d'individuation collectif, un composant dépendant du niveau supérieur dont il fait partie.

Finalement, la notion de hiérarchisation qu'implique une transition majeure permet d'insister sur le fait que les différents types d'interaction ne peuvent pas tous engendrer un niveau hiérarchique pertinent. Dans le cas précis de l'émergence de l'individualité, il s'agit bien

d'un type d'interaction en particulier qui permet de faire émerger un nouveau niveau biologique, dans lequel les différents acteurs, en ayant eu la capacité d'accomplir leurs ontogenèses en autonomie, deviennent les parties d'un système dont ils vont dépendre pour satisfaire leurs ontogenèses.

De la même manière que la vie s'est présentée sous la forme d'une imbrication hiérarchique qui est différente d'un simple niveau de description, la logique d'une complexification séquentielle qui va du plus basique au plus complexe se fait entendre comme une conséquence directe de l'individuation collective. Ceci entraine certaines conséquences phénoméniques qui ont un sens uniquement à l'égard d'une transition majeure : un système d'ordre supérieur ne peut apparaître à partir des systèmes plus simples seulement lorsque ces derniers ont expérimenté un changement radical dans leur mode d'être en rapport avec leur autonomie. Autrement dit, dès lors que les individus sont subordonnés au maintien de l'organisation supérieure. L'évolution progressive de la complexité, qui prend souvent forme à partir d'un processus d'individuation collective, est canalisé par le réarrangement d'une nouvelle organisation. Il s'agit de l'agencement d'un ensemble d'individus qui ont établi des relations constitutives avec leurs pairs, ce qui entraîne un regroupement qui prend la forme d'un nouveau domaine relationnel qui s'auto-contraint : leurs composants se contraignent les uns et les autres formant un domaine spécifique d'autonomie qui se différencie des autres domaines autonomes.

Dans le cas spécifique de l'émergence de la multicellularité par exemple, la dépendance hiérarchique est très claire. L'émergence des organismes multicellulaires a été constituée à partir, notamment, de protistes qui pouvaient survivre par eux-mêmes, et qui existent désormais en tant que composants d'organismes plus complexes ; l'autonomie reproductive a été perdue au bénéfice d'une reproduction assistée ou collective. Dans la mesure où les mécanismes qui ont donné naissance à la cellule eucaryote sont probablement différents des mécanismes qui ont donné naissance à l'organisme multicellulaire, ou à une autre transition, les critères avancés par Maynard Smith et Eörs Szathmáry pour définir les transitions évolutives majeures s'appliquent donc bien à tous les cas d'émergence des nouveaux organismes ; les individus engagent des relations constitutives qui entraîne une interdépendance irréversible[517].

[517] La notion d'irréversibilité que nous voudrions mettre en avant, dans le contexte d'une individuation collective, est proche de la notion d'indivisibilité, et dégage à notre avis une dimension normative : la division ou séparation des entités qui composent un domaine de relation autonome mets en danger ce même domaine, et donc leur propre viabilité en tant qu'entités dépendantes de ce domaine. Ainsi, les parties, en engageant de relations

Nous avons voulu établir, au cours de cette section, un substrat conceptuel pour penser les conditions de l'émergence d'une collectivité indivisible. De cette façon, dans la section suivante nous allons pouvoir aborder la façon dont la hiérarchisation agit lors d'une transition évolutive majeure, en imaginant concrètement comment un groupe d'individus devient un seul individu biologique. On peut avancer que la plupart des critères que nous allons développer autour de cette problématique coïncident avec le fait que les parties d'un organisme autonome, en ayant été des individus libres et autonomes à l'origine, sont devenues des parties d'un autre système en *renonçant*, et c'est là le point central de notre interprétation, à des fonctions qui les rendait autonomes. Notre interprétation générale de ce phénomène est la suivante : pour qu'existe l'émergence d'un nouvel individu biologique, il doit y avoir un transfert d'autonomie de la part des individus qui conforment le nouveau domaine collectif. Nous allons soutenir cette hypothèse dans la même logique de transition majeure, en essayant de concilier ces notions avec la question de l'émergence de l'individu ontogénétique. L'individu ontogénétique, nous l'avons vu, est partie prenante des analyses de caractère systémique dans le temps présent. Toutefois, pour comprendre son émergence, il faut explorer le processus d'individuation, dans lequel la *stase* du système est mise à l'épreuve du temps historique profond. Dans cette perspective, l'analyse du devenir évolutif des individus prend tout son sens. C'est ainsi que nous allons reconstruire l'individu darwinien, en dégageant des conditions systémiques derrière toute transition de l'individualité.

4. D'une multiplicité à une unité : la transition.

Une « transition » évoque un processus, qui est compris majoritairement dans l'approche évolutive, comme un épisode de création d'un nouvel individu darwinien. Nous pouvons comprendre ceci à partir de l'idée de « transit », en s'interrogeant sur la manière dont l'individualité transite au cours du temps, en persistant et en se réinventant à force d'engendrer des agents de plus en plus variés. En même temps, il est important d'insister sur le fait qu'une transition évolutive majeure se rapproche d'un épisode, dans le sens où elle est liée à des

constitutives irréversibles, ils sont censés rester en tant que collectivité pour y exister. Nous allons reprendre la notion d'irréversibilité dans la section 5.2 de cette chapitre.

moments précis dans le temps où un ensemble d'individus devient un seul individu. Certes, il demeure possible, de prendre en compte d'autres moments de transition, de considérer d'autres instants clés de l'histoire évolutive, voire d'autres transitions majeures. En effet, on peut identifier plusieurs moments innovateurs qui sont à la base des nouvelles voies d'évolutions et de complexification, par exemple l'apparition de la photosynthèse, l'explosion cambrienne[518], l'émergence de la vision ou le mouvement. Chacun de ces moments correspond à des innovations spéciales qui ont ouvert la porte à une grande expansion de la diversité phylogénétique.

Cependant, bien qu'on puisse s'accorder sur le fait que plusieurs moments distincts aient changé de manière radicale l'existence de la vie sur Terre, l'histoire évolutive nous incite à examiner les origines des agents évolutifs, en nous obligeant à poser des questions sur les origines des tous les acteurs impliqués dans le théâtre du vivant, avec au premier plan les organismes. Sur ce point précis, l'approche des transitions majeures se focalise notamment sur les épisodes de création des nouveaux types d'agents, et cette vision se développe comme une enquête sur la transition de l'individualité à travers l'histoire évolutive. Dans cette approche, les moments spéciaux de création doivent être considérés comme des événements qui changent le processus évolutif en soi, changement évolutif à partir duquel les entités qui étaient auparavant indépendantes peuvent se reproduire uniquement ensemble : le destin évolutif des individus est désormais partagé.

Dans cette section, nous allons montrer comment il est possible de concevoir, d'un point de vue évolutif, l'émergence d'un agent darwinien

4.1 De la sélection individuelle à la sélection de groupes.

Nous avons vu qu'une transition évolutive majeure évoque un processus ou un épisode de création d'un nouvel individu évolutif. Rappelons qu'un individu biologique, dans une

[518] Kim Sterelny, « Novelty, plasticity and niche construction: the influence of phenotypic variation on evolution » dans Anouk Barberousse, Michel Morange et Thomas Pradeu (eds.), *Mapping the Future of Biology*, Springer, 2009, p. 93-110.

perspective évolutive, est une unité de sélection, ce qui revient à dire qu'il possède une valeur sélective (*fitness)* variable[519] qui lui est propre. La valeur sélective ou la *fitness* correspond généralement à un outil descriptif utile pour les études sur la sélection naturelle et cette notion est associée au taux de survie et au succès reproducteur d'un individu ou d'une population. Les différents génotypes d'une population n'ont jamais les mêmes capacités reproductives, ni les mêmes taux de survie. Par conséquent les individus les mieux adaptés à un environnement auront plus de chances de survivre, de se reproduire dans cet environnement. Ils produiront pour cette raison plus de descendants. L'importance de cette notion dans l'analyse de l'individualité biologique réside dans le fait que l'une des conditions indispensables pour qu'une entité puisse être considérée comme un individu est que cette entité puisse avoir une valeur sélective propre, autrement dit, qu'elle puise être sélectionnée. C'est le fait que l'entité en question puise avoir ou non une valeur sélective particulière, différente de celle des autres entités, qui fait d'elle une entité susceptible d'être sélectionnée parmi d'autres, c'est-à-dire une cible pour la sélection naturelle.

Etant donné que le critère amplement répandu sur l'individualité biologique repose sur la possibilité de postuler l'existence d'une fréquence ou d'une moyenne de *fitness* associée au niveau d'organisation en question, la problématique du processus de l'émergence d'un nouveau niveau hiérarchique – ou d'un nouvel individu– a été majoritairement abordée en se demandant comment un groupe d'individus devient un seul individu qui possède une valeur sélective héritable au niveau du groupe[520]. En effet, comme le précise Richard Michod, dans une perspective évolutive les individus sont des « ensembles » intégrés et indivisibles qui ont une valeur sélective qui peut être héritable ; ils peuvent par conséquent évoluer et s'adapter à leur niveau d'organisation[521]. Les discussions autour de cette problématique sont donc abordées en considérant le groupe en tant qu'unité de sélection, au même titre que les organismes qui composent ce groupe.

Pour penser l'évolution de groupes d'organismes, on suppose une organisation spéciale, voire un comportement social particulier qui serait propice à la stabilité de l'ensemble[522]. Ceci

[519] Dans le sens où on peut établir une moyenne de la valeur sélective.
[520] Richard E. Michod et Aurora M. Nedelcu, « On the Reorganization of Fitness During Evolutionary Transitions in Individuality », *Integrative and Comparative Biology*, 1 février 2003, vol. 43, n° 1, p. 64-73.
[521] Richard E. Michod, « Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 15 mai 2007, vol. 104, suppl 1, p. 8613-8618.
[522] Ceci nous allons le traiter dans la section suivante.

veut dire que les relations entre les individus qui composent le groupe doivent aller au-delà des avantages uniquement individuels. La problématique en question est de savoir si la sélection peut agir à un autre niveau que celui des individus, lorsque nous sommes en présence de tels comportements sociaux. Si tel est le cas, il faut postuler que la sélection agit, non seulement au niveau de l'organisme individuel, mais qu'elle peut également agir dans certaines circonstances au niveau des groupes d'individus individuels, ce qui permettrait d'envisager une sélection « multiniveau ».

Cependant, l'idée que les groupes d'organismes puissent parvenir à faire apparaitre des propriétés qui appartiennent exclusivement au groupe, analogues à celles des individus qui composent le groupe (comme des différences dans la valeur sélective ou le fait d'avoir un phénotype héritable), et qui permettraient d'imaginer ces collectivités en tant qu'unités de sélection, n'a jamais été facile à justifier. En effet, l'incompatibilité supposée de la sélection avec la coopération a suscité une série de conflits entre les critiques et les éventuels défenseurs de Darwin[523]. C'est Darwin en personne qui reconnait explicitement dans *L'origine des espèces* qu'il y a au moins un phénomène biologique –les insectes eusociaux– qui pose « une difficulté toute spéciale […] assez insurmontable pour renverser »[524] sa théorie, sachant que dans ces types des sociétés la sélection naturelle ne parait pas pouvoir s'appliquer à tous les individus de la même manière[525]. Néanmoins, même si Darwin postule, pour le cas spécial de sociétés d'insectes, l'action de la sélection au niveau d'une collectivité, rappelant « que la sélection s'applique à la famille aussi bien qu'à l'individu »[526], la biologie évolutive a passé beaucoup de temps à théoriser les fondements de la concurrence des organismes modèles appartenant notamment au macro-monde. La sélection naturelle était censée agir inéluctablement sur les organismes individuels, étant donné que la sélection naturelle présuppose, indépendamment du niveau en question, une réplication différentielle d'entités discrètes, ceci étant une condition que les groupes ne satisfont pas à première vue. Au moins jusqu'aux années 1980, cette manière d'aborder la question a mobilisé la plupart des recherches en biologie évolutive, celles-ci étant principalement focalisées sur l'étude des différences entre

[523] E. G. Leigh, « The group selection controversy », *Journal of Evolutionary Biology*, janvier 2010, vol. 23, n° 1, p. 6-19.
[524] Charles Darwin, *L'origine des espèces*, E. Barbier (trad.)., Paris, Flammarion, 2008, 620 p., p. 299
[525] Notamment à cause de l'impossibilité pour les membres stériles de se propager.
[526] C. Darwin, *L'origine des espèces*, *op. cit.*, p. 301

la valeur sélective des organismes individuels[527]. De ce fait, l'explication de la variation évolutive macroscopique était expliquée à partir d'une relation directe entre la variation génétique et phénotypique des organismes, conceptualisant l'évolution comme un résultat des effets du changement de la fréquence génétique. Un lien causal entre les variations micro-évolutives et les patrons observables de cette variation dans les populations –ce lien causal est d'ailleurs au cœur de la *synthèse moderne*– a constitué un cadre épistémique très puissant dans la biologie évolutive pendant plusieurs décennies. C'est dans cette perspective que l'on peut comprendre la mise à l'écart systématique d'une approche de sélection de groupes se situant au-delà de la sélection des organismes individuels[528].

C'est finalement le développement de la microbiologie, ainsi que des outils pour examiner de près les traces des mécanismes évolutifs inconnus du micro-monde, qui ont contribué à s'éloigner d'une certaine perspective demeurée jusqu'alors dominante. Un exemple qui nous intéresse particulièrement est celui de la reconnaissance de l'origine symbiotique de la cellule eucaryote, qui a effectivement permis de modifier l'image que l'on se faisait auparavant des mécanismes de l'évolution. Le fait est que cet événement particulier de l'histoire évolutive appartient à un processus de *fusion* des lignages, et non pas au résultat de la variation d'un lignage *fissionné*, comme l'exigeait la synthèse moderne. Ainsi, l'ouverture au micro-monde montrait clairement que la biologie évolutive pendant longtemps, en se focalisant principalement sur les processus évolutifs des organismes individuels du macro-monde, avait ignoré l'importance des processus horizontaux. Elle avait en particulier omis la possibilité que les lignages puissent être fusionnés pour former un système complémentaire qui parvienne à générer un nouvel individu[529].

Une telle possibilité, comme voie d'évolution de la complexité, modifie la vision que l'on peut avoir des origines d'un individu biologique. Il s'agit en effet d'imaginer la possibilité de faire apparaitre, à un moment donné, une unité discrète à partir d'un ensemble d'unités. Or, pour y parvenir, la fixité de l'unité de sélection doit être remise en question. C'est ainsi que Leo

[527] Bien entendu, en tant que moyenne d'une population. En fait, pour avoir une valeur sélective moyenne d'une population, ce qui en effet correspond à la méthode de base de la biologie évolutive, il faut supposer au préalable une valeur sélective individuelle de membres de telle population.
[528] E.G. Leigh, « The group selection controversy », art cit.
[529] W. Ford Doolittle et Eric Bapteste, « Pattern pluralism and the Tree of Life hypothesis », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 13 février 2007, vol. 104, n° 7, p. 2043-2049.

Buss, dans son livre *Evolution of Individuality*[530] critique la fixité à partir de laquelle l'unité de sélection fut conçue pendant longtemps, en affirmant que l'individualité est une caractéristique issue d'une histoire dans laquelle l'unité de sélection change constamment à travers le temps. L'extension progressive du concept d'unité de sélection, bien qu'elle possède certaines faiblesses épistémiques, laisse toutefois un espace pour discuter de la potentialité d'autres niveaux pertinents pour que l'évolution agisse. La sélection pouvait être conçue au niveau des groupes d'organismes, à condition bien entendu que les critères pour identifier l'individu biologique ne reposent pas uniquement sur l'unité de sélection de Lewontin. Dans tous les cas, d'un point de vue évolutif, la question est de savoir si la dynamique organisée d'un ensemble d'individus peut aboutir à un état d'individualité collectif qui permette de recevoir l'impact causal de la sélection naturelle sur ce niveau d'organisation, et non pas uniquement sur celui des individus qui composent la collectivité.

Dans la section suivante, nous allons approfondir l'hypothèse de la sélection de groupes, celle-ci étant, d'après nous, l'un des liens théoriques fondamentaux pour penser l'émergence de l'autonomie du niveau supérieur.

4.2. De la sélection de groupes à la sélection multiniveau.

Sans entrer dans les détails de l'histoire et des controverses des cinquante dernières années autour de la problématique de la sélection de groupe[531], il est important ici de mentionner que le résultat de ces discussions n'a fait que favoriser le développement d'une théorie de sélection multiniveau, même si ce n'est pas la seule façon d'interpréter la sélection de groupe[532].

Tout d'abord, c'est chez Darwin que l'on trouve réellement les premières traces d'une hypothèse de sélection de groupe, dès lors qu'il reconnait, dans son livre *The decendent of man*, les avantages des facultés sociales de groupes humains qui « remplacent partout les peuples barbares […] ; elles réussissent surtout, quoique pas exclusivement, grâce à leurs arts, produits

[530] Leo W. Buss, *The evolution of individuality*, Princeton, N.J, Princeton University Press, 1987, 201 p.
[531] Le lecteur intéressé peut consulter l'article de : Jr LEIGH, « The group selection controversy », *Journal of evolutionary biology*, 2010, vol. 23, n° 1, p. 6-19.
[532] En fait, la sélection multiniveau apparait comme une nouvelle alternative à celle de Wynne-Edwards

de leur intelligence »[533], ces facultés sociales étant sans doute l'un des facteurs principaux du succès adaptatif de ces groupes. Plus tard, les premières tentatives théoriques pour justifier la sélection de groupes ont été développées par Wynne-Edward, à l'égard des exemples de populations d'animaux dont les groupes ne surexploitent pas les ressources disponibles, ceci étant favorable au bénéfice global, sachant que les groupes d'une espèce qui n'exploitent pas la totalité de leurs ressources survivent pour se multiplier[534]. L'hypothèse de Wynne-Edwards met principalement l'accent sur l'idée selon laquelle les relations d'interdépendance peuvent évoluer, en surmontant le défi que suppose l'avantage reproductif des membres sur-exploiteurs à l'intérieur du groupe. Bien entendu, pour défendre cette idée, il faut supposer simultanément l'existence de propriétés de groupes jouant un rôle sélectif et d'une sélection agissant à un niveau distinct de celui de la sélection individuelle.

Bien que les idées de Wynne-Edwards aient ouvert le débat autour de la possibilité de penser la sélection au niveau des groupes, ceci fut rapidement critiqué pour deux raisons principales : d'une part en raison de la méfiance de l'époque à l'égard de toute théorie de sélection de groupe, et, d'autre part, en raison de la possibilité d'offrir une version « agentielle » ou « intentionnelle »[535] qui ne parviendrait pas à justifier la nécessité d'une approche par sélection de groupe au détriment d'une approche par sélection individuelle darwinienne. L'approche de Wynne-Edwards a été particulièrement décriée en 1964 dans un article de Maynard Smith en 1964[536]. Mais ce sont surtout les critiques de Georges Williams dans son ouvrage *Adaptation and Natural Selection*[537], qui ont le plus affaibli cette perspective. Maynard Smith affirmait que les exemples des groupes sociaux organisés hiérarchiquement, dans lesquels se trouvent des membres qui tirent davantage de bénéfices que d'autres membres, peuvent être le résultat de la compétition entre individus. En essayant d'établir la supériorité d'une nouvelle hypothèse, celle de la sélection parentale, il insistait aussi sur le fait que la sélection au niveau du groupe défendue par Wynne-Edwards ne pouvait pas expliquer la vulnérabilité des groupes sociaux face aux invasions par des éléments agressifs et égoïstes[538]. La solution qu'il proposait à ce problème était de concevoir la sélection entre les groupes

---

[533] Charles Darwin, *Descendance de l'homme et la sélection sexuelle*, Chicoutimi, J.-M. Tremblay, 2008, 749 p., p.173

[534] V.C. Wynne-Edwards, *Animal dispersion in relation to social behaviour*, *op. cit.*

[535] Compris comme « le bien du groupe o de l'espèce ».

[536] J.M. Smith, « Group selection and kin selection », art cit.

[537] G.C. Williams, *Adaptation and natural selection*, *op. cit.*

[538] Maynard Smith ne nié pas complétement la possibilité de la sélection de groupes, mais comme un cas particulier de la sélection parentale ; notamment les insectes sociaux telles que les abeilles ou les fourmis, où la parenté génétique est très élevé.

uniquement sous certaines conditions, quand la sélection à l'intérieur des groupes peut être annulée, dès lors qu'un groupe est fondé par des membres apparentés. Georges William, à son tour, démontrait que les explications en termes de « bénéfices pour le groupe ou l'espèce » peuvent souvent être remplacées – sans aucune perte d'information eu égard aux phénomènes évolutifs concernés – par d'autres types d'explications évolutives n'impliquant que des processus sélectifs et des entités biologiques de plus bas niveaux, dont le gène reste la plus fondamentale[539].

Depuis les premières formulations d'une approche par sélection de groupe, les avis sur celle-ci ont beaucoup changé et ont basculé, malgré ces réticences, vers l'acceptation d'une telle hypothèse, enrichie grâce à la génétique des populations[540]. Ce qu'il importe de souligner ici c'est que ces années de débats ont finalement eu pour effet de favoriser l'attention de la communauté des chercheurs autour du rôle de la coopération dans l'évolution de groupes d'individus. Ceci s'explique par le fait que, bien que les premières approches sur la sélection de groupes aient été généralement critiquées, la sélection de groupes pouvait tout de même être envisagée, de manière plus approfondie, dans des situations particulières, telles que dans la dynamique des insectes sociaux, dans laquelle la sélection de parentèle (*kin sélection*) était possible[541]. Ainsi, la sociobiologie permettait de focaliser l'attention sur des cas particuliers, pour lesquels il était possible de penser la sélection au niveau des groupes. Les nouvelles approches –et tout particulièrement celles de David Sloan Wilson et de Elliot Sober et son ouvrage *Unto Others*[542]– sont le résultat de beaucoup d'années de discussions dont l'origine remonte aux premières critiques des thèses de Wynne-Edwards. Bien que le débat sur cette question soit encore loin d'être terminé, la tendance n'est plus, de manière générale, au réductionnisme radical lorsqu'il s'agit de rendre compte de l'évolution des organisations biologiques et des diverses formes de coopération[543]. De ce fait, les versions actuelles se sont orientées vers une théorie de sélection multiniveau[544], à savoir une théorie qui reconnait deux

[539] Johannes Martens, *L'évolution des organisations biologiques : vers une théorie unifiée de la coopération et du conflit*, Paris, Paris 1, 2012.
[540] Sans doute favorisé par le domaine du champ théorique du réductionnisme génétique au cours des années soixante-dix
[541] J. Maynard Smith, « Group selection and kin selection », *Nature*, 1964, vol. 201, n° 4924, p. 1145-1147.
[542] Elliott Sober et David Sloan Wilson, *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*, 4. print., Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press, 2003, 394 p.
[543] Johannes Martens, *L'évolution des organisations biologiques: vers une théorie unifiée de la coopération et du conflit*, *op. cit.*, p. 395
[544] Parfois appelé comme nouvelle théorie de sélection de groupes.

niveaux d'analyse simultanées du changement évolutif : une sélection intergroupe et une sélection intragroupe. Cette nouvelle approche s'impose comme le schéma théorique général pour rendre compte des phénomènes d'évolution sociaux, ceci n'étant pas uniquement réduit à la sélection parentale[545].

Avant d'approfondir en détail l'hypothèse de la sélection multiniveau, nous voudrions identifier quelques-unes des conséquences épistémologiques les plus importantes de cette approche – celles-ci se révèleront en effet utiles dans l'analyse de la section suivante.

Tout d'abord, il faut prendre en compte que, bien qu'il y ait beaucoup de raisons théoriques[546] d'imposer pourquoi une approche multiniveau en tant que cadre théorique dominant pour rendre compte de la réalité des processus causaux des phénomènes d'évolution sociaux, nous voudrions attirer l'attention sur la structure épistémique de la notion d'individu biologique que suppose un schéma multiniveau de sélection. En fait, nous avons vu comment une vision hiérarchique de l'organisation de la vie est très répandue dans les sciences du vivant, dans lesquelles nous sommes face à un enchevêtrement de niveaux d'organisations qui sont formés par des entités ayant eu un passé indépendant. Par exemple les gènes sont couplés avec les chromosomes, les chromosomes avec les cellules, puis les cellules avec les organismes, etc. Dans ce cadre-là, étant donné que la sélection naturelle opère sur toute entité qui possède une valeur sélective héritable, et étant donné que toutes les entités qui forment les hiérarchies biologiques satisfont, théoriquement, cette condition, alors la sélection devrait pouvoir agir potentiellement sur plusieurs niveaux simultanément. C'est en ce sens en effet que la théorie de la sélection multiniveau défendue par Sober et Wilson est parfaitement justifiée[547], dans laquelle la variation évolutive est abordée à partir de deux niveaux d'analyse, à savoir la sélection intragroupe et la sélection intergroupe[548].

Par contre, bien que cette hypothèse soit possible en raison, entre autres, du caractère abstrait de la sélection darwinienne, il faut bien comprendre que cette hypothèse implique que la sélection naturelle peut agir par conséquent de *manière simultanée* sur différents niveaux

[545] Nous allons traiter cette question dans la section 4.4.
[546] Que nous n'allons pas nous aventurer à développer ici car cela dépasse l'intérêt de cette section.
[547] Il est justifié par la structure de la théorie de l'évolution par sélection naturelle, car ceci permet de le penser.
[548] David Sloan Wilson et Edward O. Wilson, « Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology », *The Quarterly Review of Biology*, 1 décembre 2007, vol. 82, n° 4, p. 327-348.

d'organisation, sans pour autant postuler qu'elle agit avec la même force dans chaque niveau, ni qu'elle consacre une force sélective plus importante à un niveau en particulier. En ce sens, la sélection de groupes apparait comme un concept approprié même si elle n'est pas toujours la force sélective la plus pertinente - à partir du moment du moins où il devient légitime de parler de sélections réalisées au niveau des groupes. Les groupes peuvent même avoir des périodes de temps de vie très inférieurs aux éléments qui les constituent. Cela n'empêche pas une analyse en termes de bénéfice de la valeur sélective des membres du groupe pour des périodes de temps précises. En effet, à la différence de la conception traditionnelle de la notion de sélection de groupe, où l'on supposait que les groupes correspondaient plus ou moins à des ensembles multigénérationnels d'individus, dans l'approche multiniveau, la persistance du groupe est déterminée par la nature de l'interaction entre les membres. Ceci s'explique par la définition générale de la notion de groupe de l'approche multiniveau, notamment celle de Sober et Wilson : « *a group is defined as a set of individuals that influence each other's fitness with respect to a certain trait but not the fitness of those outside the group* »[549]. Ainsi, n'importe quel ensemble d'individus qui satisfait ce critère peut être considéré comme un groupe dans cette approche, peu importe sa durée d'existence ou la manière spécifique dont ce groupe est en concurrence avec d'autres groupes. Dans la théorie de la sélection à plusieurs niveaux, les groupes sont définis exclusivement en termes d'effets de la valeur sélective. Il en va de même pour tout ce qui concerne les groupes : leur durée et la manière dont ils rivalisent avec d'autres groupes[550].

De cette façon, lorsqu'il s'agit de parler des avantages des comportements sociaux, pour lesquels les organismes individuels profitent de l'interaction en augmentant leurs valeurs sélectives individuelles pour des périodes de temps, l'hypothèse de la sélection multiniveau offre un cadre théorique très consistant qui permet de penser cette possibilité. De surcroit, , dès que les individus deviennent soumis à un réseau d'interaction sociale contrôlé, comme c'est le cas des insectes sociaux, l'hypothèse de la sélection de groupe, à travers l'approche multiniveau, permet d'imaginer ces groupes comme s'ils étaient de véritables unités de sélection. De sorte que l'hypothèse de sélection multiniveau, se présente comme un candidat particulièrement intéressant pour expliquer l'apparition des unités de sélection stables à partir de l'évolution des comportements sociaux.

[549] E. Sober et D.S. Wilson, *Unto others*, *op. cit.*, p.92
[550] Elliot Sober et David Sloan Wilson, « Unto others », *Cambridge/Mass*, 1998.

4.3 Quelques interprétations d'une approche multiniveau

Pour mieux comprendre les liens épistémologiques entre la notion d'unité de sélection et l'approche multiniveau de sélection, Samir Okasha signale dans son livre *Evolution and the Levels of Selection* que *:*

> « (…) the abstract character of the principle of natural selection, combined with the hierarchical nature of the biological world, implies that selection can operate at levels other than that of the individual organism; and the existence of phenomena that defy interpretation in terms of organismic advantage suggest that this has actually happened »[551].

Avant d'expliquer pourquoi la sélection multiniveau défie les interprétations en termes d'avantages pour les organismes, il est important d'insister sur le fait que le « caractère abstrait » de la sélection naturelle obéit à l'idée qu'on peut appliquer cette notion sans faire référence à un niveau spécifique d'organisation biologique. Ainsi, comme Lewontin le démontre dans son article « Units of selections »[552], la généralité de la théorie de la sélection naturelle permet d'affirmer que n'importe quel type d'entité qui possède des mécanismes de reproduction, de variation et d'héritage peut évoluer, ce qui permet d'appliquer ce critère à une variété d'entités, et non pas exclusivement aux organismes. Comme nous l'avons montré au cours du chapitre 1, non seulement les organismes individuels, mais aussi toute une hiérarchie d'entités biologiques, comme les gènes, les organites, les cellules, les organismes, les populations, les espèces, ainsi que les molécules prébiotiques et les écosystèmes, sont susceptibles d'être sélectionnés. Lewotin, après avoir limité à trois critères la définition d'un individu susceptible d'être sélectionné[553], suggère que la sélection pourrait fonctionner

[551] S. Okasha, *Evolution and the levels of selection*, *op. cit.*, p.12
[552] R.C. Lewontin, « The units of selection », art cit.
[553] Reproduction, variation et héritage.

simultanément sur une variété de niveaux composant chacun l'échelle de l'organisation du vivant. Ainsi, il n'y a rien qui empêcherait d'appliquer ces critères pour penser la sélection de groupe, à partir du moment où l'on trouve des traits dont l'existence peut être expliquée à partir d'une analyse effectuée au niveau des groupes (par exemple, la communication des dangers à travers des signaux qui servent à prévenir le groupe, ce qui constituerait une adaptation au bénéfice du groupe). Il existe également des traits qui peuvent être expliqués à partir d'une analyse des individus et non pas du groupe nécessairement. C'est le cas, par exemple, du succès adaptatif d'une population grâce à la performance individuelle dans laquelle « *the population success is not necessarily indicative of a higher level "biotic adaptation", in which there are mechanisms designed to promote the success of biota, or groups. It could as well be due to adaptation at the individual level or lower* »[554]. De cette façon, étant donné qu'on perçoit des traits qui trouvent leur sens à différents niveaux de la structure hiérarchique du vivant, on peut affirmer que la sélection agit sur ces niveaux de manière simultanée, dans le sens où les traits ou les propriétés biologiques expliquent leur existence dans les individus à plusieurs niveaux d'organisation. Bien entendu, ceci ne veut pas dire que la force de sélection est la même dans tous ces niveaux, mais uniquement qu'elle est présente de manière simultanée.

Les analyses de la notion de sélection multiniveau nous conduisent à déduire certaines conséquences épistémologiques qui méritent d'être commentées.

Une première conséquence que l'on peut extraire du schéma de sélection multi-niveau est que la distinction entre « individu » et « groupe » joue un rôle méthodologique prépondérant, qui constitue néanmoins une différence plus conventionnelle que réelle. Il ne faut pas oublier que la valeur sélective – caractéristique que possède toute unité de sélection– est en effet une valeur relative qui se calcule principalement par rapport à l'environnement de l'individu. Ce concept correspond finalement à un outil descriptif utile aux études sur la sélection naturelle[555]. Il ne révèle pour autant aucune différence effective ou ontologique entre les niveaux d'analyses. Dans cette perspective, « si l'application du modèle multiniveaux présuppose nécessairement l'existence de différents niveaux réels de sélection –qui peuvent

[554] Robert C. Richardson, « Grades of Organization and the Units of Selection Controversy », *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1982, vol. 1982, p. 324-340., p. 324
[555] Costas B. Krimbas, « On Fitness », *Biology and Philosophy*, 2004, vol. 19, n° 2, p. 185–203.

dans certains cas correspondre à ce que nous appellerions des groupes – la distinction entre les notions de groupe et d'individu ne reflète quant à elle aucune distinction de nature. De ce point de vue, il n'existe pas de groupes en soi, ni d'individu en soi, dans la hiérarchie biologique [en tout cas, pas dans une hypothèse de sélection de groupe] ; mais tout individu peut être considéré comme un collectif de parties, et réciproquement tout groupe est susceptible d'être envisagé comme un individu, *à la condition cependant* qu'il constitue une unité de sélection – et donc une possible unité d'adaptation »[556].

Deuxièmement, en reprenant l'idée que la sélection multiniveaux va au-delà des interprétations en termes d'avantages pour les organismes individuels, si l'on admet que l'argument que nous venons d'exposer met en avant l'usage heuristique que la théorie de sélection multiniveaux opère, il est important de signaler que, dans un sens ontologique, si la sélection peut opérer simultanément à plusieurs niveaux hiérarchiques, c'est en effet parce qu'il existe un phénomène de coexistence simultanée de caractères différents, de différence de *fitness* et d'héritabilité au sein de multiples niveaux. Cette harmonie multiniveau suppose également que les forces de sélection n'opèrent pas de la même manière à tous les niveaux, notamment à l'échelle du groupe où les forces de sélection doivent basculer plutôt du côté de la collectivité que de l'individu[557]. De ce fait, il est important de signaler que ce phénomène de coexistence multi-hiérarchique est particulier, parce qu'il semblerait qu'il corresponde à un phénomène qui va au-delà d'une conception de l'évolution en termes d'avantages des organismes individuels. En effet, pour qu'un tel phénomène de coexistence existe, les forces sélectives individuelles doivent faire place aux forces sélectives collectives ; les individus doivent laisser leur place en tant qu'individu pour devenir une collectivité. Ainsi, le flux évolutif, en ayant engendré des niveaux d'organisation hiérarchique, contraint les organismes à évoluer en renonçant à certains avantages individuels, par exemple, leur autonomie reproductive ou de développement, ce qui compromet parfois la perte de leur statut de « tout » indépendant, pour devenir une « partie » dépendante. Ce dernier point, comme nous allons le voir dans la section suivante, est au cœur des recherches autour de la coopération en tant que moteur de la sélection de groupes. Cette idée est également pertinente en ce qui concerne les approches multi-niveaux, qui se sont révélées particulièrement fécondes dans leurs critiques des approches de sélection fondées

[556] J. Martens, *L' évolution des organisations biologiques*, *op. cit.*, p. 397
[557] Nous allons analyser en détail ce phénomène dans la section 5.3 du chapitre deux.

uniquement sur les avantages individuels, en mettant l'accent sur les phénomènes de coopération.

Troisièmement, il faut reconnaître que la théorie de sélection multiniveau suppose l'existence explicite de niveaux d'organisations hiérarchiques dans le vivant. Cette idée a provoqué la critique par Griesemer de Lewontin. Il lui reproche d'avoir pris « *for granted, however, [the existence] of a hierarchy of entities that are potential candidates for units of selection* »[558], comme si celles-ci étaient là par défaut. Mais, bien évidemment, les hiérarchies biologiques doivent leur existence au temps profond de la sélection naturelle, ce qui nous invite plutôt à expliquer, pour commencer, la manière dont ces hiérarchies sont apparues. Ainsi, si d'un côté la nature hiérarchique de la vie exige, pour la théorie de l'évolution, l'identification de niveaux de sélection pertinents, étant donné qu'il est nécessaire de connaître l'extension des objets qui sont susceptibles de rentrer dans l'univers des contraintes de variation et de temps, il convient également de se focaliser sur les mécanismes qui ont permis de faire émerger ces niveaux dans un premier temps, parce que la nature hiérarchique de la vie est aussi le résultat d'un *processus* évolutif. Dans cette perspective, les programmes des recherches autour des niveaux de sélection ne devraient pas considérer uniquement l'identification des niveaux hiérarchiques qui sont susceptibles d'être sélectionnés, mais aussi l'identification des mécanismes qui font que ces hiérarchies apparaissent originellement. Voilà la complémentarité avec l'approche des transitions majeures : une hypothèse multiniveau ouvre la porte à l'analyse de l'unité de sélection au niveau d'une collectivité, et l'approche de transitions majeures analyse la stabilisation de la force sélective au niveau de cette collectivité. En ce sens, les mécanismes de stabilisation d'une unité – autrement dit, l'émergence d'un individu biologique– dévoilent une ontologie tout à fait particulière, puisque le groupe, pour évoluer et s'adapter en tant que groupe, *doit s'opposer* aux forces de sélection individuelle, ce qui implique en effet qu'un phénomène de sélection de groupe soit objectivement distinct d'un phénomène de sélection individuelle.

Finalement, pour rebondir sur les points précédents, si l'émergence d'un niveau d'organisation de groupe qui se différencie de son milieu ainsi que d'autres groupes, est un événement commun dans l'histoire naturelle, c'est certainement parce que la sélection a su

[558] James Griesemer, « The Units of Evolutionary Transition », *Selection*, 1 janvier 2001, vol. 1, p. 67-80., p. 72

opérer à plusieurs niveaux simultanément et harmonieusement ; le fait le plus évident se trouvant justement dans l'existence de niveaux hiérarchiques qui se sont stabilisés au cours du temps.

En effet, la généralité des concepts dans lesquels se développe la théorie de l'évolution par la sélection naturelle incite à considérer plusieurs niveaux hiérarchiques dans l'explication des diverses adaptations qui existent, dans le but de trouver le niveau opérationnel pertinent. Dans cet univers entitaire multiple des unités de sélection, l'approche multiniveau opère sur des niveaux hiérarchiques existants afin de déterminer ceux qui sont pertinents pour l'analyse évolutive, tandis que l'approche sur les transitions majeures tente de comprendre comment ces niveaux hiérarchiques sont apparus en premier lieu. Ainsi, on constate parfaitement la complémentarité entre ces deux programmes de recherche, étant donné que le second essaie de donner un fondement causal au premier, en étudiant, par exemple, comment il peut y avoir une harmonie entre les différents niveaux hiérarchiques existants au sein d'une organisation biologique.

4.4 De la sélection multiniveau à la constitution d'une hiérarchie

Il est naturel d'interpréter les transitions majeures comme étant des échelons supplémentaires pour la constitution de groupes coopératifs. En fait, si l'on pense que la coopération entre les membres d'un collectif est cruciale pour que ce collectif parvienne à évoluer ensemble, l'achèvement d'une transition majeure constituerait une étape de plus dans la théorie de sélection de groupes. Ceci s'explique parce qu'il est possible d'envisager l'hypothèse suivante : si un groupe parvient à stabiliser l'harmonie entre ses membres, il est en train de constituer une véritable organisation biologique, avec une identité qui lui est propre. Par conséquent, avant de mettre en perspective les discussions autour du rôle de la coopération dans l'évolution des mécanismes d'harmonisation qui permettent l'apparition d'un individu biologique, il est important de faire référence aux nuances entre un groupe et un individu, même si la nature de cette différence peut être conventionnelle et soumise à débat.

4.4.1 Groupes d'individus et individus.

Comme nous l'avons répété à plusieurs reprises au cours de cette recherche, la dimension interactive du vivant, depuis les origines de la vie sur Terre, a permis de fixer des relations qui affectent le destin des individus. Lorsque les relations sont importantes, on interprète ce fait, d'un point de vue évolutif, comme une altération de la valeur sélective des individus, dans le sens où la valeur sélective individuelle est affectée par les interactions entre les groupes.

Comme nous l'avons vu, l'hypothèse de la sélection multiniveau nous permet d'envisager des caractéristiques possédant une importance sélective sur plusieurs niveaux de l'organisation biologique. Ainsi, si l'association permet de favoriser la valeur sélective individuelle, il devient possible d'évoquer des propriétés qui apparaissent dans un contexte de groupe et qui favorisent la survie et la reproduction des individus qui composent le groupe (défense, attaque, accès et optimisation des ressources, construction de niches, etc.). Cependant, une propriété de groupe, quoique nécessaire, n'est pas suffisante pour parler d'un individu au sein d'une transition majeure. En effet, il peut y avoir des associations qui profitent de certaines propriétés de groupe, sans pour autant engager des relations constitutives qui impliquent une transformation profonde des individus comme l'exige une transition majeure. En même temps, le concept de sélection multiniveau prend en compte le fait que certains traits adaptatifs peuvent être expliqués uniquement sur la base des interactions des groupes, sans pourtant nous inciter à véhiculer, à ce niveau particulier, l'idée que ce niveau en question corresponde à une authentique unité de sélection, c'est-à-dire à un individu biologique au sens darwinien.

On peut illustrer cette idée par l'exemple des bancs de poissons, lorsqu'ils se regroupent pour accroître leur taille visible, dans le but d'effrayer certains prédateurs. Dans ce cas-là, le banc de poissons augmente la valeur sélective individuelle des poissons sur une période de temps, sans pour autant que ces individus perdent les fonctions qui les rendent autonomes, notamment la fonction reproductive. Ainsi, étant donné que la sélection naturelle, à tout niveau, présuppose la réplication différentielle des entités discrètes[559], un phénomène d'association, comme celui des bancs de poissons, perdure à l'intérieur d'un cadre de sélection individuelle, dans lequel le comportement reproductif et leur héritabilité demeurent une propriété des individus qui composent le groupe, même si les individus peuvent être favorisés par un comportement social particulier. Bien que le fait de s'associer permette d'augmenter la valeur

[559] E. G. Leigh, « The evolution of mutualism », *Journal of Evolutionary Biology*, décembre 2010, vol. 23, nº 12, p. 2507-2528.

sélective individuelle, ce qui pourrait être considéré comme un premier pas vers la conformation d'un individu évolutif[560], on ne parle pas encore d'une entité qui possède une valeur sélective propre qui puisse être héritable.

Toutefois, lorsqu'une relation de groupe devient indispensable pour satisfaire l'ontogenèse des individus, au point qu'ils ne peuvent pas se séparer et en même temps continuer à exister, il devient possible d'affirmer que les individus ont entamé une transformation identitaire profonde qui prend forme par une transition évolutive vers le niveau de groupe. Ceci veut dire que ces individus deviennent dépendants de l'interaction qu'ils ont formée entre eux pour exister et se reproduire. C'est bien le cas des transitions évolutives, où l'individu perd son autonomie reproductive au profit d'une réplication dépendante. Nous avons alors une différence évidente entre un groupe et un individu : d'une part, étant donné que la sélection peut agir sur plusieurs niveaux, nous sommes face à des traits qui s'expliquent par leur fonction au sein des groupes et qui jouent un rôle déterminant dans la valeur sélective individuelle ; d'autre part, nous avons une unité qui acquiert à travers le temps la possibilité de réplication différentielle sélectionnée, ce qui revient à dire que cette unité possède, en tant qu'ensemble, une valeur sélective propre qui peut être héritée.

L'existence d'une valeur sélective héritable en tant que groupe composé d'individus est, entre autres, une condition de base pour considérer un individu au sens évolutif, notamment parce que l'une des exigences de base de l'évolution en ce qui concerne la sélection naturelle est le fait que l'individu qui est susceptible d'être sélectionné doit posséder une valeur sélective différentielle par rapport à d'autres individus qui ont le même niveau hiérarchique. Comme Griesemer le signale, « *selection can occur at level only if there are entities at that level which are capable of being units of selection, i.e. the kinds of things that can have variance in fitness* »[561]. Dans cette perspective, la valeur sélective - et sa maximisation - est un critère central pour expliquer comment la sélection naturelle résout le problème de l'adaptation, autrement dit, comment un ensemble de parties devient une unité avec un but commun[562]. C'est pour ces raisons que les approches visant l'individualité biologique à partir d'un critère évolutif ont

[560] Le fait d'affirmer que l'existence de propriétés de groupes constituent un premier pas vers la constitution d'un individu évolutif, ça ne veut pas dire que la constitution d'un individu soit de quelque manière nécessaire ou imminente, mais uniquement que la constitution d'une telle unité demande auparavant de propriétés au niveau de groupes.
[561] James Griesemer, « The units of evolutionary transition », *Selection*, 2001, vol. 1, nº 1-3, p. 67-80., p. 70
[562] A. Gardner et A. Grafen, « Capturing the superorganism », art cit.

toujours argumenté que si un groupe d'organismes n'engage pas d'interactions qui affectent leur *fitness*, alors ils ont des destins évolutifs indépendants, et ne constitue pas pour autant un vrai groupe (ou un vrai individu), même s'ils entretiennent des relations physiques entre eux[563].

De cette façon, en tenant compte de nos analyses antérieures, nous pouvons conclure que la différence entre un groupe et un individu est mise en évidence dans le type d'interaction que les parties entretiennent, même si le groupe et l'individu sont susceptibles d'être soumis à une analyse en termes de sélection garanti par l'hypothèse de sélection multiniveau. Si l'on reprend l'exemple du banc de poissons, il est évident que ce type d'interaction demeure dans l'ordre du profit individuel, au sens où le groupe n'engage pas de fonctions collectives, ni des actions, en tant qu'agent organisé, vers son milieu[564]. Par contre, si on prend l'exemple de l'émergence de la cellule eucaryote, nous pouvons dire que l'association entre deux protistes appartient à un domaine relationnel où la perte d'autonomie reproductive des individus est irréversible[565], générant ce que nous comprenons comme étant un nouvel individu.

Peter Godfrey-Smith, dans son livre *Darwinian Populations and Natural Selection*, suggère un schéma conceptuel particulièrement illustratif pour comprendre la différence entre un groupe d'individus et un individu tout court, ainsi que la transition entre l'un et l'autre.

Comme le titre le suggère, le concept central est celui de *population darwinienne* ; « *this is a population—a collection of particular things— that has the capacity to undergo evolution by natural selection* »[566]. Ainsi, en prenant les conditions minimales (reproduction, différence de *fitness* et héritage) établies par Lewontin pour définir une unité de sélection, une population darwinienne apparait comme une collection d'agents qui se reproduisent de manière différentielle et dont les descendants ressemblent à leurs parents. Dans ce schéma, les *individus darwiniens* seraient simplement des membres de cette population darwinienne. De cette façon, Godfrey-Smith profite de la souplesse de l'espace darwinien pour établir trois catégories de populations darwiniennes. Premièrement, nous trouvons les populations darwiniennes

[563] E. Sober et D.S. Wilson, « Unto others », art cit., p. 394

[564] L'aspect « agentiel », le fait d'engager des actions, en tant que collectivité, vers le milieu, constitue l'un de points centraux pour parler d'un niveau d'individualité. Comme nous allons voir plus loin, la constitution d'un groupe qui produit des fonctions collectives est une étape nécessaire à la constitution d'un organisme. Parmi ces fonctions, les fonctions « agentives » sont indispensables pour constituer un individu biologique avec la capacité d'agir dans son milieu.

[565] On va revenir sur cette idée de « irréversibilité » à partir de la section 5.3 du chapitre trois.

[566] P. Godfrey-Smith, *Darwinian populations and natural selection*, *op. cit.*, p. 6

paradigmatiques : elles correspondent aux genres de systèmes ou aux groupes qui peuvent produire des organismes nouveaux et complexes, très adaptés à leur contexte environnemental. En effet, ce sont les populations en évolution dans lesquelles une nouveauté importante peut émerger, celles qui donnent lieu à des structures et à des caractères adaptatifs nouveaux et complexes. Le processus qui caractérise les populations darwiniennes paradigmatiques se déroule dans des populations qui sont liées de manière particulière aux unités naturelles, et en raison de cette imbrication spéciale, elles ont la capacité de produire quelque chose de nouveau. Par exemple, nous trouvons les populations sociales d'animaux, mais aussi certaines propriétés des groupes qui engendrent une nouveauté, telle que la résistance à une maladie ou à une condition environnementale adverse, en somme, toutes les propriétés qui émergent d'un groupe.

Deuxièmement, la population minimale correspond à une collection d'individus darwiniens connectés dans un réseau de causalité commun, et dans lequel on aperçoit des variations dans la valeur sélective grâce à ce réseau de causalité commun, ce qui conduit à des différences dans le taux reproductif qui peuvent être héritables[567]. De cette façon, une population darwinienne minimale inclut des populations paradigmatiques, mais aussi également beaucoup d'autres cas non extrêmes. Par exemple, dans une population minimale, des organismes de différentes espèces pourraient être inclus au sein de la même population darwinienne, à condition qu'ils soient connectés dans un réseau de causalité dans le groupe qui soit différencié de celui du milieu.

Finalement, nous pouvons évoquer le cas des populations darwiniennes marginales, qui sont celles qui ne satisfont pas clairement les exigences minimales, mais qui se rapprochent de la condition minimale. Autrement dit, ce sont des populations qui possèdent un caractère partiellement darwinien.

L'intérêt d'établir une distinction entre un critère minimal, paradigmatique, et les cas marginaux, réside dans le fait que ces critères peuvent être appliqués à beaucoup de groupes d'individus darwiniens[568], ce qui facilite l'encadrement, dans un seul schème, de toutes sortes de cas de groupes dont la liaison peut être difficile à préciser et que l'on trouve souvent dans les analyses sur des transitions évolutives et sur l'individualité biologique. De cette manière,

[567] L'héritage est compris comme une similitude entre le parent et la progéniture, en raison du rôle causal des parents.
[568] P. Godfrey-Smith, « Darwinian Populations and Transitions in Individuality », art cit.

dans ce schéma, les groupes d'individus de toutes sortes peuvent être localisés quelque part sur l'espace des contraintes darwiniennes. En même temps, à travers ce schéma, nous pouvons imaginer le transit d'un groupe entre un extrême et l'autre, ce qui donne une image très représentative d'une transition évolutive.

Si nous prenons le schéma de Godfrey-Smith pour l'appliquer à la logique des transitions majeures, nous pouvons avoir une explication partielle des étapes d'une transition où un groupe d'agents darwiniens devient un unique individu darwinien. En fait, les populations darwiniennes se déplacent à travers cet espace suite à l'évolution des nouvelles caractéristiques génétiques et phénotypiques des individus. Cela peut inclure le déplacement d'une population marginale vers la catégorie de population paradigmatique (ou l'inverse), ce qui implique que de simples collections d'entités de niveau inférieur puissent devenir des individus darwiniens de droit[569]. Imaginons ce déplacement. Au départ nous pouvons avoir une population d'agents darwiniens qui interagissent les uns avec les autres de manière à ce que leurs valeurs sélectives soient affectées. Des interactions sont alors créées de telle sorte que les membres du groupe interagissent entre eux d'une manière qui contraste avec les interactions qu'ils entretiennent avec les agents extérieurs à ce groupe. Ceci montre bien que la population acquiert une structure relationnelle propre, qui se détache de son milieu. À ce stade, nous pouvons dire qu'il y a des groupes d'agents darwiniens agissant d'une manière spécifique. Au début de la transition, ces groupes correspondent à des cas marginaux d'agents darwiniens, et la métapopulation des groupes correspond à un exemple marginal de population darwinienne. Par ailleurs, les membres qui composent les groupes correspondent clairement à des agents darwiniens paradigmatiques. Toutefois, à la fin de la transition, les groupes sont devenus des unités collectives couplées et interdépendantes. Ces groupes deviennent alors des agents darwiniens paradigmatiques. Leurs membres sont toujours là, présents, mais ils font désormais partie d'un collectif plus large et ils partagent un destin évolutif collectif. Ils étaient autrefois des individus darwiniens paradigmatiques, mais ils sont devenus à présent une partie d'un individu darwinien structurellement plus complexe, tout en étant devenus des cas moins évidents ou marginaux d'agents darwiniens. Ainsi, à la fin d'une transition majeure, nous sommes face à un individu évolutif qui est structurellement plus complexe que celui dont nous avons observé les interactions au début du processus.

[569] P. Godfrey-Smith, *Darwinian populations and natural selection*, *op. cit.*

Beaucoup de transitions majeures sont naturellement considérées comme étant d'une nouvelle forme d'individu darwinien, ce qui permet d'envisager davantage de possibilités biologiques. En ce sens, les transitions majeures peuvent être perçues comme des épisodes dans lesquels la complexité verticale de la vie s'est accrue par la transformation d'une collection ou d'un groupe dans un collectif soudé[570]. Le déplacement à travers les différentes modalités d'agents darwinien nous permet d'imaginer en même temps une transformation identitaire qui témoigne d'une transition de l'individualité.

4.4.2 L'harmonie multiniveau et l'hypothèse de la corrélation négative.

Il est important à ce stade d'analyser un phénomène particulièrement décisif qui découle de notre étude. Ce qui est intéressant dans le schéma de Godfrey-Smith est le fait qu'il permet d'ouvrir une voie pour décrire un phénomène de transition de l'individualité, voire d'individuation collective. Cette description permet alors d'enrichir l'espace darwinien, dans lequel le transit entre un individu et un groupe se laisse entendre à partir de la constitution des populations qui possèdent différents niveaux de couplage et de liaisons, pour ainsi mettre l'accent sur la relation dynamique entre la partie et le tout. En effet, nous pensons que concevoir le déplacement d'une entité paradigmatique vers une entité marginale suppose une sorte de *corrélation négative des niveaux d'individualité* lorsque l'on parle de l'émergence d'un individu évolutif. Cette corrélation négative se joue entre les éléments et le tout qu'ils composent, c'est-à-dire entre les individus qui étaient auparavant autonomes et les individus qui forment la nouvelle entité une fois la transition effectuée. Cette corrélation négative rappelle qu'un processus de sélection de groupe intensifié va au-delà d'un processus de sélection individuel : les individus perdent graduellement leur statut d'individu évolutif paradigmatique pour faire partie d'un nouvel individu évolutif paradigmatique.

Cette corrélation inverse d'individualité, qui demeure à nos yeux l'un des points centraux, conceptuellement parlant, pour comprendre un processus de transition majeure, nous incite à aborder de près la grande problématique qu'implique une approche multiniveau : la conciliation entre un niveau et l'autre. Bien que la nature hiérarchique de la vie montre bien

[570] Brett Calcott, Kim Sterelny et Eörs Szathmáry (eds.), *The major transitions in evolution revisited*, *op. cit.*

que les niveaux d'organisation biologique peuvent s'accorder, la grande interrogation réside dans le fait de comprendre comment cette conciliation s'installe encore et encore. Et pour reprendre ce que nous venons de souligner, il est possible de s'interroger davantage sur la corrélation inverse d'individualités, canalisée à travers un déplacement de la sélection individuelle vers la sélection de groupe. Le fait est que, pour qu'une collectivité puisse s'agencer et parvenir ainsi à constituer un individu darwinien[571], la force sélective individuelle doit laisser sa place à la force sélective de groupe.

Pour approfondir davantage cette idée[572], il faut se souvenir que dès lors que l'on pense à la sélection simultanée de plusieurs niveaux d'organisation biologique, on touche de près la problématique de l'harmonie entre les différents niveaux d'organisation. Par conséquent, si l'on pense à l'émergence d'un nouveau niveau d'individualité, à partir d'une intégration particulière entre individus évolutifs, il convient de se demander si la sélection qui affecte le niveau inférieur peut être incompatible avec la sélection qui affecte le niveau supérieur, ce qui entraînerait des conséquences fatales pour l'émergence d'une nouvelle individualité. D'une part, comme on l'avait signalé, le caractère trop général de la théorie de la sélection naturelle incite à concevoir son action sur plusieurs niveaux d'organisation simultanément. Toutefois, d'un autre côté, cette action simultanée n'implique pas que la sélection agisse de la même façon sur tous les niveaux d'organisation. Sur ce point-là, le fait de remarquer que la sélection de groupe, par exemple, opère dans le sens inverse de la sélection individuelle, montre bien qu'il existe une action différentielle de la sélection sur les différents niveaux d'organisation, ce qui est très important pour comprendre le phénomène de transition majeure. Cette action différentielle –la force sélective ne doit absolument pas agir de la même manière sur le niveau des organismes individuels et sur le groupe– est nécessaire pour parvenir à une harmonie sur les niveaux d'organisations.

Depuis les premières tentatives d'explication des transitions évolutives développées par Maynard Smith, la question centrale a toujours été de comprendre « *Why did not natural selection, acting on entities at the lower level (replicating molecules, free-living prokaryotes, asexual protists, single cells, individual organisms), disrupt integration at the higher level*

[571] C'est-à-dire, une unité de sélection, et pourtant une unité qui possède une valeur sélective particulier.
[572] Nous y reviendrons plus concrètement dans la section 5.2 du chapitre trois.

(chromosomes, eukaryotic cells, sexual species, multicellular organisms, societies)?»[573]. Cette question, dont l'idée fondamentale tourne autour de l'action simultanée de la sélection naturelle sur plusieurs niveaux hiérarchiques, a récemment été étendue vers les recherches sur les transitions évolutives de l'individualité[574] à partir notamment des travaux de Richard Michod. Dans son approche, la question de la transition de l'individu évolutif, décrite à travers une diminution de la force sélective individuelle par le fait d'incorporer un autre niveau d'organisation, est particulièrement présente. Ici, afin de comprendre ces types de transitions, la recherche sur l'origine d'un agent évolutif permet d'interroger les raisons pour lesquelles la sélection à un niveau inférieur n'a pas perturbé la formation de l'unité de niveau supérieur[575]. Exprimé dans d'autres termes, il faut imaginer comment les individus autonomes, étant donné que leurs actions sont normalement orientées vers le maintien de leurs organisations stables, ne disputent ni ne superposent pas leurs propres réalisations individuelles à la réalisation globale dont ils font pourtant partie. En fait, une transition d'un état individuel, dans lequel les forces de sélection sont bien présentes, vers un état collectif où les forces de sélection sont également présentes, mais à un autre niveau d'organisation, semble impossible à justifier sans expliquer comment les relations s'équilibrent au niveau inférieur pour former un nouvel individu. En évoquant l'équilibre des individus de niveau inférieur, nous sommes en train de souligner, dans une logique de sélection individuelle, le comportement des individus par rapport au conflit, mais aussi par rapport aux comportements égoïstes. Par conséquent, il convient de justifier l'intérêt des individus à agir en collaboration au lieu d'agir dans un bénéfice uniquement individuel, ce qui pourrait expliquer l'harmonie du niveau inférieur, parvenant à former ainsi un nouveau niveau supérieur. La section suivante sera destinée à traiter cette problématique en détail.

[573] J. Maynard Smith et E. Szathmáry, *The major transitions in evolution*, *op. cit.*, p.7
[574] "Evolutionary transtions of individuality" (ETI)
[575] Samir Okasha, « Multilevel Selection and the Major Transitions in Evolution », *Philosophy of Science*, 2005, vol. 72, n° 5, p. 1013–1025.

5. Collaboration et conflit ; des conditions pour l'émergence de l'individu-organisme.

La théorie de l'évolution darwinienne a souvent été interprétée en mettant l'accent sur la compétition et négligeant la coopération. Mais, même dans une logique purement compétitive, il semble difficile de nier que de nombreux animaux et plantes, pour concourir plus efficacement avec les autres, ont établi des niches coopératives. Il suffit de penser au mutualisme, tel qu'il s'établit entre les eucaryotes et leurs mitochondries ou entre les plantes et leurs pollinisateurs, qui a bien transformé des écosystèmes entiers, ainsi que notre propre vision sur l'évolution de la complexité. Ceci montre en effet que les écosystèmes ne sont pas seulement des lieux de concurrence, mais aussi des réseaux d'interdépendance, des communautés desquelles dépend l'intégrité de tous les membres[576].

En reprenant la différence que nous avons développée entre les groupes d'individus et les individus[577], il apparaît que les individus qui composent certains groupes bénéficient de certains avantages sélectifs au moment où ils sont regroupés. Ainsi, lorsque nous comparons plusieurs groupes structurés d'une certaine manière, nous pouvons faire des distinctions en rapport avec la valeur sélective moyenne de ses membres[578] soumis à la sélection naturelle. Certains de ces groupes auront une valeur sélective moyenne plus élevée que d'autres, si les individus qui composent ces groupes ont, en moyenne, une valeur sélective plus importante que celle des autres groupes. Tel est le résultat que l'on peut tirer du théorème fondamental de la sélection de Fischer, même si l'augmentation de la *fitness* moyenne d'un groupe stable demeure une conséquence non nécessaire et plutôt contingente.

Le théorème fondamental de la sélection naturelle de Fisher[579], en concordance avec le darwinisme formel, affirme que l'optimisation des phénotypes individuels sous l'action de la sélection naturelle coïncide avec la maximisation de la valeur sélective moyenne à l'échelle du

[576] Egbert Giles Leigh et Geerat Jacobus Vermeij, « Does natural selection organize ecosystems for the maintenance of high productivity and diversity? », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 29 mai 2002, vol. 357, n° 1421, p. 709-718.
[577] Voir section 4.4.1
[578] En tout cas, telle est la méthode de la génétique de populations.
[579] R. Fisher, *The genetical theory of natural selection: a complete variorum edition*, *op. cit.*

collectif. Mais, cela ne veut pas dire que la maximisation actuelle de la valeur sélective moyenne implique nécessairement une optimisation à l'échelle du collectif. En fait, le théorème fondamental de Fisher indique que la sélection naturelle peut être comprise comme un vecteur d'ordre, au sens où elle est responsable d'une certaine orientation dans le changement de la valeur sélective moyenne d'un collectif. Le darwinisme formel nous dit que cette influence de la sélection naturelle se traduit à l'échelle des phénotypes individuels sous la forme d'une optimisation ; les individus optimisent l'adaptation à leur milieu. Cependant, rien ne vient légitimer de manière inconditionnelle l'assimilation de la sélection à un processus d'organisation des collectifs en tant que tels, c'est-à-dire du point de vue de l'organisation interne de ces collectifs[580]. Fisher, opposant radical de presque toutes les explications de sélection de groupes fondées sur « le bénéfice de l'espèce »[581], montre simplement que la valeur sélective des individus est liée à la valeur sélective moyenne des groupes. Dès lors que la valeur sélective individuelle est augmentée[582], nous constatons une augmentation de la valeur sélective moyenne de ce groupe, sans pourtant argumenter en faveur d'une thèse de sélection des groupes, en tant que véritables unités de sélection.

Pour expliquer les rapports entre la valeur sélective individuelle et la valeur sélective moyenne à l'échelle d'un collectif, il est instructif de comparer ce processus à l'hypothèse économique du bénéfice individuel de l'économiste écossais Adam Smith. Smith fait l'hypothèse qu'un ordre peut émerger sans un dessein conscient et il explique que la production individuelle des citoyens d'un pays, basé uniquement sur l'intérêt économique individuel de ces citoyens, permet également la croissance de ce pays. Cette argumentation lui a permis d'introduire une métaphore très connue : il y aurait des propriétés sociales bénéfiques qui émergeraient à partir du profit individuel *comme si une main invisible* était le vecteur de l'ordre[583]. Le parallèle avec le modèle de l'évolution des espèces défendu par Darwin devient évident : en effet, cette main invisible est comparable à la sélection naturelle, dont l'influence contraint les individus à améliorer leur valeur sélective pour mieux concourir dans leur environnement, ce qui devrait permettre d'améliorer la valeur sélective moyenne d'une

[580] J. Martens, *L' évolution des organisations biologiques*, *op. cit.*, p.168
[581] W.D. Hamilton, « The evolution of altruistic behavior », art cit.
[582] Voici aussi : Jean Gayon, « Le théorème fondamental de la sélection naturelle de R. A. Fisher : une approche historique » dans André Kretzchmar (ed.), *Société de biologie théorique. Biologie théorique*, Solignac, Éditions du CNRS, 1986, p. 45-72.
[583] Elliott Sober, « Models of cultural evolution » dans *Trees of life*, s.l., Springer, 1992, p. 17-39.

population globale composée par ces individus. Cependant, la comparaison avec la métaphore de la main invisible ne sera valable que si les phénotypes des collectifs sont effectivement optimisés – ce qui n'est pas nécessaire, car l'hypothèse darwinienne ne prévoit pas une telle optimisation – par la sélection naturelle, ce qui ne peut se produire que si certaines conditions sont réalisées.

Ce qui nous devons retenir ici est le fait que, bien que la sélection puisse agir –dans certains cas– en faveur de la maximisation de la valeur sélective moyenne à partir du seul schéma de l'intérêt individuel, cela ne nous permet pas de supposer l'existence de propriétés spécifiques aux collectifs ou de traiter un collectif comme un véritable individu biologique. Pour décrire une *optimisation* organisationnelle à l'échelle d'un collectif en la désignant comme une unité de sélection, il faut aller au-delà du schéma de la maximisation de la valeur sélective des groupes, étant donné que ce schéma repose uniquement sur la maximisation de la valeur sélective individuelle. La différence entre la maximisation de la valeur sélective et l'optimisation de la même réside dans le fait qu'une optimisation présuppose un processus d'organisation, tant que la maximisation de la valeur sélective moyenne d'un collective ne présuppose pas un processus d'organisation, et donc d'optimisation. Un groupe peut bénéficier d'une maximisation de la valeur sélective de ces membres –et donc du collectif– sans pourtant que ce groupe soit organisé d'une quelque manière, voire optimisé. Voici notre exemple du banc de poissons, où la valeur sélective de membres se trouve maximisé grâce un comportement collective, sans pourtant que cette collectivité s'organise et s'optimise d'une quelqu'un façon, de manière à développer des fonctions collectives du maintien de l'organisation et à agir en tant qu'agent.

La question serait alors de savoir s'il y a des conditions pour que la sélection naturelle agisse comme un principe d'organisation des populations d'individus, qui permettrait non seulement de maximiser, mais aussi d'optimiser et de stabiliser un collectif. Effectivement, si l'on revient à la problématique centrale de la construction des groupes qui deviennent un nouveau niveau hiérarchique, il faudrait savoir sous quelles conditions les intérêts de certains individus, définis notamment sur le critère de la maximisation de la valeur sélective individuelle, peuvent parvenir à se regrouper et à s'agencer pour fixer l'intégration et la stabilisation fonctionnelle de leur groupe sous la forme d'une organisation avec une

optimisation générale unitaire. Ceci serait possible uniquement si l'avantage général donné au groupe pouvait modifier le cours de la sélection à l'intérieur de ce groupe, et permettre une intégration ainsi qu'une coordination particulière des individus qui le composent. Cet *état*[584] d'intégration permettrait de considérer ce groupe comme étant un individu biologique paradigmatique, capable d'interagir et de s'adapter à son milieu en tant qu'agent. En d'autres termes, dans un tel groupe, l'intérêt du groupe convergerait avec celui de l'ensemble de ses parties.

Passer de la proposition selon laquelle la valeur sélective moyenne est effectivement maximisée[585], à celle selon laquelle le niveau d'organisation du collectif se trouve optimisé[586], demande d'effectuer un pas supplémentaire. Pour qu'une telle organisation puisse émerger en lieu et place d'un collectif sous l'effet de la seule sélection, il faut au préalable que la *coopération* entre les membres de ce collectif puisse évoluer[587].

5.1 Quelques problématiques de la coopération

L'intérêt porté au thème de la coopération, comme forme d'interaction, a longtemps été négligé au profit d'autres formes d'interaction telles que la compétition ou la prédation. Mais ce thème est revenu sur le devant de la scène, d'une part, grâce aux études sur la sélection de groupe, et d'autre part grâce aux récentes études sur les transitions évolutives. Dans ces études, la coopération est comprise comme étant la principale force créatrice derrière chaque niveau de complexité, et se manifestant par la création de nouveaux types d'individus.

Comme nous l'avons détaillé à plusieurs reprises, la génération de nouveaux types d'individus est le résultat d'une transition évolutive majeure, dans laquelle une collectivité d'individus a réussi à s'associer de manière à pouvoir partager une phénoménologie commune, voire un destin évolutif unique. Les interactions entre individus, dans lesquelles l'émergence

[584] On parle d'un état d'intégration pour le différencier d'un processus d'intégration. Le premier serait le résultat du second.
[585] Comme dirait le théorème de Fischer.
[586] A savoir, déclencher un processus d'organisation de fonctions collectives.
[587] J. Martens, *L'évolution des organisations biologiques: vers une théorie unifiée de la coopération et du conflit*, *op. cit.*, p.178

d'un individu évolutif est l'un des résultats possibles, semblent souvent motivées par les bénéfices qu'apportent leur association, montrant ainsi des caractéristiques supplémentaires, où les échanges ont pu évoluer dès la formation de groupes, à la formation de véritables organismes. Dès lors qu'un processus d'individuation collective est évoqué, c'est l'évolution de ces échanges que l'on examine. Parmi ces échanges, la coopération apparaît comme la source d'une organisation collective, qui va au-delà des échanges individuels.

L'émergence de la coopération, par l'apparition d'une dimension stratégique, est couramment désignée sous le terme de « bien commun ». Toutefois, une telle émergence représente, comme nous l'avons précisé, une complexification des rapports entre deux types de sélection : la sélection naturelle individuelle et celle qui a lieu au niveau des groupes dans lesquels, ces derniers semblent optimisés par rapport aux individus isolés. En effet, une population composée d'individus qui consacrent leurs actions au développement et à la conservation de leurs états individuels, relève davantage du cadre d'un processus de sélection individuelle, où la compétition s'impose sur la collaboration entre individus. Par contre, dès lors que nous avons une population qui fixe des relations d'interdépendance, nous nous déplaçons à l'autre côté du phénomène de sélection, avec une force sélective qui bascule du côté du groupe, laissant la place à la collaboration en tant que vecteur d'ordre. Ceci rejoint encore l'idée de la corrélation négative d'individualités, dans laquelle l'optimisation d'un collectif passe par une sorte d'inversion de la force de sélection individuelle, et où le poids de la force de sélection est plus important au niveau de la collectivité qu'au niveau de individus qui composent le groupe. Il est tout à fait pertinent de conclure alors que l'évolution de mécanismes qui favorisent la coopération, parfois au détriment des individus, est un pas nécessaire pour penser une transition identitaire dans laquelle les individus engagent des relations qui dépassent leur propre bénéfice individuel.

La relation d'inversion entre la sélection individuelle et la sélection de groupes s'est trouvée au centre des recherches sur les comportements sociaux, érigeant la coopération et son évolution comme ce qui permet de résoudre cette dichotomie. Cette relation permet également de pouvoir imaginer le passage d'un simple collectif biologique à une véritable organisation biologique. À cet égard, l'évolution de la coopération représente une étape cruciale pour concevoir la transition effective d'un état individuel à l'état de populations structurées en

groupes hautement organisés. Si l'on pense au problème de la compatibilité de plusieurs niveaux d'organisation biologique – comme le suggérait l'hypothèse de la sélection multiniveaux – on peut supposer que le niveau inférieur doit favoriser la coopération au détriment de la compétition, ce qui permet une diminution de la force de sélection individuelle et de privilégier la sélection au niveau du groupe. De cette façon, une transition évolutive passe par la formation de groupes coopératifs qui, dans certaines circonstances, deviennent des entités intégrées et liées et qui peuvent être considérées comme de nouveaux niveaux d'individualité.

Si, d'une part, la coopération tend à maximiser la valeur sélective de groupes dont les membres agissent en coordination, optimisant leurs relations en tant que groupe, d'autre part, la coopération implique un coût pour certains individus qui appartiennent à ce groupe. Ce coût peut être simplement attribué à leur engagement ou à l'effort demandé lors de la coopération. La question de « l'intérêt » des individus à « déléguer » leur autonomie trouve ici toute sa légitimité : surproduire un élément fonctionnel pour l'ensemble, assurer la protection du groupe, apporter du matériel ou prévenir les possibles dangers, tous ces comportements bénéficient à l'ensemble, mais coûtent aux individus coopérateurs leurs investissements énergétiques dans ces tâches. Il est évident que dans tous les groupes organisés il y a des individus qui doivent accomplir davantage de tâches que d'autres ou des individus qui assurent des fonctions qui demandent plus de ressources énergétiques que d'autres. En effet, même si l'ensemble du groupe profite des bénéfices collectifs identiques, les individus ne sont pas obligés d'être également engagés dans leurs différentes tâches. En conséquence, la valeur sélective des coopérateurs peut être affaiblie par celle des autres membres du groupe qui ne contribuent pas autant ou qui prennent moins de risques. En même temps, on peut trouver des comportements non coopératifs parmi les membres d'un groupe, dont les individus récoltent les bénéfices apportés par les membres les plus collaborateurs, et profitent de cet avantage pour se développer dans la population au détriment des autres, détruisant ainsi les conditions dont leur propre propagation dépendait en premier lieu.

La problématique ouverte par le fait de penser la coopération comme étant le moteur de l'optimisation de groupes vers un état d'individualité collective peut se formuler ainsi : d'une part, la coopération émerge comme un processus qui réunit l'intérêt de tous, au sens où un groupe qui compte beaucoup de collaborateurs tire logiquement un bénéfice de l'augmentation de la valeur sélective de chaque individu de ce groupe ; d'autre part, l'effet logique du coût de la collaboration retombe sur les membres collaborateurs et engendre le risque de propagation

de la défection, auquel cas la sélection naturelle devrait causer une diminution de la fréquence de ces coopérateurs, conduisant par conséquent à une diminution de la valeur sélective moyenne des groupes, et paradoxalement à la perte de la possibilité de générer un nouveau niveau d'organisation stable.

Comme nous pouvons constater, cette problématique n'est pas chose aisée à appréhender. Elle a d'ailleurs été au cœur du débat sur les études de l'altruisme biologique, étant donné que cette caractéristique représente l'un de piliers fondamentaux pour penser l'apparition de groupes sociaux stables qui engendrent un nouveau domaine biologique. Dans le cadre précis de notre recherche insistons sur le fait que, dans le cas d'une transition majeure, la plupart des niveaux hiérarchiques (gènes, réseaux génétiques, cellules, cellules eucaryotes, organismes multicellulaires, etc.) a évolué à partir d'un processus d'individuation des groupes qui possède une caractéristique distinctive lors d'un processus de fusion entre les individus, dès lors que ces individus deviennent interdépendants. Ceci est étudié, dans l'approche de transitions majeures, comme dans toutes les variations théoriques actuelles autour de la sélection de groupes, comme étant un résultat de l'évolution de la coopération. En conséquence, si l'évolution de la coopération a montré que le fait de coopérer, même si cela implique parfois que les individus sacrifient leurs bénéfices individuels, permet de favoriser la valeur sélective du groupe au détriment des groupes moins collaborateurs, il est possible que la sélection naturelle ait favorisé la permanence des traits altruistes dans des groupes dont la valeur sélective moyenne était plus élevée. Ainsi, si l'altruisme est exprimé sans condition chez tous les membres d'un groupe social, il diminue la valeur sélective de l'élément altruiste au sein du groupe pour les raisons que nous venons d'expliquer. Cependant, les groupes altruistes sont plus aptes – dans le sens où la valeur sélective de ce groupe est plus importante que celle des groupes non-altruistes – ce qui peut favoriser l'évolution de ce trait malgré les désavantages individuels dans les groupes[588]. Ceci s'explique par le fait que la coopération, bien qu'elle implique un certain coût non négligeable au sein des groupes, possède aussi des avantages ce qui expliquerait pour quelle raison ces associations persistent : notamment le fait que les groupes développent des fonctions que les membres ne peuvent pas développer tout seuls.

[588] David Sloan Wilson, « Altruism and Organism: Disentangling the Themes of Multilevel Selection Theory », *The American Naturalist*, 1 juillet 1997, vol. 150, n° S1, p. S122-S134.

De cette façon, les groupes d'individus qui coopèrent peuvent briser les contraintes qui gouvernent la vie à toutes les échelles ; c'est le cas notamment de la vie unicellulaire lorsqu'elle a évolué vers des voies de complexité alors inexplorées. Ainsi, il semble raisonnable d'affirmer que la naissance de la collaboration, parfois exprimée sous les termes d'un sacrifice d'autonomie individuel, représente une étape cruciale dans la voie vers l'individuation d'un groupe. Le traitement de la problématique de la coopération passe donc par la compréhension de l'altruisme et de son évolution au sein des groupes, et représente la clé pour comprendre comment la collaboration agit en tant que principe optimisateur.

De ce fait, nous pouvons insister sur le fait que la conséquence logique de la coopération au sein des groupes se trouve dans le fait que, pour dépasser les difficultés théoriques posées par la sélection individuelle dans un contexte d'individuation collectif, nous avons besoin que la coopération puisse évoluer.

Dans le cadre de notre recherche, l'importance d'analyser ce point est évident :

D'une part, cette problématique établit l'une des conditions pour penser l'émergence d'une collectivité organisée : les individus doivent fonctionner ensemble avec des niveaux hauts de coopération et des niveaux bas de conflit. Cette analyse reprend la definition de l'organisme suggérée par Queller et Strassmann ; « *the organism is simply a unit with high cooperation and very low conflict among its parts* »[589]. Ceci signifie qu'un processus d'individuation collectif passe par une adaptation dans laquelle l'ensemble a réussi à diminuer la compétition et à augmenter la collaboration, ce qui est représenté dans l'organisme comme la suppression de la perturbation (dans l'idéal) des adaptations à des niveaux inférieurs. Dans une transition majeure nous trouvons des mécanismes –peut être différents à chaque transitions et contexte– à travers lequel un groupe d'organismes deviennent un seul organisme, c'est-à-dire un groupe qui possède un très bas niveau de conflit entre ces membres et un très haut niveau de coopération entre les mêmes membres

[589] David C. Queller et Joan E. Strassmann, « Beyond society: the evolution of organismality », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, vol. 364, n° 1533, p. 3143-3155.

D'autre part, en reprenant l'affirmation antérieure, soulignons ici le rôle de la coopération au sein des groupes qui sont devenus de véritables organismes. Le monde multicellulaire, notamment les comportements sociaux qui montrent les super organismes, nous apprend que dans un processus d'individuation collectif, certains individus (les coopérateurs) ne doivent pas privilégier leur propre gain individuel. L'évolution de l'altruisme chez les multicellulaires montre les traces d'un processus dans lequel des individus ont renoncé à privilégier leur propre succès reproductif au profit de celui des autres, afin de faire augmenter les chances pour que ces derniers puissent transmettre leurs gènes avec l'aide apportée par ces individus coopérateurs[590]. Cet exemple montre que l'analyse de l'émergence de collectivités optimisées, comme celle de multicellulaires et des super organismes, ne peut pas négliger l'importance de la coopération, en tant que notion qui décrit le fonctionnement d'une collectivité issus d'une transition évolutive majeure.

Dans la suite, nous approfondirons les conditions théoriques nécessaires à la formation de collectivités optimisées et organisées comme des agents, dont les principales sont associées à l'évolution de la coopération et contrôle du conflit entre les membres.

5.2 Organismalité

Le thème de l'évolution des comportements altruistes touche de près la discussion sur la sélection multiniveau. Ceci est dû au fait que l'existence de traits altruistes dans un groupe peut fournir une explication lorsque l'on se demande comment les effets simultanés de la sélection naturelle, à plusieurs niveaux d'organisation, peuvent agir, dans certains cas, en harmonie. Il ne faut pas oublier que la coexistence d'un groupe est forgée sur l'harmonie des différences individuelles, et par là même sur un taux différentiel de survie et de reproduction dans une population. C'est ainsi que la suppression de la compétition et l'évolution de la coopération, malgré le coût individuel de la valeur sélective des éléments altruistes, se constituent comme

[590] Cette forme d'altruisme, présente notamment chez les organismes sociaux, nous allons l'expliquer au cours de cette section.

des éléments indispensables pour expliquer comment deux niveaux hiérarchiques arrivent à coexister sans conflit.

En accord avec le point précédent, la notion d'organisme de Queller et Strassmann se montre pertinente : « *that what makes an organism is high and near-unanimous cooperation among its constituent parts, with actual conflicts among those parts largely absent or controlled* »[591]. Cette caractérisation distinctive des organismes, Strassmann et Queller l'appellent « organismality » (organismalité). Ce terme désigne un phénomène, ou processus social particulier, dans lequel les individus parviennent à s'orienter vers un but commun ; les parties travaillent ensemble en direction du tout intégré, avec une grande coopération et un très faible conflit[592].

La notion d'organismalité se présente comme un critère général qui permet de caractériser distinctivement un organisme, en considérant tous les niveaux d'organisation : les organismes peuvent être unicellulaires, multicellulaires, coloniaux ou symbiotiques, à condition qu'ils soient constitués de membres hautement coopératifs, ayant un faible conflit actuel. De ce fait, l'organismalité est restreinte à l'univers des entités qui ont engendré une grande coopération entre leurs parties et un faible conflit.

L'un de points intéressants de cette notion est que les deux ingrédients de l'organismalité, à savoir la coopération et le conflit, doivent être compris séparément. En effet, on peut concevoir des groupes qui sont très coopératifs mais qui ont également des niveaux de conflit très élevés (les sociétés humaines par exemple). A l'inverse, il peut y avoir des groupes qui n'ont aucun conflit tout en n'étant pas particulièrement coopératifs. Ainsi, l'organismalité décrit les conditions théoriques qui nous permettent de reconnaitre l'organisme, parmi de groupes qui n'ont pas encore atteint ces conditions. Elle regroupe les différents cas de phénomènes sociaux dans lesquels apparait une coopération très élevée entre les parties constituantes, et, en même temps, des conflits, réels ou potentiels, largement absents ou régulés entre ses parties.

Il convient de poursuivre l'analyse de cette notion plus en détail en affirmant davantage que cette notion constitue l'un de piliers fondamentaux pour penser un groupe d'organismes qui arrive à s'agencer en tant qu'unité stable au fil du temps, formant un nouveau domaine biologique de référence.

---

[591] D.C. Queller et J.E. Strassmann, « Beyond society: the evolution of organismality », art cit.
[592] *Ibid.*

5.2.1 Types de fusion d'organismes

L'évolution de l'organismalité est associée à un processus d'individuation collective particulier, et ceci peut inclure les deux types de collaboration, à savoir la sélection parentale ou le mutualisme. D'après David Queller, les organismes qui coopèrent relèvent de deux classes d'alliance : soit égalitaires, soit fraternelles[593].

D'un côté, les alliances égalitaires correspondent à des types d'agencements qui se produisent entre organismes d'origines différentes. Par exemple, la cellule eucaryote apparait par la fusion entre une cellule hôte et ses mitochondries, et ceci peut être considéré comme un prototype de l'alliance égalitaire (dans le sens où les deux partenaires pouvaient se reproduire originellement avec autonomie). Dans ce type d'alliance, il est intéressant de remarquer qu'elle donne lieu au principe de la spécialisation : les deux entités combinent des capacités distinctes vers un but commun. Bien entendu, ce type d'alliance sera stable si les deux parties arrivent à équilibrer l'exploitation des ressources de leur partenaire sans les surexploiter, et ceci peut être régulé s'il existe une interdépendance mutuelle suffisante[594].

Comme nous pouvons le déduire, ce type d'alliance correspond à un processus d'individuation collective à partir d'un ensemble hétérogène d'entités, celles-ci parvenant à s'agencer en tant qu'unité de sélection. On parle ainsi d'un processus de fusion d'individus de différentes origines, et le défi de penser ce type d'alliance requiert d'expliquer comment les potentiels conflits ont pu être réduits, en prenant en compte les difficultés théoriques que nous avons déjà évoquées à propos de sélection individuelle, étant donné que les individus d'origines différentes peuvent présenter plus de conflits potentiels à l'heure de se grouper et devenir une collectivité optimisée et stabilisée. La majeure partie des travaux consacrés à cette question suivent la logique des transitions majeures, apportant notamment des exemples empiriques qui analysent le passage de l'organisme unicellulaire au multicellulaire, tels que le comportement colonial de Volvox et Dictyostelium, qui prennent ces cas comme des exemples de transitions *en processus*[595]. On peut prendre pour exemple les siphonophores, issus du genre *physalia* (la

[593] David C. Queller, « Cooperators Since Life Began », *The Quarterly Review of Biology*, 1997, vol. 72, n° 2, p. 184-188.

[594] Comme nous allons expliquer plus loin, le conflit potentiel entre les membres d'un groupe peut être contraint par l'agencement de relations d'interdépendance, dans lequel l'existence de relations est l'une des conditions de l'existence de membres.

[595] John Tyler Bonner, *First Signals: the Evolution of Multicellular Development.*, Princeton, Princeton University Press, 2009, p. 156

Galère portugaise), composés de quatre types différents d'individus multicellulaires spécialisés qui ne peuvent pas vivre séparément. Les siphonophores, quoique n'étant pas un cas très répandu dans la culture biologique, ont à la fois le plus haut degré de spécialisation fonctionnelle entre les zooïdes, ainsi que la plus grande précision au niveau de l'organisation des colonies de tous les groupes d'animaux coloniaux[596]. De cette façon, une alliance égalitaire ou mutualiste permet de penser aux arrangements d'individus qui ont trouvé, à partir de leurs relations sociales proches, des conditions d'existence qui ont optimisé leur rapport au milieu environnant.

D'un autre côté, les alliances fraternelles comprennent communément des ensembles d'organismes qui sont constitués de cellules et de membres apparentés qui ont un patrimoine génétique commun. Ce type d'alliance est connu, à partir d'un article de Maynard Smith,[597] sous le nom de *sélection parentale*, et bien que Darwin – troublé par le comportement des abeilles ouvrières qui se sacrifient pour protéger leurs ruches[598] – fut le premier à avoir parlé d'une type de sélection qui pourrait être appliqué à la famille[599], c'est Hamilton qui a fourni, dans un article de trois pages intitulé « The evolution of altruistic behavior »[600], le premier traitement rigoureux de cette idée, en accentuant l'importance de la parenté génétique. Pour traiter les cas où un animal se comporte de manière à promouvoir les avantages des autres membres de l'espèce au détriment de sa propre descendance directe, Hamilton a construit le premier modèle « inclusif » pour l'évolution de l'altruisme[601].

L'idée repose sur la supposition que l'altruisme possède une base génétique. Ainsi, si un gène spécifique peut conduire un individu à renoncer à sa reproduction (par exemple), ce gène pourrait être favorisé si l'individu fournit une aide suffisante à un élément apparenté qui partagerait l'ensemble de ses gènes. Dans cette idée, l'évolution des comportements sociaux ne réside pas uniquement dans la valeur sélective individuelle, mais aussi dans ce que Hamilton appelle leur « *fitness* inclusive », à savoir un processus dans lequel les effets de la valeur

[596] Casey W. Dunn et Günter P. Wagner, « The evolution of colony-level development in the Siphonophora (Cnidaria:Hydrozoa) », *Development Genes and Evolution*, décembre 2006, vol. 216, n° 12, p. 743-754.
[597] J.M. Smith, « Group selection and kin selection », art cit.
[598] Si la reproduction représente le langage de la sélection naturelle, les individus altruistes devraient disparaître, et rapidement. C'est bien ce phénomène, l'altruisme, que Darwin trouvait insurmontable et fatal à toute sa théorie.
[599] C. Darwin, *L'origine des espèces*, *op. cit.*
[600] W.D. Hamilton, « The evolution of altruistic behavior », art cit.
[601] Lee Alan Dugatkin, « Inclusive Fitness Theory from Darwin to Hamilton », *Genetics*, 1 juillet 2007, vol. 176, n° 3, p. 1375-1380.

sélective individuelle sont étendus vers un succès reproductif indirect, c'est-à-dire la quantité de gènes qu'un individu pourra transmettre en favorisant le succès reproductif de ces individus apparentés qui, logiquement, partagent ces gènes. Dans un article fondateur pour cette approche, Hamilton explique que « *a gene causing its possessor to give parental care will then leave more replica genes in the next generation than an allele having the opposite tendency. The selective advantage may be seen to lie through benefits conferred indifferently on a set of relatives each of which has a half chance of carrying the gene in question* »[602]. Lorsque la somme des effets de la *fitness* inclusive des individus est positive, la caractéristique doit être favorisée par la sélection.

La théorie de Hamilton marque un moment très important dans les études sur l'évolution des comportements sociaux, précisément parce qu'elle permet d'expliquer pourquoi un comportement altruiste peut évoluer au sein des groupes, malgré les inconvénients que nous avons mentionnés sur le coût de la collaboration. La sélection parentale (kinship), permet de décrire des cas particuliers, tels que les insectes sociaux comme les abeilles (dans les hyménoptères), où la sélection de groupes d'organismes se présente comme la principale voie pour expliquer l'ensemble de comportements sociaux, parmi lesquels l'altruisme des ouvriers est un élément constitutif. La sélection parentale peut être résumée comme l'évolution d'un phénotype sous l'action de la sélection naturelle à cause des effets indirects sur la *fitness* des individus apparentés à des individus altruistes.

Il faut bien comprendre que la sélection parentale, en tant qu'adaptation collective, ne pourra seulement être envisagée comme une voie permettant de faire face au problème de l'altruisme et du contrôle des conflits que dans les cas où l'ensemble organisé est structuré à partir d'une seule cellule mère, et où tous les membres partagent un patrimoine génétique commun. Ceci renvoie notamment aux adaptations qui ont donné lieu aux organismes multicellulaires actuels[603], ainsi que les insectes sociaux ou superorganismes. En effet, l'évolution de la coopération était probablement facilitée par la haute parenté génétique des cellules dans les groupes, restant ensemble après des divisions cellulaires répétées. C'est ainsi que le fait de faire dériver le groupe à partir d'une seule cellule, comme c'est le cas dans la

[602] W.D. Hamilton, « The genetical evolution of social behaviour. I », *Journal of Theoretical Biology*, juillet 1964, vol. 7, n° 1, p. 1-16., p.1

[603] Pour une thèse intéressante sur ce sujet, voir : Stuart A. Newman, « Animal egg as evolutionary innovation: a solution to the "embryonic hourglass" puzzle », *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, 15 novembre 2011, vol. 316, n° 7, p. 467-483.

plupart des lignées multicellulaires majeures, correspond à une adaptation qui constitue probablement l'une de grandes nouveautés des dernières transitions évolutives – ceci étant stabilisé éventuellement par les avantages indirects de la sélection parentale contre la défection et les mutants égoïstes, malgré le coût direct de la réduction de la taille des propagules[604]. Ce processus assure que chaque génération commence avec un groupe de cellules qui partage l'ensemble de leurs gènes par filiation. Et il est pensé comme l'une de principales adaptations qui expliquent l'harmonie et l'absence de conflit lors d'un couplage multicellulaire[605]. De cette manière, le passage, lors du développement embryologique, à travers une propagule unicellulaire, en plus de l'héritage uni-parental d'organelles, réduit le conflit potentiel entre les cellules qui sont génétiquement hétérogènes[606]. C'est ainsi que la parenté génétique est adoptée par une partie importante de la communauté de chercheurs, ce concept étant érigé comme étant l'une de principales adaptations qui permette de contrôler le conflit et de faciliter l'intégration fonctionnelle de membres du groupe[607].

Toutefois, ceci ne représente pas la seule possibilité d'adaptation collective permettant de contrôler le conflit entre les parties. En effet, il faut retenir qu'une transition évolutive correspond à l'émergence d'une collectivité-unité, et pourtant l'enquête porte sur les processus et les adaptations évolutives qui ont rendu possible la fusion d'individus, dont la parenté génétique, ou l'origine commune unicellulaire, serait l'une des adaptations possibles – notamment pour les organismes multicellulaires actuels – pour arriver à s'agencer sans conflit et à atteindre l'organismalité. En même temps, l'origine des mécanismes d'organisation du développement, qui a un lien direct avec la question du contrôle de conflit –et qui ne demande pas nécessairement une même origine génétique– a suscité aussi beaucoup d'intérêt dans les recherches autour de nouveaux niveaux hiérarchiques d'individualités. Ainsi, divers traits qui sont apparus au cours de l'histoire évolutive peuvent être considérés comme des adaptations qui améliorent le dilemme essentiel de la vie collective, supprimant ainsi la possible subversion des individus du niveau inférieur et rendant possibles la stabilisation et l'optimisation du collectif.

---

[604] On suppose souvent que la transition vers la multicellularité a été alimentée, entre autres, par les avantages de la grande taille.

[605] Richard K. Grosberg et Richard R. Strathmann, « The Evolution of Multicellularity: A Minor Major Transition? », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2007, vol. 38, n° 1, p. 621-654.

[606] Carl T. Bergstrom et Jonathan Pritchard, « Germline Bottlenecks and the Evolutionary Maintenance of Mitochondrial Genomes », *Genetics*, 1 août 1998, vol. 149, n° 4, p. 2135-2146.

[607] Dawkins 1982 ; Keller et Surette 2006 ; Maynard Smith 1988 ; Maynard Smith et Szathmary 1995; Queller 1997, 2000 ; Seger 1988 ; Van Valen 1988, etc.

Il est important de noter que les deux types d'alliances que nous venons d'expliquer prennent manifestement des chemins différents. Ainsi, pour l'illustrer autrement, lorsqu'il est question des organismes multicellulaires, on reconnait que leur production et leur développement, dans l'actualité, est le résultat d'une partition cellulaire qui débute d'une seule cellule mère et qui aboutit à la production de cellules clones, chacune ayant une fonction spécifique. Mais ceci ne constitue pas l'unique exemple d'organisme multicellulaire actuel, ni de chemin d'agencement vers une unité de sélection et/ou vers l'organismalité. Comme c'est le cas dans l'origine symbiotique de la cellule eucaryote, il y a d'autres conditions qui ne s'appuient pas uniquement sur les avantages de la parenté génétique, et les modèles doivent donc envisager l'émergence d'une unité à partir d'espèces séparées.

Pour résumer, nous pouvons dire que ces deux types d'alliances peuvent permettre à un groupe de parvenir à la condition de l'organismalité, et éventuellement d'être qualifié d'organisme, à condition simplement que l'une ou l'autre de ces alliances ait évolué vers une haute collaboration et un niveau très bas de conflit entre ces membres.

5.2.2 Les conditions pour l'organismalité

Bien qu'un processus de fusion soit significativement différent d'un processus de fragmentation, l'organismalité s'applique néanmoins également à ces deux processus en tant que principe opérationnel. En effet elle permet de distinguer les groupes d'organismes et les organismes tout court, sans prendre en compte le type d'alliance qui y est à l'œuvre. Ainsi, les auteurs avancent l'idée selon laquelle l'organismalité, en étant un processus fondamentalement social, peut être favorisée à partir de trois types de conditions.

Premièrement, il doit y avoir des avantages communs à la coopération, de manière à ce que les interactions soient plus significatives que celles que nous pouvons trouver dans de simples interactions de proximité ou topologiques. En effet, l'étude de la coopération, ou mode d'agencement, est souvent divisée par les différentes manières d'envisager l'interaction entre individus : la question est de savoir si les interactions se produisent à l'intérieur de l'espèce ou

entre les espèces, ce qui différencie une théorie de sélection de groupe d'une théorie de sélection parentale – cette dernière se produisant uniquement à l'intérieur d'une espèce[608]. Cependant, le phénomène de coopération entre les espèces et à l'intérieur de celles-ci nécessite des corrélations spatiales et temporelles dans le comportement des individus qui interagissent en coopération. C'est ainsi que Michod propose la notion de structure comportementale de la population (behavioural structure), pour généraliser les comportements associatifs, génétiquement structurés[609] ou pas.

La structure comportementale de la population implique que la distribution des interactions des membres d'un groupe n'est pas aléatoire, de telle sorte que les comportements coopératifs ont tendance à être positivement associés entre eux (de même pour les comportements égoïstes non coopérants)[610]. Ainsi, les comportements des individus doivent être positivement associés, obtenant des avantages communs tels que le bénéfice qualitatif de combiner plusieurs fonctions différentes, par exemple, ou simplement de la réduction du risque de prédation en raison de l'augmentation de la taille.

Le « comportement », dans le sens proposé par Michod, se réfère aux actions et aux activités qui conditionnent la valeur sélective des individus qui interagissent entre eux, peu importe le type d'interaction ou de phénomène associatif. Ainsi, la structure comportementale se définit comme la répartition non aléatoire des comportements dans la population subordonnée à la coopération[611].

Ce dernier point se rapproche du schéma de Geoffrey Smith décrivant une population darwinienne qui transite entre une population marginale et une population paradigmatique, au sens où une population darwinienne possède une structure permettant de distinguer un domaine de relation interne (non aléatoire) différent de celles des autres populations darwiniennes. Ainsi, la structure comportementale permet de penser *« how kin selection, group selection, assortment, learning and reciprocation may be related in the same model and understood as different ways to get the requisite level of behavioural structure for altruism to evolve »*[612].

---

[608] Nous allons revenir sur ce point plus loin.

[609] Albert Jacquard, *The genetic structure of populations*, s.l., Springer Science & Business Media, 2012, vol.5.

[610] Richard Michod et Matthew Herron, « Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality », *Journal of evolutionary biology*, 1 octobre 2006, vol. 19, p. 1406-1409; discussion 1426.

[611] Richard E. Michod et M. J. Sanderson, « Behavioral structure and the evolution of cooperation », *Evolution: essays in honor of John Maynard Smith*, 1985, p. 95-104.

[612] Richard E. Michod et Matthew D. Herron, « Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality », *Journal of evolutionary biology*, 2006, vol. 19, n° 5, p. 1406-1409., p. 1407

Deuxièmement, certaines conditions doivent largement correspondre aux intérêts reproductifs des parties. Cette idée souligne la nécessité de l'interdépendance des parties. En effet, plus les intérêts de l'un sont liés aux intérêts de l'autre, plus la coopération est susceptible de surpasser l'exploitation de l'un par l'autre, et ainsi l'organisation du système tend à une collaboration plus étroite. Cette condition peut être facilement satisfaite dans les organismes dont la parenté est élevée, ce qui permet de réduire le conflit potentiel. En fait, ce dernier constat ne fait que réaffirmer l'hypothèse de Hamilton sur la *fitness* inclusive en tant que moyen d'arriver à instaurer un faible niveau de conflit, considérant que celui-ci peut simplement passer par l'absence de différences génétiques significatives. En effet lorsque les éléments constitutifs d'un organisme sont génétiquement identiques, l'intérêt du groupe est favorisé, et il n'y a pas de conflit au niveau inférieur[613].

Toutefois, cette condition est un peu moins évidente pour les individus qui ne sont pas reliés génétiquement. Cependant, il arrive que ces types de groupes développent des mécanismes qui donnent des intérêts reproductifs communs, en particulier si les unités sont complétées de façon coordonnée et équitable[614]. En effet, on trouve beaucoup d'exemples de phénomènes de mutualisme et de symbiose, dans lesquels les organismes développent un degré significatif d'intérêts reproductifs. Par exemple les symbiotes de Buchnera sont transmis par des œufs de puceron, de même que les jeunes reines Atta, quand elles se déplacent pour fonder une nouvelle colonie, transportent un peu de champignon issu de leur colonie natale[615].

Finalement, pour atteindre l'organismalité, les conflits potentiels doivent être supprimés par un mécanisme de contrôle. Sur ce point-là, Michod suggérait que pour concevoir un processus d'individuation de groupes, il est nécessaire qu'apparaissent des mécanismes qui contrôlent le conflit. Le contrôle de conflit peut être compris comme un ensemble de processus par lequel les changements du niveau inférieur sont modulés en faveur de l'émergence d'un nouveau niveau. Ce point peut être formulé de la manière suivante : « *the process by which the*

[613] Joan E. Strassmann et al., « Genetic relatedness and incipient eusociality in stenogastrine wasps », *Animal Behaviour*, 1 octobre 1994, vol. 48, n° 4, p. 813-821.
[614] Sur ce point, voir : L. M. Cosmides et J. Tooby, « Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict », *Journal of Theoretical Biology*, 7 mars 1981, vol. 89, n° 1, p. 83-129.
[615] Joan E. Strassmann et David C. Queller, « The social organism: congresses, parties, and committees », *Evolution*, 2010, vol. 64, n° 3, p. 605–616.

fitness of lower level units are aligned with the fitness of the group »[616]. Ainsi, Michod a avancé l'idée selon laquelle les groupes d'entités appartenant au niveau inférieur comptent comme un seul individu, et génèrent ainsi un nouveau niveau hiérarchique, uniquement lorsqu'ils ont évolué vers un type spécial d'adaptation, voire des mécanismes de régulation de l'ordre pour contrôler les tendances égoïstes de leurs membres. Avant cette étape, les groupes sont simplement des collections d'entités libres et non pas de véritables individus évolutifs[617].

Le contrôle de conflit, dans tous les systèmes organisés, passe par un processus de médiation, ce qui veut dire, dans un contexte de groupes d'individus, que les variations du niveau inférieur doivent être modulées en faveur de la stabilité du système. Comme nous l'avons déjà noté plusieurs fois, un processus de sélection de groupe doit contraindre les flux de la sélection individuelle (ce qui passe par une contrainte sur le niveau inférieur dans la logique hiérarchique déjà exposée), et celle-ci implique la nécessité d'avoir des mécanismes qui contrôlent le conflit et la prolifération des tendances égoïstes. Ainsi, la collaboration doit être assistée pour aboutir à un résultat stable, ce qui veut dire que le groupe doit évoluer vers des mécanismes qui concilient les différents membres, pour maintenir la collaboration de l'ensemble au détriment des comportements égoïstes. La médiation de la coopération peut être canalisée, comme dans la plupart des systèmes complexes, à partir de l'évolution de mécanismes de spécialisation, autrement dit : la division du travail.

5.2.3 La spécialisation

Nous avons vu que lors d'une transition majeure, les individus qui étaient auparavant autonomes deviennent dépendants du niveau hiérarchique supérieur –c'est-à-dire du réseau d'interactions entre individus– pour exister en tant que membres du groupe. Cette dépendance consiste dans le fait que ces individus deviennent les parties spécialisées d'un nouveau niveau d'organisation. Cette spécialisation se traduit par la conversion des individus, auparavant autonomes, en éléments fonctionnels pour l'ensemble d'un nouveau domaine biologique. Ceci peut également être compris comme un processus de transfert des fonctions vers le niveau

[616] Richard E. Michod et Denis Roze, « Cooperation and conflict in the evolution of individuality. III. Transitions in the unit of fitness », *Lectures on mathematics in the life sciences*, 1999, p. 47-92.
[617] Richard E. Michod, « Evolutionary Transitions in Individuality: Multicellularity and Sex » dans Brett Calcott et Kim Sterelny (eds.), *The Major Transitions in Evolution Revisited*, Cambridge, Mass., MIT Press, 2011, p. 169–198.

supérieur[618]. On parle alors de l'évolution de la spécialisation, et l'idée de la dépendance fonctionnelle qu'on observe lors d'une transition majeure s'accorde bien avec la notion d'indivisibilité que suppose la notion d'individu. En fait, dans le contexte biologique, lorsqu'une spécialisation des individus du niveau inférieur dans des fonctions vitales se produit (telles que la reproduction ou le fonctions somatiques), la structure supérieure devient indivisible, c'est-à-dire qu'elle devient un véritable individu : « *The individuals in a group evolving to perform different tasks (division of labor); division of labor becoming so specialized that the members of the group become dependent upon each other* »[619]. Ainsi, la division du travail, résultant de la spécialisation des individus, finit également par fixer une dépendance mutuelle : les individus deviennent tellement spécialisés qu'ils perdent la possibilité de réaliser d'autres tâches. De plus, lorsqu'un groupe devient irréversiblement spécialisé, ce qui est une manière efficace de contrôler la compétition de ses membres, il fixe également une dépendance fonctionnelle irréversible[620]. La spécialisation est par conséquent capitale dans le processus d'individuation collective.

Si nous pensons à l'émergence d'une unité à partir d'un ensemble hétérogène d'individus – comme c'est le cas dans l'apparition de la cellule eucaryote ou des premiers organismes multicellulaires[621] – on peut mieux comprendre l'importance de la spécialisation. En fait, la coopération et la résolution de conflit, qui représentent les conditions fondamentales pour atteindre l'organismalité, ont pu apparaitre dans un groupe, lors des transitions majeures, à partir de l'évolution de mécanismes de spécialisation fonctionnelle, facilitant les conditions pour qu'un individu émerge à partir d'un groupe d'individus. En effet, l'interdépendance fonctionnelle – c'est-à-dire le fait que la fonction du partenaire devient indispensable pour la stabilité de soi, mais aussi pour celle de l'ensemble – semble indispensable pour normaliser[622]

[618] Nous allons reprendre cette idée dans la section 5.3.

[619] Stuart A. West et al., « Major evolutionary transitions in individuality », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 18 août 2015, vol. 112, nº 33, p. 10112-10119., p. 10113

[620] Nous allons développer cette notion plus loin.

[621] Voir les travaux originels sur l'émergence de la multicellularité : Stuart A. Newman, Gabor Forgacs et Gerd B. Muller, « Before programs: the physical origination of multicellular forms », *The International Journal of Developmental Biology*, 2006, vol. 50, nº 2-3, p. 289-299. Chikara Furusawa et Kunihiko Kaneko, « Origin of multicellular organisms as an inevitable consequence of dynamical systems », *The Anatomical Record*, 1 novembre 2002, vol. 268, nº 3, p. 327-342. C.

[622] Nous avons précisé dans le chapitre deux que ce qui caractérise un système biologique autonome est le fait que ses activités deviennent la norme de son existence. En ce sens, nous appliquons le même principe, car l'interdépendance fonctionnelle d'une collectivité hétérogène réside également dans le fait que les activités

un groupe qui entretient des relations constitutives. C'est ainsi que nous pouvons dire que la spécialisation fonctionnelle est une façon fondamentale de contrôler le conflit.

Toutefois, étant donné le problème de la sélection individuelle et toutes les questions que nous avons déjà traitées concernant la sélection multiniveau, cette normalisation ne paraît pas automatique. C'est en ce sens que nous comprenons l'importance de la médiation du conflit pour penser l'émergence d'un niveau supérieur d'individualité ; ce qui revient à dire qu'il faut prendre en compte l'évolution des mécanismes de contrôle qui stabilisent les individus d'une population, et qui sont d'ailleurs indispensables pour l'émergence et la stabilité d'une collectivité. En effet, David C. Queller souligne : « *if independent units are to come together into successful new organismal entities, there must be some means of controlling the conflicts between them, some means of ensuring that the old units do not continue to pursue their individual reproduction at the expense of the group* »[623]. Nous estimons que ces mécanismes peuvent être observés dans l'analyse du système multicellulaire actuel, sous la forme de *contraintes développementales*. Ainsi, nous pouvons penser que l'apparition des mécanismes de contrôle du conflit ait pu évoluer vers des mécanismes précis de développement, observables dans les organismes complexes actuels[624]. L'émergence de mécanismes de développement dans le phénomène de la multicellularité – qui apparaît comme la conséquence générale de l'interaction entre les dynamiques intérieures et extérieures des sociétés cellulaires – peut être comprise comme un mécanisme général de différenciation spontanée des unités biologiques, qui se répliquent, et où les cellules (qui ont des réactions chimiques oscillantes intérieures) se différencient par interaction avec d'autres cellules, à partir du moment où leur nombre augmente par des divisions[625]. L'origine des organisations multicellulaires peut être décrite comme une conséquence inévitable de la dynamique interactive cellulaire, sans pour autant devoir postuler un mécanisme préformé qui contraint le comportement cellulaire[626]. Ce sujet est étudié en lien avec le thème des comportements de systèmes complexes. Notamment parce que,

---

fonctionnelles de partenaires deviennent la norme de l'existence de cette même collectivité, et partant de chaque même composante.

[623] David C. Queller, « Relatedness and the fraternal major transitions », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2000, vol. 355, nº 1403, p. 1647–1655.

[624] Sur ce point-là, la thèse de Stuart Newman Ramray Bhat est à prendre en considération : Stuart A. Newman et Ramray Bhat, « Dynamical patterning modules: a "pattern language" for development and evolution of multicellular form », *The International Journal of Developmental Biology*, 2009, vol. 53, nº 5-6, p. 693-705.

[625] C. Furusawa et K. Kaneko, « Emergence of multicellular organisms with dynamic differentiation and spatial pattern », *Artificial Life*, 1998, vol. 4, nº 1, p. 79-93.

[626] Davide Vecchi et Isaac Hernández, « The epistemological resilience of the concept of morphogenetic field » dans Alessandro Minelli et Thomas Pradeu (eds.), *Towards a Theory of Development*, Oxford, Oxford University Press, 2014, p. 79-94.

lors des interactions, la cellule, en tant que système complexe non-linéaire loin de l'équilibre thermodynamique (c'est-à-dire instable), montre les conditions initiales propices à l'émergence d'un ordre à partir du chaos[627]. C'est ainsi qu'il est raisonnable de supposer l'évolution de mécanismes de contrôle de l'ordre, ceux-ci pouvant avoir évolué vers l'émergence de mécanismes de développement très sophistiqués et complexes, alors qu'il s'agissait à l'origine du phénomène spontané et aléatoire de différenciation fonctionnelle associé au comportement cellulaire. Cet « ordre », produit à partir de l'interaction entre les cellules et leur dynamique intracellulaire, entraîne l'émergence de règles. Sa production intervient spontanément en fonction des interactions cellulaires, parvenant avec le temps à un processus de développement robuste qui maintient un degré d'ordre dans une société cellulaire[628]. Ainsi, l'émergence des règles d'une société cellulaire, qui n'est rien d'autre qu'un proto-développement, peut être théorisé comme une conséquence des interactions entre les cellules[629]. Finalement, dans le cas des groupes multicellulaires, la médiation des conflits peut impliquer la propagation de médiateurs de conflit engendrant l'auto-surveillance, le contrôle maternel du destin cellulaire, la diminution de la taille des propagules, la croissance déterminée de l'organisme, des réponses apoptotiques, ou encore de la séquestration de lignée germinale[630].

À ce stade, nous pouvons conclure que l'apparition des mécanismes de médiation de conflit, dans des groupes collaborateurs, correspond aux premières fonctions qui rendent possible la conversion d'un groupe en unité. L'émergence de l'individualité dépend ainsi de l'émergence des fonctions de niveau supérieur, notamment des fonctions qui restreignent le conflit en assurant la stabilité et l'harmonie des unités de niveau inférieur. On peut alors dire que l'une des différences cruciales entre un groupe d'individus et une unité composée d'individus réside dans le fait que la seconde possède, entre autres, des fonctions qui assurent la persistance des membres composant le nouvel organisme. Dans ce sens, nous pouvons

[627] Brian C. Goodwin, *How the leopard changed its spots: the evolution of complextiy*, 1. Princeton ed., with New preface., Princeton, NJ, Princeton University Press, 2001, 252 p ; Stuart A. Newman et John T. Bonner, *Multicellularity: Origins and evolution*, Vienna, Mit Press, 2016 ; K. Kaneko et T. Yomo, « Isologous diversification: a theory of cell differentiation », *Bulletin of Mathematical Biology*, janvier 1997, vol. 59, nº 1, p. 139-196.
[628] Chikara Furusawa et Kunihiko Kaneko, « Emergence of rules in cell society: Differentiation, hierarchy, and stability », *Bulletin of Mathematical Biology*, 1 juillet 1998, vol. 60, nº 4, p. 659-687.
[629] K. Kaneko et T. Yomo, « Isologous diversification », art cit.
[630] Richard E. Michod et Aurora M. Nedelcu, « On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality », *Integrative and Comparative Biology*, 2003, vol. 43, nº 1, p. 64-73.

constater que le fait d'avoir des mécanismes qui conduisent à l'harmonie multiniveau[631] correspond finalement à l'une des fonctions de niveau supérieur qui sert de critère de distinction entre les véritables systèmes individualisés et les agrégats d'individus qui n'ont pas fixé de relations constitutives, et qui donc ne correspondent pas à de véritables individus. Ainsi, les mécanismes de développement, en tant que propriété qui gère la mise en place des différentes fonctions d'une collectivité, sont l'une des propriétés nécessaires pour la complexification des systèmes biologiques. En même temps, une propriété collective, telle que la fonction développementale, permet de distinguer les véritables unités coordonnées par rapport à des agrégats qui n'ont pas évolué vers un état d'interdépendance fonctionnelle significative.

5.3 Transfert de fonctions

Nous avons souligné dans la section 4.4.2 qu'une corrélation négative d'individualité entre la partie et le tout permet de penser la manière par laquelle les niveaux d'organisation qui composent une collectivité s'harmonisent. En même temps, cette corrélation négative se présente comme une condition nécessaire pour qu'un ensemble s'agence en tant qu'unité. Nous avons aussi expliqué que, derrière cette corrélation négative, apparaissent des mécanismes qui gèrent la compétition entre les membres d'un groupe, ce qui apporte une harmonisation du niveau inférieur avec le niveau supérieur. En effet, cela s'explique par le fait que le contrôle de la compétition et du conflit permet de faire basculer la force sélective du côté du groupe.

Nous avons également mentionné l'hypothèse de Hamilton sur *la fitness inclusive* comme étant une voie qui permettrait de résoudre les problèmes théoriques posés par la collaboration, notamment à cause des désavantages liés aux éléments altruistes dans les groupes collaborateurs. La solution de la sélection parentale permet sans doute de penser le contrôle de conflit dans les organismes multicellulaires, mettant bien en évidence l'évolution des mécanismes complexes de fragmentation d'une unité mère suivis d'un processus de développement extrêmement précis. Mais, cela ne nous permet pas de penser véritablement un processus d'émergence de l'individualité dans son origine, lorsque – comme nous l'avions

[631] Nous pensons que les mécanismes du développement sont un très bon exemple de contrôle de conflit, ceci étant une fonction d'ordre supérieur, notamment une fonction qui permet de gérer une multiplicité d'individus dans un seul domaine organisationnel.

mentionné – il s'agit plutôt d'un processus de fusion d'individus. En effet, penser l'émergence de l'individualité nécessite plus que de théoriser le phénomène de la coopération entre un groupe de cellules génétiquement apparentées. Comme nous l'avons avancé dans la section antérieure, avant l'évolution de la sélection parentale, l'individualité dépend de l'émergence de fonctions de niveau supérieur qui restreignent la possibilité de confrontations entre les membres, assurant que la coopération continue entre unités de niveau inférieur. Le contrôle de conflit conduit – à travers l'évolution des adaptations qui le réduisent – à une plus grande individualité et une plus grande harmonie pour l'organisme[632]. Ainsi, pour penser de manière adéquate une transition de l'individualité, il faudrait probablement réfléchir à un passage adaptatif antérieur, ou complémentaire, à la sélection parentale, qui ne suppose pas un mécanisme complexe de différenciation, mais dont on puisse identifier des traces. Autrement dit, nous avons besoin de théoriser un mécanisme proto-développemental responsable de la gestion du conflit.

Sur ce point-là, dans le cas de l'émergence de la multicellularité, Leo Buss et Richard Michod essayent de développer des thèses complémentaires à celle de la sélection parentale : la séquestration précoce de la lignée germinale. Sans pour autant nier l'importance de l'homogénéité parentale, qui facilite l'affinité entre membres qui composent une unité organisée, une telle adaptation peut aussi expliquer la réduction de conflit par le biais de la spécialisation fonctionnelle des membres d'un groupe. Ainsi, Leo Buss[633], en mettant de côté l'importance de l'origine uni-parentale comme moyen de résolution de conflit, a souligné le rôle éminent du contrôle maternel et de la séquestration de la lignée germinale, en tant que médiateurs de conflit pendant la transition de la multicellularité. À ce propos, la séquestration de la lignée germinale, comme cas d'adaptation spécifique de la multicellularité, suppose la division fonctionnelle entre cellules somatiques et germinales[634]. Une conséquence intéressante de cette division fonctionnelle est l'interdépendance fonctionnelle qu'elle suppose, car un ensemble divisé par des fonctions fondamentales, comme la reproduction et les fonctions somatiques (le métabolisme par exemple), conduit à une dépendance fonctionnelle vitale, de

[632] Richard E. Michod et Denis Roze, « Cooperation and conflict in the evolution of multicellularity », *Heredity*, 2001, vol. 86, n° 1, p. 1-7.
[633] L.W. Buss, *The evolution of individuality*, *op. cit.*
[634] Philippe Huneman, « Adaptations in Transitions: How to Make Sense of Adaptation When » dans Philippe Huneman et Frédéric Bouchard (eds.), *From Groups to Individuals. Evolution and Emerging Individuality*, Cambridge, MIT Press, 2013, p. 141.

manière à ce que chaque individu (ou type cellulaire) ait besoin de la fonction de l'autre pour exister[635]. En d'autres termes, une division fonctionnelle entraine une dépendance constitutive irréversible.

L'explication de Richard Michod sur le transfert de *fitness* comme moyen de résolution de conflit va également dans le sens de Leo Buss. Michod suggère que le déplacement d'un état individuel de sélection vers un état collectif de sélection – point que nous venons d'aborder à partir de l'évolution de la coopération – peut être conduit sur la base d'un transfert de *fitness* entre le niveau inférieur et le niveau supérieur. Comme nous l'avons déjà noté, la valeur sélective, ou *fitness*, de toute unité évolutive peut être comprise en fonction de ses deux composantes de base : la fécondité (reproduction) et la viabilité (survie). Le transfert de *fitness* implique alors que des éléments ou fonctions qui ont un lien direct avec la valeur sélective des individus – et qui ont un lien direct avec de fonctions reproductives et de survie – doivent être « exportés » au niveau supérieur ; ceci étant compris comme la façon dont la conciliation entre deux niveaux d'organisation opère. Pour les études sur la transition évolutive, qui comprennent l'émergence de la multicellularité, la coopération est centrale parce qu'elle permet l'exportation de la *fitness* de niveau inférieur au bénéfice du niveau supérieur[636]. Ainsi, nous pouvons rejoindre l'idée que Michod développe à partir d'une corrélation négative de *fitness* ; ceci opérant sous la forme d'un transfert de fonctions de *fitness* d'un niveau à un autre. Afin qu'une collectivité arrive à se cordonner en tant qu'agent évolutif, la *fitness* des individus doit diminuer en faveur de l'augmentation de la *fitness* du groupe.

Sur le point précédent, comme nous l'avons souligné plusieurs fois, la problématique centrale qui apparait lorsqu'on enquête sur l'émergence d'un nouveau niveau hiérarchique est de savoir comment il peut y avoir une conciliation de plusieurs niveaux d'organisation dans lequel chaque niveau est soumis aux forces de la sélection naturelle à sa propre échelle. Quand on conçoit l'action simultanée de la sélection naturelle à plusieurs échelles du vivant, on suppose en fait une coexistence de ses niveaux, sans laquelle l'ensemble de ses niveaux serait perturbé et ne parviendrait pas à se stabiliser en tant que groupe, et encore moins en tant que nouvel individu évolutif. Alors, cette coexistence peut être justifiée comme une conséquence

[635] Nous allons revenir sur ce point plus loin.
[636] R. Michod et M. Herron, « Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality », art cit.

de transfert de *fitness* du niveau inférieur vers le niveau supérieur. Si l'on considère la thèse de Michod sur ce sujet, il faudrait savoir spécifiquement comment ce processus facilite la cohabitation d'au moins deux niveaux d'organisation différents.

À ce stade, il est très utile de reprendre l'image du déplacement d'un groupe d'individus vers un seul individu. Comme nous l'avons précisé à plusieurs reprises, lorsque l'on parle d'une transition entre un niveau et un autre, le niveau inférieur – celui qui est constitué par les particules ou individus autonomes au début de la transition – doit renoncer à son statut de « tout-individu » pour devenir un fragment d'un individu-autre, ce qui passe par la diminution de la force sélective individuelle et par l'augmentation de la force sélective de groupe. L'interprétation immédiate de ce schéma est que l'individu darwinien paradigmatique, si on prend l'image de Godfrey-Smith, se trouve aux extrêmes de la courbe où chaque extrême représenterait la fin d'une transition majeure. On parle alors d'un déplacement de l'individualité d'un point de la courbe à un autre.

Dans la même perspective, Richard Michod reprend les évènements des transitions majeures en les interprétant comme étant des transitions de l'individualité, en se focalisant sur les mécanismes de transfert de cette individualité vers le niveau supérieur. Dans ce cas-là, la thèse de transfert de *fitness* prend tout son sens, en étant considérée comme un moyen de concilier un niveau d'organisation avec un autre, à travers une diminution de la *fitness* individuelle et une augmentation de la *fitness* du groupe[637]. La logique de cette thèse repose sur le fait que, si l'on pense à des fonctions qui peuvent représenter la *fitness*, par exemple la fonction reproductive ou les fonctions somatiques de survie, un transfert de ces fonctions vers un contexte de groupe pourrait alors déplacer les forces de sélection individuelle vers le groupe. D'une part, parce que les individus, qui ont transféré des fonctions ayant un lien direct avec la valeur sélective vers un contexte de groupe, n'auront plus leur indépendance individuelle – ce qui fait que leur valeur sélective dépendra absolument des relations qu'ils ont fixées dans le groupe. D'autre part, parce qu'un transfert de fonctions de *fitness* vers le groupe permet à ce groupe d'être sélectionné en tant qu'ensemble, définissant ainsi son statut d'individu évolutif.

[637] Erik Hanschen, Deborah E. Shelton et Richard Michod, « Evolutionary Transitions in Individuality and Recent Models of Multicellularity » dans Inaki Ruiz Trillo et Aurora Nedelcu (eds.), *Evolutionary Transitions to Multicellular Life*, London, 2015, p. 165-188.

Or, l'enquête proposée par Michod cherche à déterminer comment un groupe d'individus peut être sélectionné de manière à ce que ses propriétés de *fitness*, notamment l'héritabilité et la viabilité, ne soient pas uniquement expliquées par des mécanismes de minimisation de confit, mais aussi par des mécanismes qui protègent des potentiels conflits ou des mutations délétères. Parmi ces mécanismes, la distinction entre une lignée germinale et une lignée somatique est particulièrement importante. Nous rejoignons la suggestion de Leo Buss, selon laquelle le mécanisme de séparation de la lignée germinale permet de séparer un ensemble de cellules spécialisées dans la reproduction, d'un autre ensemble de cellules spécialisées dans le maintien de l'organisme. Cette séparation est interprétée comme un transfert de ces fonctions vers un contexte relationnel plus large, à partir d'une redistribution fonctionnelle[638]. Nous verrons, en poursuivant notre étude, que ce mécanisme prévient les possibles mutations délétères des cellules somatiques égoïstes, empêchant leur reproduction indépendante et leur multiplication au sein de la population globale.

5.3.1 Complexification par simplification

Tout d'abord, revenons sur l'une des questions centrales de l'harmonie entre niveaux : si l'on assume qu'une corrélation négative entre la partie et le tout est indispensable pour la conciliation entre deux niveaux d'organisation, quel intérêt les individus ont-ils à déléguer une partie de leurs fonctions alors que ces fonctions les rendent libres et autonomes ? On suppose bien sûr que la collaboration, qui passe par une perte d'autonomie individuelle, implique davantage certains bénéfices pour les entités d'une collectivité. Nous avons déjà noté que l'hypothèse de Hamilton répondait à cette question en étendant les bénéfices de la *fitness* chez les individus altruistes qui sont apparentés.

Mais, peut-être peut-on répondre aussi au sens large en supposant que lorsque chaque unité subordonne une partie de son autonomie au service de l'entretien d'une organisation générale, elle facilite en même temps sa propre réalisation individuelle, étant donné que l'ensemble des relations lui fournit des fonctions qu'elle n'a alors pas à réaliser elle-même. Cette dernière suggestion suppose un principe méréologique commun : quand le tout devient

[638] Nous allons reprendre ce point plus loin.

plus complexe, les parties deviennent plus simples[639]. Cette logique méréologique se rapproche alors de l'idée de Michod que nous décrivions comme une corrélation négative de *fitness* : « *during a transition from a lower to a higher level, we expect the fitness of the higher level to increase and the fitness of the lower level to decrease* »[640]. Certes, un transfert de fonctions entraîne une simplification des individus, mais il permet en même temps la complexification de l'ensemble composé d'individus. Si l'on interprète un transfert de fonctions comme une spécialisation des parties, la spécialisation d'une partie est sans doute plus bénéfique pour « l'ensemble », bien que la partie puisse devoir opérer des actions qui ne lui servent pas directement (par exemple surproduire un composant particulier ou s'exposer davantage aux dangers). En retour, « l'ensemble » apporte des choses à la partie qu'elle n'a plus à produire par elle-même (par exemple le fait que les parties puissent être favorisées par un milieu plus stable ou que certains individus puissent transmettre leurs gènes).

De cette manière, on peut comprendre le transfert de *fitness* comme le résultat de la spécialisation. En effet, la spécialisation des individus en éléments reproductifs et en éléments somatiques est un bon exemple de distribution de la *fitness* individuelle vers un ensemble plus large. Nous pouvons interpréter cela comme une redistribution fonctionnelle, dans le sens où les fonctions de développement, de reproduction et de survie sont redistribuées à travers le groupe, et plus concrètement dans l'organisme multicellulaire, à travers les lignages cellulaires. Ainsi, « *division of labor among lower level units specialized in the basic fitness components of the group enhances the individuality of the group. Once cells are specialized in one of the necessary components of fitness, say reproduction or viability, they can no longer exist outside of the group and the fitness of the group is no longer the average fitness of the cells belonging to the group* »[641]. Par exemple, dans le cas des organismes sociaux actuels, une fois que la division fonctionnelle parmi les membres est effectuée, les membres qui correspondent au lignage somatique sont désormais contraints à coopérer pour le bon fonctionnement de l'ensemble, dans l'idée de maximiser leurs succès reproductifs indirects, suivant la logique de Hamilton. La séparation fonctionnelle des lignées cellulaires apparait donc, dans les recherches concernant l'émergence de la multicellularité, comme un cas particulier de la *fitness* inclusive. C'est ainsi que la distribution fonctionnelle des lignées cellulaires apparait comme un bon

[639] Achille Varzi, « Mereology » dans Edward N. Zalta (ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Winter 2016., Stanford, Metaphysics Research Lab, Stanford University, 2016, p.
[640] R.E. Michod, « Evolutionary Transitions in Individuality », art cit.
[641] E. Hanschen, D. E. Shelton et R. Michod, « Evolutionary Transitions in Individuality and Recent Models of Multicellularity », art cit. p. 167

exemple de dépendance constitutive dérivée de la spécialisation. En même temps, la différenciation fonctionnelle, en tant que principe fondamental pour fixer une dépendance fonctionnelle nécessaire à l'émergence d'un domaine biologique particulier, se trouve également dans les ensembles constitués d'espèces différentes, comme beaucoup de cas de mutualisme et de symbiose à travers l'histoire évolutive. Ceci nous permet d'imaginer un transfert de fonctions des parties à partir d'un couplage fonctionnel qui est optimisé au fil du temps. Cela correspond bien au cas de la mitochondrie, qui a perdu la fonction de la réplication indépendante, mais qui a en revanche assumé la fonction de fournir de l'énergie à partir de la production d'ATP dans l'ensemble cellulaire.

5.3.2 Redistribution fonctionnelle

L'exemple de l'émergence de la multicellularité est très instructif pour comprendre l'importance de la spécialisation en tant que principe d'optimisation d'une collectivité. Ceci s'explique parce que la multicellularité est issue d'un état particulier de spécialisation, à savoir des mécanismes qui ont séparé les cellules en types. Ces mécanismes se retrouvent aujourd'hui dans le développement embryologique, et ceci permet de mettre en place des lignées cellulaires.

Le premier à avoir suggéré que la multicellularité suppose une séparation fonctionnelle de lignages cellulaires était August Weismann. Effectivement, en 1892, dans son livre *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung,* Weismann annonçait son idée révolutionnaire sur la distinction entre le soma (le corps) et le germen (les cellules de la lignée germinale à l'origine des cellules sexuelles). Les cellules germinales seraient donc responsables de la transmission héréditaire, tandis que les cellules somatiques composeraient l'organisme, garantissant la vitalité et la dynamique de celui-ci. Le fait que Weismann ait composé sa doctrine en termes de lignages cellulaires, ceux-ci se différenciant dans leurs compositions moléculaires, justifie implicitement une vision de l'individu en tant qu'unité génétiquement homogène. Si ce ne sont pas toutes les cellules qui contiennent le matériel héréditaire, la sélection est nécessaire au niveau de l'individu, et non pas dans des cellules ou dans ses constituants[642].

[642] L.W. Buss, *The evolution of individuality*, *op. cit.*

Comme on peut l'imaginer à ce stade, évoquer la dichotomie de Weismann est particulièrement pertinent au moment de réfléchir sur le type de relation qui a donné naissance à un organisme multicellulaire, ainsi qu'à d'autres collectivités. Un couplage comme celui que l'on visualise pour les organismes multicellulaires n'est pas une simple interaction topologique, mais il s'agit d'une relation qui altère fortement les individus engagés dans la relation. Cette altération, on l'avait dit, est canalisée lors d'une transition majeure où les entités ne peuvent plus satisfaire leur ontogenèse en autonomie. Il en est ainsi parce que cette transition irréversible d'individualité implique la perte des fonctions vitales, ce qui revient à dire que les individus ont perdu la possibilité de développer leur ontogenèse individuellement en dehors d'une ambiance ou d'une organisation spécifique. Cependant, qu'implique le fait qu'un individu ne puisse plus vivre en dehors d'un contexte relationnel spécifique ? Cela revient à dire que cet individu a engagé des relations de dépendances irréversibles avec ses pairs.

Si l'on prend l'idée de Weismann, on peut dire que la séparation fonctionnelle entre les cellules héréditaires et les cellules somatiques est un excellent exemple de dépendance fonctionnelle irréversible. En effet, une caractéristique universelle des groupes multicellulaires (plantes, animaux, champignons, algues rouges, algues brunes, etc.) se trouve dans la différenciation cellulaire, c'est-à-dire dans la spécialisation des cellules en types fonctionnels. L'une des distinctions fondamentales de types de lignages cellulaires se trouve entre les cellules potentiellement immortelles de la lignée germinale et entre les cellules mortelles des tissus somatiques[643]. Ainsi, l'évolution des cellules somatiques différenciées en phase terminale a été une étape cruciale dans l'apparition des plans d'organisations complexes ainsi que dans la grande expansion de la vie multicellulaire.

Lorsque nous évoquons l'émergence d'un nouveau niveau d'individualité, nous décrivons par là même un type de phénomène relationnel qui a permis de construire un individu, forgé lui-même d'individus, ces derniers ayant la forme de parties altérées dans leurs fonctions. Cette altération, qu'on interprète comme une perte des fonctions du niveau inférieur, a évolué sous la forme d'une redistribution des fonctions dans un domaine de relations plus large ; par exemple, par la redistribution de la fonction reproductive et de la fonction somatique. Dans le schéma de Weismann, la dépendance fonctionnelle est évidente puisque les cellules

[643] Matthew D. Herron et al., « Fitness trade-offs and developmental constraints in the evolution of soma: an experimental study in a volvocine alga », *Evolutionary Ecology Research*, 2014, vol. 16, n° 3, p. 203-221.

reproductives dépendent de la machinerie physiologique des cellules somatiques et que celles-ci dépendent des cellules reproductives pour se reproduire. Dans le schéma de Michod, cette dépendance fonctionnelle converge avec l'hypothèse de Hamilton sur la *fitness* inclusive, dans le sens où les cellules appartenant à la lignée somatique ont « intérêt » à maintenir la cohésion fonctionnelle et la coopération pour maximiser leur *fitness* indirectement en raison du succès reproductif de la lignée germinale. En ce sens, la dépendance fonctionnelle est jouée dans l'intérêt à coopérer, si bien que la « ségrégation apparaît donc en ce sens analogue à celle d'une "barrière" reproductive visant à empêcher les éventuels mutants somatiques égoïstes de rejoindre la lignée germinale et de se répandre dans la population globale »[644].

Nous voyons que la spécialisation des fonctions au sein de la fonction reproductive et de la fonction somatique apparait comme un facteur d'adaptation décisif dans l'évolution de groupes de cellules en véritables individus multicellulaires. Une fois que les cellules se spécialisent en composants de *fitness*, elles ne peuvent pas survivre et se reproduire par elles-mêmes : le groupe devient indivisible et, par conséquent, un individu[645].

Dans le même sens, nous pouvons dire qu'une transition majeure implique une irréversibilité fonctionnelle, considérant que les relations sont fixées sous une dépendance mutuelle dans laquelle les membres du système survivent grâce à la dynamique fonctionnelle du système global. L'indivisibilité d'un système est pourtant un aspect de l'irréversibilité fonctionnelle à laquelle les parties sont soumises, étant donné que les individus ne peuvent pas exister en dehors de la structure qu'ils forment. Ceci revient à dire que leurs engagements sont irrévocables, irréversibles. En fait, ce phénomène de dépendance constitue une condition fondamentale pour qu'un système couplé devienne un individu : il s'agit de la redistribution irréversible des fonctions vitales des individus vers un nouveau niveau d'individualité. Par exemple, à partir du moment où la mitochondrie a été fixée en tant que composant de la cellule eucaryote, elle n'a désormais plus le choix de revenir en arrière, autrement dit vers sa condition d'être vivant indépendant et libre, parce que son engagement constitutif a été définitif et irréversible. Ainsi, nous pouvons voir que la suggestion de Leo Buss et Richard Michod – le premier visant plutôt la ségrégation de lignées cellulaires, le second pensant au transfert de fonctions des individus auparavant autonomes – passe aussi par la spécialisation irréversible de ces individus, notamment dans des composants de *fitness* tels que les cellules reproductives dédiées à la transmission héréditaire et les cellules somatiques dédiées à la survivance et au

[644] J. Martens, *L' évolution des organisations biologiques*, *op. cit.*, p. 560
[645] R.E. Michod, « Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life », art cit.

maintien du groupe. Dans ce sens, lorsque les membres se spécialisent en composants spécifiques de reproduction ou de viabilité, ils perdent la possibilité de fonctionner en tant qu'individus autonomes de plein droit ; ils délèguent cette condition à l'échelle supérieure, voire au nouveau niveau d'individualité.

Il est donc manifeste qu'une transition évolutive implique l'évolution des mécanismes de division du travail, dans lequel la spécialisation de certaines entités de niveau inférieur dans des fonctions vitales, comme la fonction reproductive, est déterminante pour qu'un groupe devienne un individu. C'est par la réorganisation fonctionnelle d'un niveau à l'autre, à travers la spécialisation de certains membres du groupe dans des composants vitaux de l'entité du niveau supérieur, que le groupe devient invisible et donc un nouvel individu. De cette façon, on peut comprendre que l'indivisibilité qui définit un individu rejoint l'irréversibilité fonctionnelle que nous avons suggéré, en fixant la condition selon laquelle les parties spécialisées, dans un contexte spécifique, ne peuvent exister en dehors de ce contexte relationnel spécifique. De ce fait, nous affirmons que le compromis d'une transition majeure, dans le rapport avec la structure globale, est irréversible.

La spécialisation, bien entendu, a de bénéfices d'optimisation globale du système qui expliquent le succès adaptif d'organismes qui se spécialisent : par exemple, le transfert ou la suppression des composantes reproductives de certaines cellules (ce qui normalement est compris comme une séquestration de germen dans les premiers moments du développement) assure que ces cellules conservent uniquement des fonctions de survie, permettant ainsi d'optimiser la survie du système, par rapport aux systèmes qui n'ont pas développé des spécialisations de fonctions de ce genre. Sur ce point-là Michod, et en général la plupart des auteurs qui travaillent sur les transitions majeures, sont d'accord pour affirmer que la spécialisation ouvre des voies fonctionnelles qui peuvent être interprétées comme des optimisations, en rapport aux individus, auparavant autonomes, qui composent la nouvelle entité. Un exemple commun de cette idée d'optimisation est le fait que la libération du soma de la participation directe dans la reproduction du groupe a permis la spécialisation des cellules somatiques pour les nouvelles fonctions liées à la survie. Pendant la transition vers la multicellularité, et donc l'émergence d'un nouvel individu évolutif, l'immortalité (c'est-à-dire la capacité potentielle de se diviser indéfiniment) et la totipotence (la capacité d'une cellule,

comme un zygote ou des spores, de produire n'importe quel type de cellule) se sont limitées à une ou plusieurs lignées de cellules spécifiques, à savoir celles qui sont impliquées dans la reproduction de niveau supérieur. Cette précision est très importante car elle se traduit par la séparation du germe immortel et totipotent du soma mortel et différencié, ce qui satisfait l'une des conditions de l'émergence de l'individualité, à savoir l'indivisibilité du groupe.

C'est en ce sens que l'évolution de la survie prend de nouvelles voies, accroissant la capacité et l'efficacité des cellules somatiques en se spécialisant dans de nouvelles fonctions, compensant ainsi la perte de leur autonomie sexuelle par l'augmentation du rendement des composants de viabilité. Un exemple de l'efficacité de la division de travail est le fait comparatif entre les organismes unicellulaires et multicellulaires ; dans le cas des premiers, il n'y a qu'une seule cellule qui est responsable de l'activité reproductive et végétative, et ces fonctions ne peuvent pas être exécutées en même temps. Mais, dans les organismes multicellulaires, la séparation de la fonction végétative et de la fonction reproductive permet d'exécuter les deux fonctions simultanément.

L'optimalisation de la performance globale s'explique, selon l'approche de transitions majeures, par la persistance des groupes qui ont engagé des relations constitutives à travers le temps, en combinant et développant des ressources qui ont abouti à des nouveautés évolutives. Dans les cas des organismes multicellulaires, nous avons un accroissement de complexité grâce à l'émergence des propriétés qui opèrent à un niveau d'organisation distincte de celui d'individus qui le composent, comme les propriétés développementales qui gèrent la mise en place de l'organisation à chaque génération. De ce fait, nous pouvons insister sur l'interprétation de l'apparition de propriétés de l'ensemble comme un critère général pour designer l'émergence d'un nouveau niveau d'individualité. Nous affirmons donc que l'émergence des propriétés systémiques qui apparaissent lorsque les organismes mélangent leurs destins ontogénétiques irréversiblement fournit un bon critère pour reconnaître un individu face à des agrégats d'individus qui n'ont pas entamé des relations fonctionnelles irréversibles.

6. Considérations finales.

Pour récapituler, nous voudrions particulièrement insister sur l'idée qu'une transition de l'individualité implique que les individus du niveau inférieur expérimentent une transformation

identitaire profonde, dans laquelle ils doivent abandonner leurs statuts « d'être complet » pour devenir une partie qui complète un « autre être ». Dans ce cas, les entités qui conforment un nouveau niveau hiérarchique ne peuvent pas être reliées par une simple interaction topologique. Au contraire, les parties doivent établir des relations constitutives en changeant leurs constitutions en tant qu'entités autonomes. En conséquence, l'apparition d'une nouvelle hiérarchie dans le monde vivant implique que les individus engagent des relations qui les transforment intrinsèquement, une transformation qui doit être suffisante pour qu'un « tout » devienne une « partie ».

Sur le point précédent, établir des différences entre une hiérarchie et un niveau d'organisation est une démarche très pertinente. Nous avons souligné qu'un « niveau » peut être considéré comme un concept purement descriptif, utilisé pour localiser et distinguer spatialement des entités distinctes dans un plan de référence. Il est visible que la notion de « niveau d'organisation » n'entraine pas une relation de dépendance hiérarchique entre deux niveaux d'organisation, autrement dit entre le niveau et les parties qui composent le niveau. Par ailleurs, bien que le terme « niveau » puisse être utilisé comme un outil descriptif, une relation hiérarchique entre deux niveaux d'organisation décrit toujours un pouvoir causal exercé par un niveau sur l'autre. De ce fait, une hiérarchie a toujours un pouvoir causal sur les éléments qu'il contraint, parce qu'une relation hiérarchique est toujours une relation causale de subordination et pas seulement un arrangement descriptif et spatial. Dans une approche méréologique, précisons que l'ensemble peut contraindre les parties, mais les parties ne contraignent pas nécessairement l'ensemble. Nous pouvons prendre ces définitions pour comprendre un processus d'individuation collective : le phénomène d'individuation collective passe par un phénomène de subordination hiérarchique dans lequel les parties « délèguent », vers le niveau supérieur, leurs fonctions qui les rendent ainsi autonomes.

Pour déployer cette idée de subordination hiérarchique vers la notion d'autonomie que nous avons abordée au cours du deuxième chapitre, nous pouvons aussi interpréter ce phénomène comme l'installation d'un processus de codétermination. Si un système en transition vers l'individualité génère une relation hiérarchique entre l'ensemble émergeant et ses parties, de manière à ce que les parties soient contraintes de rester subordonnées au domaine

organisationnel et social qui est en train d'être créé[646], alors cette hiérarchisation implique une relation de codétermination. Dans une relation de codétermination, les parties se contraignent sans qu'il n'y ait de relations causales centralisées entre les parties d'un domaine d'organisation. La hiérarchie est ainsi une notion qui décrit un domaine biologique autonome[647], et ceci ne constitue pas une entité de nature, mais uniquement le domaine relationnel, ou social, que les parties ont construit à partir de ces relations constitutives. Le concept de hiérarchie, pour les enjeux de notre recherche, nous permet d'expliquer, dans un contexte de transition de l'individualité, un phénomène de rapprochement entre différents niveaux d'analyse, car le niveau qui émerge dans une transition de l'individualité (le nouveau domaine biologique), est un domaine relationnel qui exerce un pouvoir constrictif et normatif vers les parties. C'est pour cette raison que nous pensons que la notion de hiérarchie peut être employée pour décrire une transition évolutive de l'individualité, pour souligner le pouvoir constrictif d'un domaine relationnel qui se détache de son milieu, et d'autres domaines relationnels, par un processus collectif de particularisation. C'est ainsi que nous pouvons désormais interpréter ceci comme un processus de codétermination ; un ensemble d'individus, à un moment de l'histoire évolutive, ont établi des relations constitutives (ou de codétermination) qui finissent par composer un monde propre, à savoir un nouveau domaine biologique.

La façon dont ce processus de codétermination est installé passe par une transformation identitaire des unités qui vont composer le nouveau domaine biologique, dans lequel les unités doivent déléguer leurs tendances à satisfaire leurs ontogenèses individuelles en faveur de la construction d'une ontogenèse de groupe, ce qui va orchestrer la construction d'un nouveau niveau d'individualité. Nous avons vu que ce phénomène peut être interprété comme un processus de transfert de fonctions vers un niveau supérieur, ce qui est concrétisé, selon les approches de transitions de l'individualité, par un transfert des fonctions vitales qui contraint les individus appartenant à la nouvelle structure à accomplir leurs ontogenèses ensemble. C'est ainsi que nous interprétons ce fait comme un transfert d'autonomie.

Nous avons vu aussi que ce processus de transfert de fonctions se traduit concrètement par un phénomène de spécialisation. Ce phénomène implique la spécialisation des individus

[646] Sinon elles cesseraient d'exister, parce qu'elles n'ont plus le moyen de rester en autonomie.
[647] Dans le sens traité dans le chapitre deux.

dans des éléments fonctionnels indispensables. L'exemple de la multicellularité nous en fournit une représentation très instructive : la spécialisation fonctionnelle qui fait émerger la multicellularité consiste à séparer les cellules dédiées à la survie et au maintien de l'organisme, des cellules dédiées à la reproduction et à l'héritage. En effet, ce phénomène de division fonctionnelle permet de comprendre l'établissement d'un ensemble d'individus, en tant que véritable organisme, à partir d'une *interdépendance irréversible* entre ces individus ; après cette transition, les unités qui étaient capables de reproduction et de survie indépendantes peuvent le faire uniquement dans un contexte relationnel spécifique. En d'autres termes, nous affirmons que les unités sont devenues dépendantes du nouveau domaine biologique dont elles font désormais partie. La spécialisation de fonctions, érigée comme une étape cruciale pour qu'un ensemble d'individus deviennent un seul individu, a pu être comprise à travers l'évolution de la coopération, et ceci suppose en effet l'émergence et l'évolution de mécanismes qui restreignent la possibilité de conflit entre les individus d'un groupe. C'est ainsi qu'un groupe d'individus devient un seul individu stable, susceptible de subir les contraintes évolutives à son niveau de l'organisation.

A partir de ce qui précède, on peut ajouter tout d'abord, en tant qu'hypothèse, que lorsque nous avons un système en processus de transition vers l'individualité, nous pouvons établir un critère de robustesse de la relation entre les parties en rapport avec l'irréversibilité de leurs associations. Ainsi, dans une organisation où les échanges fonctionnels sont moins forts, nous rencontrerons des relations qui sont moins dépendantes : leur niveau de couplage sera plus réversible, au sens où les entités ne sont pas obligées d'établir des relations spécifiques avec des entités. Au contraire, dans les systèmes où il existe une irréversibilité dans leurs relations, les parties ont davantage de difficultés à se lier hors d'un cadre relationnel spécifique, à cause de la dépendance établie dans ce cadre. Ainsi, nous pensons que les transitons évolutives correspondent à un cas d'irréversibilité fonctionnelle majeure, pour lequel les parties ont engagé des relations constitutives irrévocables.

Deuxièmement, nous voudrions associer la notion d'irréversibilité à celle d'organismalité. En effet, nous pouvons inclure la notion d'irréversibilité dans les analyses de l'organismalité, sachant que les niveaux d'organismalité peuvent être établis par les degrés de coopérations et d'absence de conflit entre les parties, dont les niveaux hauts de dépendance

fonctionnelle entre les parties témoignent d'une irréversibilité de rapports. De cette façon, l'organismalité, en tant que principe normatif qui impose deux conditions à l'organisme –haute collaboration et niveau très bas de conflit – permet de penser à des degrés d'interaction, dans le sens où des collectivités pourront avoir des niveaux différents de conflit et de collaboration, ainsi que d'irréversibilité de rapports. De cette manière, les hauts niveaux de collaboration et les bas niveaux des conflits passent par l'irréversibilité des échanges fonctionnels que les individus entretiennent, dans lesquels de hauts niveaux de dépendance contraignent les individus à collaborer dans un même domaine relationnel.

Troisièmement, nous voudrions rappeler que les mécanismes qui expliquent comment le conflit peut être contrôlé supposent des fonctions qui gèrent les possibles conflits du niveau inférieur. En effet, tous les éléments que nous avons envisagés au fil de ce chapitre (la division du travail, les séparations fonctionnelles en types cellulaires, l'interdépendance irréversible entre individus, etc.) exigent en amont le contrôle de conflit. Nous trouvons l'un des exemples représentatifs de l'émergence de ces types particuliers de fonctions dans les contraintes développementales.

Bien que l'évolution de multicellulaires ait conduit vers l'adaptation de mécanismes de fragmentation d'une seule cellule mère, on ne doit pas oublier que ce phénomène est le résultat indubitable d'un processus historique d'agrégation pour lequel nous avons encore des exemples, comme la famille d'algues *Volvox*. *Volvox* est une algue qui couvre toute une gamme de la complexité organisationnelle. Nous trouvons de types d'algues unicellulaires et de type colonial, ainsi que de type pluricellulaire avec une division du travail germe-soma. Ces algues sont des organismes-modèles idéaux pour aborder les questions fondamentales liées à la transition vers la multicellularité et pour découvrir les règles universelles qui caractérisent cette transition[648]. Par exemple, *Volvox carteri* a deux types de cellules dans leur état mature ; les cellules reproductrices de type germinal, qui n'ont pas de sénescence (ou de mort cellulaire programmée) connue à ce jour, et les cellules somatiques qui correspondent à la motilité de la colonie[649]. De ce fait, les algues *Volvox* ont été considérées comme des organismes-modèles appropriés pour aborder les questions fondamentales de l'évolution de la multicellularité et du

[648] Armin Hallmann, « Evolution of reproductive development in the volvocine algae », *Sexual Plant Reproduction*, juin 2011, vol. 24, n° 2, p. 97-112.
[649] David L. Kirk, « The ontogeny and phylogeny of cellular differentiation in Volvox », *Trends in Genetics*, 1 février 1988, vol. 4, n° 2, p. 32-36.

mécanisme de différenciation cellulaire. L'exemple de *volvox* peut être interprété comme une transition évolutive vivante, et la variété de comportements de cette espèce a servi de modèle pour comprendre la transition majeure de la vie unicellulaire vers la vie multicellulaire, qui touche plusieurs questions fondamentales en biologie évolutive[650].

L'importance de cet exemple, dans le cadre de notre recherche, est qu'il met en valeur la nécessité de développer des fonctions qui contrôlent l'agrégation cellulaire – à travers la division fonctionnelle – pour parvenir à agencer une collectivité. L'agrégation, phénomène que nous avons associé tout au long de ce chapitre à la nature dynamique et sociale de la vie – et que nous avons reçu à partir de la notion d'organismalité – est le substrat fondamental du processus d'individuation collectif, indépendamment d'un processus de fragmentation acquis au cours de l'histoire évolutive. Nous proposons donc d'interpréter les processus de fragmentation actuelle, notamment des multicellulaires et de certains insectes sociaux, comme un processus d'agrégation, ou de composition contrôlée. En somme, le phénomène du développement, en tant que fonction émergente d'une collectivité, n'est rien d'autre qu'un processus d'agrégation sous contrainte ; à savoir une optimisation du phénomène d'agrégation à partir de l'autoproduction contrôlée d'une grande partie du matériel biologique pour agencer l'organisme lors de l'embryogenèse. En effet, tous les mécanismes de contrôle que nous observons actuellement (la sélection parentale, la prolifération unicellulaire, la spécialisation, etc.), ne font qu'optimiser des agrégations collectives, dont nous trouvons l'exemple le plus représentatif sous la forme des contraintes développementales.

Finalement, il est naturel de se questionner aussi sur le moteur ultime qui pousse les individus à s'associer. Nous avons voulu montrer pour l'instant les différentes facettes que comprend le phénomène d'association, en laissant ses causes, pour le moment, aux études d'écologie évolutive. Ces études prennent en charge les phénomènes de conformation de niches associatives qui répondent à des besoins spécifiques : l'avantage que permet l'association face aux prédateurs, le refuge ou le contrôle d'un espace écologique, la résistance aux conditions adverses, l'optimisation du système ou la performance en général, etc. Ainsi, l'explication des causes qui amènent les individus à s'associer appartient aux études et réflexions plus approfondies sur les « motivations », toujours en termes de sélection, que nous trouvons

[650] Matthew D. Herron, « Origins of multicellular complexity: Volvox and the volvocine algae », *Molecular ecology*, mars 2016, vol. 25, n° 6, p. 1213-1223.

derrière ces organismes. Inévitablement, en parlant notamment des cas d'associations synergiques, toutes les variétés des causes possibles, soit contingentes soit génériques, expliquent la persistance des telles associations à travers le temps par le bénéfice qu'implique l'association. Dans ce chapitre, nous avons plutôt montré la manière par laquelle ces associations peuvent avoir lieu, sans entrer dans des théorisations sur les causes de la complexification de la nature par l'association, ce qui demanderait sûrement un engagement métaphysique qui irait au-delà de la simple explication par la sélection naturelle.

Toutefois, dans le chapitre suivant, nous rendrons explicite notre engagement métaphysique sur la question de la source l'association. Nous développerons des concepts et des idées qui permettent de caractériser un individu biologique qui émerge d'un processus d'individuation collectif dans le temps ontogénétique. Nous nous focaliserons d'une part sur l'idée que tout processus de transition de l'individualité implique l'émergence de fonctions collectives. En d'autres termes, des fonctions qui soient capables de gérer une collectivité, par exemple des fonctions développementales ou des fonctions immunitaires. D'un autre côté, nous allons prendre en charge la notion de clôture, déjà développée dans le chapitre deux, pour la compléter avec les résultats des transitions de l'individualité. Dans ce cas, la notion de codétermination parait plus pertinente que la notion de hiérarchisation. En effet, nous avons déjà exposé dans le deuxième chapitre l'approche que nous défendons autour de l'individualité biologique, en érigeant le concept même d'organisme sur la base du processus circulaire de codétermination qui caractérise le vivant en tant que système qui s'autodétermine. Nous voudrions pourtant pouvoir élargir cette approche à des organisations plus complexes que la cellule, tissant des liens constitutifs au-delà de ses propres frontières d'autodétermination unicellulaire.

Le prochain chapitre visera justement à comprendre l'organisme composé en temps présent, sans les contraintes temporelles profondes qu'impliquent les transitions majeures. L'idée est de prendre une radiographie du vivant focalisée dans le temps ontogénétique, essayant de regarder de près les laboratoires de la complexité horizontale du vivant.

CHAPITRE 4

L'INDIVIDU ONTOGENETIQUE : ENTRE PRODUCTION ET COMPOSITION

1. Introduction

Le chemin théorique parcouru jusqu'ici nous ramène vers la réflexion sur l'individualité biologique à partir d'une approche ontogénétique. Nous avions déjà développé une telle approche de l'individualité biologique en nous concentrant sur le concept d'autopoïèse. Cependant les faiblesses théoriques de ce concept –notamment dans les questions sur la relation entre l'organisme et son milieu– nous conduisent vers l'analyse de l'impact de ces relations dans l'organisation du système. Ainsi, ce chapitre a pour objet d'examiner l'individualité ontogénétique, en se demandant comment un système biologique garde son individualité malgré l'interaction et les échanges avec les éléments biotiques et abiotiques de son environnement. Cette question constitue la dernière étape pour la construction d'une notion d'individu biologique ontogénétique complète.

Concernant l'organisme et les échanges avec son milieu, nous avons vu que l'approche des transitions évolutives majeures se concentre justement sur les échanges horizontaux. Elles ont permis un apport significatif à la question de l'émergence des types d'individus biologiques. Comme nous le précisions dans le troisième chapitre, l'approche des transitions majeures se focalise sur le fait que, dans des circonstances précises, un groupe d'organismes peut devenir un organisme unique. Nous trouvons les témoins de telles transitions dans les niveaux hiérarchiques d'organisations biologiques. Le fait est que ces transitions de l'individualité montrent que l'évolution des systèmes est aussi une question de complexité horizontale : à travers la fusion d'organismes de lignées parfois différentes – et donc, pas uniquement par la fragmentation des unités par le biais de la reproduction, ni par la bifurcation des branches de l'arbre de la vie. Ainsi, nous souhaitons reprendre les leçons principales de l'approche des transitions majeures afin de les élargir vers l'horizontalité des phénomènes d'interactions dans le monde ontogénétique. Pour ce projet, l'approche des transitions majeures nous suggère une piste fondamentale : penser l'organisme à travers la notion de composition.

Penser l'organisme à travers la notion de composition implique une adaptation des éléments théoriques issus de l'approche ontogénétique de l'individu biologique. En effet, l'organisme autopoïétique ne s'approche qu'en prenant en compte son autonomie biologique, érigée sur la production interne de composants qui forment une unité close. Cette modalité de

l'autonomie est précisément la caractéristique qui permet de distinguer l'individu de son milieu : l'individu, à la différence du milieu, se reconnaît grâce à son geste autopoïétique actif, qui dans l'enchevêtrement des relations avec son milieu, régule les échanges avec lui. Ainsi, il y a une différence cruciale entre un domaine interne autonome, autoproduit par l'organisme, et le milieu avec lequel il échange de l'énergie et de la matière. Or, donner une dimension compositionnelle à cette organisation, en admettant que le système n'a pas besoin de produire l'ensemble de ses éléments constitutifs, équivaut à changer l'un des piliers centraux de l'autonomie biologique : la séparation radicale entre fonction et structure, entre clôture et ouverture.

Les progrès énormes de la biologie concernant l'exploration du micro-monde, ainsi que les recherches sur les échanges symbiotiques et mutualistes, la microbiomique, les biofilms, l'holobionte et tous des échanges horizontaux observés dans la vie des organismes, ne paraissent pas s'accorder facilement avec les approches internalistes de l'organisme. Au contraire, ces récits ont tendance à décrire l'individualité en termes d'un continuum de processus et de relations. Toutefois, la littérature ne fait pas émerger une approche capable de garder la distinction entre une dimension fonctionnelle close et une dimension matérielle (ou structurelle) ouverte, qui prendrait en même temps en compte les exemples d'intégration fonctionnelle ontogénétique. Il paraît important de donner une place à une telle approche, étant donné que des exemples de compositions fonctionnelles, non seulement évolutives, mais aussi ontogénétiques, s'accumulent dans les récits biologiques pour tous les domaines de la vie. Nous essayerons dans ce chapitre de penser la possibilité d'une conciliation entre les concepts fondamentaux de l'autonomie biologique et les récits de la biologie qui s'intéressent de plus en plus une vision compositionnelle de la vie.

Nous souhaitons organiser le présent chapitre de la manière suivante. Dans la section deux, nous exposerons les fondements d'une vision compositionnelle de l'organisme, avec la visée d'introduire les notions qui formeront la base théorique de notre approche. L'objet de cette section est de montrer un changement de temporalité : toujours à l'échelle de l'organisme mais passant d'une temporalité à l'échelle de l'évolution, avec des enchainements d'adaptations évolutives (phylogénétique, se référant à l'histoire de l'évolution) à une temporalité qui retourne l'observation, considérant l'histoire de l'évolution comme la somme de petits changements individuels, vers une approche ontogénétique. Autrement-dit, il s'agit de considérer le geste compositionnel qui nous montre l'engendrement d'un domaine de relations,

dans lequel le temps ontogénétique devient le laboratoire de compositions et des échanges horizontaux qui nourrit le temps phylogénétique.

Pour arriver à cela, nous allons reprendre la notion d'organismalité pour montrer comment il est possible d'introduire la composition ontogénétique à partir d'une notion qui émerge de la discussion sur les adaptations évolutives. Nous proposerons d'articuler l'idée d'une composition adaptative –lors des transitions majeures– à une composition ontogénétique. Puis, dans la troisième section, nous réexaminerons la tradition de l'autonomie biologique à la lumière de la notion de composition. Cela nous donnera l'occasion d'exposer les défis d'une approche strictement internaliste et ses possibles solutions. Nous exposerons également quelques exemples empiriques de compositions ontogénétiques qui renvoient aux concepts centraux de la tradition autopoïétique – tels que la clôture opérationnelle et l'invariance organisationnelle. Nous proposerons par la suite, dans la quatrième section, des hypothèses tendant à développer une approche de l'autonomie biologique qui prenne en compte la dimension compositionnelle du vivant, introduite par la notion de plasticité organisationnelle.

2. Ébauches d'une notion compositionnelle de l'organisme

Au cours du troisième chapitre de la présente recherche, les phénomènes d'associations d'organismes à l'échelle évolutive se sont montrés centraux. Pour commencer à traiter ces phénomènes d'association à une échelle ontogénétique, nous ferons appel à la notion de composition, pour désigner les agencements d'organismes dans le temps d'une vie. La notion de composition, appliquée à la dynamique interactive des organismes, implique que, dans certains cas, les organismes sont capables de s'intégrer de manière fonctionnelle avec un partenaire, aboutissant à l'amélioration de leurs conditions d'existence. Du point de vue évolutif, nous avons souligné que des cas spéciaux de ce type de phénomène apparaissaient : une fusion d'organismes est observée, celle-ci donnant lieu à un nouveau type d'individu. Ce phénomène désigné comme transitions majeures de l'individualité, constituait le thème principal de notre troisième chapitre. Il apparaît qu'un ensemble d'individus peut fixer des relations d'interdépendance et évoluer en tant que nouvel individu, c'est-à-dire en tant que nouvelle unité de sélection. Dans une transition majeure, chaque individu perd l'autonomie individuelle qui le caractérisait et devient une partie fonctionnelle intégrée dans une structure

plus large. Chaque individu trouve ainsi un rôle dans cette composition, faisant émerger, dans le cas des alliances entre espèces différentes, le principe de la division des fonctions. En même temps, ce genre de composition aboutit, à un moment donné de l'histoire évolutive, à une relation d'interdépendance irréversible. Ainsi, le nouveau domaine relationnel devient la nouvelle norme d'existence des individus qui lui appartiennent ; ils sont voués à rester dans cette nouvelle structure, en contribuant fonctionnellement au réseau de relations d'interdépendances auquel ils appartiennent.

Dans les transitions majeures, la valeur sélective des individus se trouve transférée vers la collectivité, ce qui valide l'existence d'un niveau d'organisation indépendante. Dans d'autres termes, dans un contexte écologique donné, les forces de sélection ont basculé du côté de la totalité. Cette totalité devient ainsi une unité de sélection, capable de subir les contraintes sélectives en tant que collectivité. Dans l'étude des transitions majeures de l'individualité, la notion de composition ne sera pertinente que dans un contexte évolutif, dont les traces nous indiquent que les unités existantes, ou éteintes, ont eu leur origine dans des compositions hétérogènes d'entités. Ceci résume la grande leçon de Lynn Margulis, pour qui la condition « eucaryote » devient le produit d'une composition communautaire d'organismes, dans laquelle une fusion horizontale de symbiotes fait émerger un autre niveau de complexité évolutive. L'origine de la cellule eucaryote va évidemment à l'encontre de la vision évolutionniste traditionnelle, dans laquelle la sélection naturelle, agissant sur des mutations au fil du temps, pourrait générer de nouvelles adaptations et de nouvelles espèces. Les lignées, d'après la « synthèse moderne », ne se forment qu'en se ramifiant et en héritant des gènes de l'ancienne lignée. C'est là que la condition « eucaryote » devient un contre-exemple paradigmatique, car il montre comment un événement organisationnel majeur dans l'histoire de la vie implique la fusion de deux ou plusieurs lignées à travers la symbiose.

Comme cela avait été relevé dans le chapitre précédent, les conditions pour parler de l'individualité à l'échelle évolutive semblent être claires : les individus biologiques correspondent à des niveaux d'organisations spécifiques et limités (les transitions), incarnés par des organismes paradigmatiques dont nous avons les traces. Cependant, on peut se demander s'il est possible de trouver la même clarté paradigmatique dans les compostions qui se forment dans le temps ontogénétique. Avant d'approfondir cette question, nous devons préciser que l'idée d'un composite d'entités, opérant dans le temps présent des échanges fonctionnels de tous ordres, et dans des contextes écosystémiques variés, n'est pas une nouveauté, ni une

révolution évolutive, mais plutôt un constat empirique commun. En effet, la notion de composition (que nous employons pour désigner le phénomène d'association d'organismes) s'accorde très bien avec les explications de l'émergence de certains types d'individus paradigmatiques à l'échelle évolutive ; et en même temps, elle peut capturer le fait empirique et commun qui résulte de la phénoménologie interactive des organismes à l'échelle ontogénétique –ce qui est une échelle temporelle bien plus modeste que celle de l'évolution. Nous pouvons même affirmer que les compositions et associations existent surtout dans le temps ontogénétique, dans lequel les échanges fonctionnels horizontaux avec le milieu constituent la norme[651].

Mais, comment distinguer alors des compostions d'individus qui existent et fonctionnent comme un seul individu, et de simples agrégats et assemblages d'organismes individuels, dans lesquels aucune alliance stable ni nécessaire n'émerge ? En effet, afin d'évoquer l'individualité ontogénétique, en prenant en compte le fait empirique de la composition, il faudrait montrer les différences entre les types d'alliances et d'interactions qui sont, ou pas, pertinentes pour parler d'individualité ontogénétique.

Dans la suite, nous tendrons à approfondir cette question qui, en se posant, suggère que les nombreux exemples d'associations –où les limites métaboliques, développementales, physiologiques et reproductives des organismes ne peuvent pas être tracés avec précision– offrent un test idéal pour sonder les conceptions évolutionnistes et physiologiques de l'individualité biologique. Il s'agit alors de reprendre la notion d'individu biologique ontogénétique au regard des exemples omniprésents de compostions et d'associations d'individus dans le temps ontogénétique. Nous proposons l'hypothèse suivante : le maintien de l'ontogenèse des organismes correspond non seulement à une question d'autopoïèse, mais aussi à une question de composition.

2.1 D'une composition évolutive à une composition ontogénétique

[651] Thomas Pradeu, « Mutualistic viruses and the heteronomy of life », *Studies in history and philosophy of science part C: Studies in history and philosophy of biological and biomedical Sciences*, 2016, vol. 59, p. 80-88.

Considérant les transitions majeures, on peut dire que l'individu biologique est issu d'une composition. En même temps, l'individu est intrinsèquement lié à l'émergence des niveaux de complexité dans lequel il existe, à travers le temps de son évolution, l'accumulation de ses niveaux dans les structures hiérarchiques plus récentes par inclusion. Les niveaux d'individualité correspondent aux niveaux où les entités sont équivalentes aux organismes vivant en liberté, existants ou éteints[652]. Ce critère d'inclusion des niveaux d'autonomie dans d'autres niveaux, permet de limiter le nombre d'individus biologiques existants : chaque type d'individu est associé à une transition évolutive de l'individualité issue de la composition. Pour comprendre la nature de telles compositions, Maynard Smith et Eörs Szathmary soulignent l'importance des événements particuliers de l'histoire naturelle, où des individus différents sont devenus tellement intégrés et interdépendants qu'ils ont constitué un nouveau niveau d'organisation biologique[653]. L'un de critères centraux pour reconnaitre de telles transitions repose sur l'évidence que les entités qui faisaient partie du niveau inférieur, perdent leur autonomie reproductive au profit d'une reproduction collective ou composée. Cette perte d'autonomie reproductive met en évidence, entre autres choses, le fait que l'agencement d'une collectivité passe par la production de fonctions collectives : reproduction, développement, défense immunologique, etc. Sans la production de fonctions collectives, la totalité ne parvient pas à agencer une phénoménologie commune.

L'approche des transitions majeures étudie l'émergence d'un niveau biologique, en se focalisant sur les fonctions qui sont à l'origine de la formation d'une collectivité, uniquement en tant que collectivité. La collectivité est souvent décrite à partir du niveau de dépendance des relations qu'entretiennent les partenaires, composant le nouveau niveau biologique. Comme nous l'avons détaillé dans les conclusions du troisième chapitre, en mettant en évidence le changement ontologique de l'individu, l'individu, étant une totalité autonome, il devient une partie qui participe et confirme une totalité qui le dépasse. A présent, il s'agit de chercher le même geste, mais à l'échelle ontogénétique : comment, dans des contextes écologiques précis et contingents, certains organismes basculent du statut de totalité à celui de partie d'une totalité (composition) qui le dépasse.

En prenant en compte le point que nous venons de développer, nous pouvons affirmer que l'agencement fonctionnel, observé dans une composition, suppose une différentiation organisationnelle, c'est-à-dire que les organismes qui composent l'ensemble peuvent devenir

[652] Voici chapitre 3, section 3.3
[653] John Maynard Smith et Eörs Szathmáry, *The major transitions in evolution*, *op. cit.*

des parties fonctionnelles[654]. Ainsi, il y a une grande différence entre les interactions bénéfiques pour les individus et celles qui rentrent dans le cadre d'un agencement compositionnel et qui forment un individu. Dans l'approche qui considère des transitions majeures, toutes les interactions n'engagent pas des relations constitutives ayant pour conséquence la perte d'autonomie fonctionnelle ou l'engendrement de nouveaux domaines fonctionnels. C'est pour cette raison que l'approche des transitions majeures identifie un nombre limité de transitions évolutives, chacune témoignant de l'apparition d'un nouveau type d'individu biologique. Bien entendu, ce nombre limité de types d'individus, à l'origine de la composition, est suffisant pour mettre en évidence le constat empirique que des processus horizontaux, tels que la fusion d'individus, sont une réalité biologique indéniable et qu'ils contraignent le destin évolutif des espèces.

A ce point de notre réflexion, un aspect peut attirer notre attention et nous amener à nous questionner : l'apparition de nouveaux types d'individus par fusion, et pas seulement par fission phylogénétique, semble être un acquis dans l'histoire évolutive, cependant quel type de phénomène peut être à l'origine de nouveaux niveaux de complexité, voire de nouveautés au cœur même des systèmes évolutifs à grande échelle ? La réponse à cette question peut paraître simple : il s'agit du phénomène d'interaction entre des organismes qui, pour des raisons adaptatives, arrivent à former un seul individu. Mais, pour comprendre ce phénomène avec précision, nous devrions nous demander sur quelle échelle de temps nous situer pour appréhender l'émergence d'une transition majeure. Plutôt que de nous limiter au choix d'une échelle de temps, nous tendrons à appuyer nos analyses sur une notion atemporelle : l'horizontalité du vivant.

Il importe tout d'abord de ne pas oublier que, dans le cadre d'une transition majeure, les niveaux pertinents pour parler d'individualité demeurent les niveaux paradigmatiques des organismes : l'organisme procaryote, l'organisme eucaryote, l'organisme multicellulaire, les super-organismes, etc. Les transitions majeures constituent donc des événements rares, voire extraordinaires, de l'histoire naturelle. Nous proposons de laisser pour l'instant de côté le fait que, de toute évidence, cette supposée rareté des transitions majeures pourrait être questionnée au regard de l'évidence empirique concernant les variétés de types de compositions résultant

[654] Nous allons aborder ce point plus loin sous la forme de « fusion ou partage de physiologies ».

des associations temporaires, avec plus ou moins de stabilité[655], afin de nous concentrer sur la grande clarté avec laquelle cette approche identifie les niveaux d'individualité. D'une part, en énonçant des distinctions nettes, l'approche par transitions majeures évite la discussion sur les niveaux de sélections ou d'organisation, et limite ces niveaux aux transitions particulières et extraordinaires. D'autre part, cette approche établit très clairement des types d'individus qui comptent : il s'agit des *types* d'individus paradigmatiques. Ainsi, dans l'univers des transitions majeures, la dimension compositionnelle du vivant ne retient l'attention que dans la mesure où elle prend une allure exceptionnelle et limitée. Ces critères retenus par l'approche des transitions majeures placent la nature compositionnelle des organismes dans le cadre de l'exception et conduisent à négliger le phénomène de composition ontogénétique, pour se focaliser sur l'émergence d'individus à l'échelle d'une stabilité évolutive majeure. L'argument de Maynard-Smith et Eörs Szathmáry est développé à l'aide d'une métaphore très connue : « The motorbike is a symbiosis between the bicycle and the internal combustion engine. It works fine, if you like that kind of thing, but someone had to invent the bicycle and internal combustion »[656]. Si on laisse de côté le fait qu'il ne faudrait pas nier à priori la possibilité de voir une révolution émerger d'une combinaison d'éléments, retenons dans l'exemple de Maynard-Smith et Szathmary que la combinaison d'innovations évolutives n'apparaît pas comme un phénomène aussi important pour l'individualité que la création des nouveautés évolutives prises indépendamment les unes des autres. En ce sens, l'idée de symbiose, qui est un phénomène associé aux bénéfices que l'interaction entre plusieurs individus apporte à chacun, ne semble pas pertinente pour parler de l'individualité collective au regard d'une transition majeure : en effet ce phénomène d'association n'a pas nécessairement une stabilité évolutive, ni même une nécessité vitale pour la survie des organismes et leur reproduction. En d'autres termes, le temps ontogénétique paraît trop court pour parler de l'émergence d'un nouveau *type* d'individu, de même que pour parler de la stabilité de l'individu.

L'approche des transitions majeures apporte de précieux outils théoriques pour penser l'émergence de l'individu au-delà de la discussion des niveaux de sélection, et elle nous fournit les conditions théoriques pour penser l'agencement de systèmes. Toutefois, cette approche reste indubitablement une approche évolutive de l'individualité biologique. C'est ainsi que Ernst

[655] Austin Booth et W. Ford Doolittle, « Eukaryogenesis, how special really? », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 18 août 2015, vol. 112, n° 33, p. 10278-10285.
[656] John Maynard Smith et Eörs Szathmáry, *The origins of life: From the Birth of Life to the Origin of Language*, Oxford, Oxford University Press on Demand, 2000, 192 p.

Mayr[657] a pu écrire que la question du *comment* n'est pas pertinente pour une biologie qui s'intéresse aux phénomènes appartenant au temps géologique. Il importait à Mayr de montrer les différences entre les objets épistémiques de la biologie. Pourtant c'est la différence de temps que nous retenons : il semble qu'il existe bien un lien étroit entre une transition majeure et les échanges fonctionnels à l'échelle ontogénétique. En effet, ces deux approches s'appuient sur les processus compositionnels horizontaux qui questionnent la convention biologique – celle-ci exigeant que les organismes individuels soient membres d'une même espèce – ainsi que la dimension close et internaliste de l'organisme.

Nous pouvons ici reformuler notre question : comment est-il possible que les processus horizontaux soient supposés être à l'origine à la fois des grandes transitions de l'individualité et de l'apparition de nouveaux types d'individus ? Nous faisons la supposition qu'un lien théorique existe entre l'horizontalité de processus à l'échelle ontogénétique et l'émergence d'un nouveau type d'individu biologique. Nous proposons de formuler cette hypothèse de la manière suivante : un nouveau type d'individu issu d'une transition évolutive n'est rien d'autre que la source de l'accumulation de processus horizontaux qui opèrent à l'échelle ontogénétique. Avec cette hypothèse, nous irons chercher la réponse à notre question dans le monde ontogénétique, laboratoire concret des processus compositionnels.

2.2 Combinant l'individu évolutif et l'individu ontogénétique

Avec la question de l'individualité biologique, des réticences théoriques s'imposent et rendent difficile l'articulation entre une approche évolutive et une approche physiologique ou ontogénétique. L'approche des transitions majeures pose des limites dans la discussion sur l'individu à travers la persistance des relations horizontales. Comme nous l'avons avancé dans la section précédente, l'argument issu des transitions majeures est que les compositions multi-espèces, bien qu'elles soient extrêmement communes dans les écosystèmes, sont souvent transitoires d'un point de vue évolutif. Cela implique que, même si les variétés d'associations

[657] Ernst Mayr, « Teleological and Teleonomic, a New Analysis » dans *Methodological and Historical Essays in the Natural and Social Sciences*, Dordrecht, Springer, Dordrecht, 1974, p. 91-117.

multi-espèces –avec l'échange d'avantages développementaux, physiologiques et reproductifs entre les membres– sont très communes, ces échanges ne sont généralement ni suffisamment stables ni suffisamment durables, du point de vue de l'évolution, pour être pris en compte. C'est pour cette raison que les transitions dans l'individualité sont supposées être rares : la stabilité de la relation ontogénétique ne se traduit pas nécessairement par une relation évolutive stable. Il ne suffit pas d'observer qu'une composition d'individus se produit à un instant *t1,* et dans un environnement *e1,* pour dire qu'ils sont devenus un nouvel individu évolutif ; il faut une sorte de stabilité et de généralité concernant les conditions temporelles et environnementales dans lesquelles les relations ontogénétiques ont lieu. Ainsi, si le même type de relation permet la composition de deux organismes spécifiques dans des instant *t1, t2*, *t3…tN*, et dans les environnements *e1, e2*, *e3*, *eN…* alors nous avons plus de raisons d'envisager l'émergence d'un nouvel individu évolutif. Le poids théorique renvoie à la stabilité de la relation, ce qui revient à dire que la particularité d'une transition évolutive repose sur la robustesse relationnelle et sur la fidélité de ses membres. Le processus de transition se comprend comme le passage par lequel une collectivité engendre, à partir d'une longue histoire d'échanges fonctionnels, une stabilité qui lui permet d'exister, irréversiblement, en tant qu'organisme unifié.

Cette stabilité et cette fidélité de la relation posent, bien sûr, des difficultés pour aborder l'individualité ontogénétique à la lumière de la notion de composition. La fidélité de relations peut être comprise comme la nécessité pour les individus de pouvoir accomplir des actes bénéfiques pour les autres individus –même si certains de ces actes bénéfiques, qui se traduisent par des avantages pour le bénéficiaire, sont simplement des sous-produits secondaires à des actions bénéfiques pour l'acteur lui-même. Les pollinisateurs, par exemple, se nourrissent par la collecte du nectar ou du pollen, et, collatéralement, ils transportent du pollen qui permet la fertilisation d'autres plantes. Ces contributions mutuelles peuvent conduire à un cercle vertueux d'avantages, dont on trouve de nombreux exemples dans les actes mutuels entre différentes espèces, appartenant même à différents domaines. On peut observer cependant que la fidélité de ces cycles s'ancre dans le retour des bénéfices aux investisseurs (ou à leurs proches) plutôt qu'à quelqu'un d'autre, en sorte que la fidélité des partenaires est un facteur important pour la sélection des collaborations mutuelles. La fidélité des partenaires ainsi est une question de coadaptation. Certaines relations de dépendance sont caractérisées par des associations stables

et durables, tandis que d'autres sont des associations temporaires[658]. Si la notion d'individu biologique reposait entièrement sur le critère de la stabilité des relations –même en comprenant celle-ci comme une fidélité de l'association et de la persistance temporelle à grand échelle– alors la dimension compositionnelle de l'organisme, à l'échelle ontogénétique, aurait peu d'importance dans la discussion sur l'individualité biologique. En effet, il existe énormément d'échanges fonctionnels, des synergies, des coopérations, des interactions partielles et non stables dans la vie d'un organisme, mais il est possible qu'aucune de ces interactions ne soient pertinentes pour mener à une collectivité qui possède une persistance fonctionnelle, qui demeure comme telle dans le temps évolutif. Toutefois, on peut tempérer ces conditions au regard de ce qui se passe effectivement dans le monde ontogénétique.

Tout d'abord, avec l'individualité ontogénétique, il s'agit de comprendre comment il est possible d'envisager une composition qui soit pertinente pour accomplir l'ontogenèse des individus, dont l'analyse sera bien évidemment à une échelle de temps plus modeste que le temps évolutif. Ainsi, d'après notre approche de cette question, la notion de composition ontogénétique repose sur plusieurs éléments qui ne dépendent pas nécessairement d'une stabilité et d'une fidélité de relations à une échelle temporelle étendue[659], mais plutôt de la stabilité de l'organisation des individus qui, par leur contexte écologique, sont en composition. Ainsi, afin de penser l'individualité ontogénétique, il nous paraît plus intéressant et pertinent de se focaliser sur la *nécessité* de la composition hétérogène –au cours du développement et de la vie d'un système– pour accomplir l'ontogenèse, plutôt que de se focaliser sur la stabilité et persistance des relations, et sur l'évaluation de leur fidélité. En somme, la plasticité du vivant se retrouve d'une certaine manière dans la plasticité relationnelle avec le milieu, qui permet à l'organisme d'accéder à diverses formes de relations pour construire et accomplir son ontogenèse –un organisme n'étant pas nécessairement contraint de se réaliser de la même manière que les autres, avec les mêmes éléments et relations[660].

---

[658] David C. Queller et Joan E. Strassmann, « Problems of multi-species organisms: endosymbionts to holobionts », *Biology & Philosophy*, novembre 2016, vol. 31, nº 6, p. 855-873.

[659] Par exemple, personne ne dirait que l'agrégation multi-espèce entre l'humain et citron est un individu évolutif, même si les humains, étant incapables de synthétiser la vitamine C indépendamment, doivent « externaliser » une partie de leurs besoins métaboliques. Cette association n'est ni caractérisée par une fidélité suffisante (les humains peuvent obtenir la vitamine C de nombreux autres aliments), ni par la co-transmission reproductive ou par une unité de fonctions (les systèmes de transmission des humains et des citrons sont indépendants) ni par une sorte de dépendance irréversible. En effet, les humains et les citrons ne montrent pas une « unanimité d'intérêt », ils ne forment pas un individu, même si leur relation demeure persistante aux cours des siècles et nécessaire d'un point de vue métabolique. Heureusement, l'individualité ontogénétique est bien plus complexe que ces références aux citrons ou des synergies locales et partielles entre différents systèmes.

[660] Nous traiterons ce point précis concernant la plasticité du vivant à partir de la section 3 du chapitre quatre.

Pour éclaircir les possibles liens entre une composition évolutive et une composition ontogénétique par les contraintes de la stabilité et de la fidélité, nous proposons de suivre les pistes suivantes.

Premièrement, les transitions majeures s'intéressent à l'émergence de nouveaux types d'individus, et non pas à la phénoménologie ontogénétique des individus qui –comme de nombreux exemples synergiques et symbiotiques nous l'apprennent– dépendent souvent des compositions d'éléments hétérogènes[661]. Cependant ces deux approches reposent sur des processus horizontaux. Dans ce sens-là, les explications de ces deux types de phénomènes se complètent. En effet, nous pouvons articuler ces deux approches à partir d'une analyse précise de l'horizontalité des processus ontogénétiques qui pourraient aboutir, ou non, à l'émergence de nouveaux types d'individus. Ainsi, bien que ces deux approches ne traitent pas exactement des mêmes objets épistémiques, l'un des premiers constats que nous pouvons faire, afin d'expliciter les liens entre une composition évolutive et une composition ontogénétique, est que l'un –la transition– résulte et s'explique aussi par l'autre –la dimension interactive-compositionnelle ontogénétique. Dans ce sens-là, la deuxième est une condition nécessaire (mais pas suffisante) de la première.

Pour mieux décrire cette relation épistémologique, rappelons que, dans l'approche ontogénétique de l'individualité biologique, la question centrale ne porte pas sur l'origine historique de l'individu, mais sur la persistance de l'individu –malgré un contexte de dissipation énergétique, de perturbation, de changement et de contingence environnementale. On peut noter que la réponse à la question de la persistance ontogénétique de l'individu peut offrir un cadre théorique pour penser la question de l'origine des individus ; cette persistance est, entre autre, garantie par les échanges horizontaux qui instaurent la stabilité ontogénétique d'un individu à travers sa durée de vie. De cette manière, la stabilité ontogénétique est aussi le résultat d'échanges horizontaux, parmi lesquels se trouvent des processus et des interactions qui aboutissent à la stabilité, comme dans le cas de la naissance de la cellule eucaryote. Nous remarquons ainsi que le cadre conceptuel des transitions majeures peut être utile pour comprendre la stabilité d'un ensemble[662], en tant que résultante adaptative des échanges

[661] E.G. Leigh, « The evolution of mutualism », art cit.
[662] Nous avons traité le cadre conceptuel de transitions majeures dans le chapitre précédent, où nous avons voulu argumenter certaines hypothèses par rapport aux conditions de l'émergence de l'individu biologique.

horizontaux[663] ; et que le cadre conceptuel de l'individualité ontogénétique peut être fonctionnel pour expliquer l'origine des processus qui aboutissent à une transition majeure.

De cette manière, pour le dire plus précisément, entre l'approche évolutive –focalisée sur les conditions adaptatives d'une collectivité pour agencer un nouveau type d'individu– et une approche ontogénétique –axée notamment sur la stabilité organisationnelle d'un organisme– nous pouvons dire que l'un des points d'articulation se trouve dans le constat que *le temps évolutif trouve sa source dans la somme transgénérationnelle de l'ontogenèse des organismes, substrat sur lequel tout processus évolutif est construit*. A partir de cette analyse, nous souhaitons poser une question tout à fait centrale : l'émergence d'un nouveau type d'individu ne serait-elle possible qu'en considérant la nature intrinsèquement interactive du vivant, dont nous trouvons les sources dans les phénomènes de compostions ontogénétiques à toute échelle ? Si tel est le cas, alors l'ontogenèse, et sa phénoménologie, imposent la règle des possibles dans les laboratoires du temps ontogénétique, où les échanges horizontaux fixent la norme.

Deuxièmement, nous pouvons revenir sur le critère de la persistance de la relation, en tant que condition pour aboutir à un processus d'individuation collective. Même si ce critère représente un défi pour penser l'individualité ontogénétique, cela ne devrait pas nous éloigner d'un constat radical : *l'organisme, au cours de son individualité ontogénétique, est en constante composition*. Mais de quelle composition parle-t-on ? Il s'agit d'une ontogenèse qui n'est pas prescrite. Les individus paradigmatiques, du point de vue ontogénétique, sont eux aussi dans un processus de composition constant depuis le début de leur développement[664]. Sur ce point-là, nous renvoyons aux excellentes contributions de l'approche physiologique sur l'individualité immunologique[665], dont les leçons nous montrent à quel point l'organisme est bien plus que la simple somme de ses constituants internes, car il accueille en lui des éléments étrangers, cet accueil étant crucial pour le bon développement du système. Ces éléments étrangers représentent une part constitutive de l'individualité biologique, ce qui permet de s'interroger sur notre vision de ce qui est extérieur au système, ainsi que sur toute vision endogène qui s'appuie sur l'idée de l'indépendance fonctionnelle du système vis-à-vis de son

[663] Comme nous allons voir plus loin à travers le concept d'organismalité.
[664] Scott F. Gilbert, Jan Sapp et Alfred I. Tauber, « A Symbiotic View of Life: We Have Never Been Individuals », *The Quarterly Review of Biology*, 1 décembre 2012, vol. 87, nº 4, p. 325-341.
[665] Voici Chapitre deux, section 2.3

environnement. Ainsi, pour une compréhension de l'individualité physiologique concentrée sur l'immunologie, l'organisme opère comme un tout fait de constituants hétérogènes, interdépendants, connectés par de fortes interactions biochimiques et contrôlés par des interactions immunitaires systémiques qui se répètent constamment au même niveau d'intensité[666]. Cette intégration immunitaire, totalement systémique, nous conduit à envisager une composition ontogénétique comme une « chimère », où l'organisme est constitué de produits internes et externes, tous intégrés et internalisés comme des parties essentielles du système. Or, comme nous allons le montrer plus loin, la composition, à l'œuvre dès le début de l'existence des organismes, revêt une grande importance dans la détermination de l'organisation singulière des systèmes.

Troisièmement, il faut se demander où situer la stabilité : s'agit-il de dire que les relations hétérogènes doivent être stables, c'est-à-dire du même type, ou bien il s'agit de la stabilité de l'organisation interne des organismes qui engagent des relations hétérogènes ? Cette question, d'une grande importance oriente notre chemin de réflexion. Dans notre approche de l'individualité ontogénétique, la stabilité et la fidélité des relations du même type, compte bien moins que *la stabilité de l'organisation des organismes qui engagent ces relations*. Dans ce cas, bien que la fidélité des relations semble déterminante pour parler de la stabilité d'une collectivité au regard d'une échelle temporelle étendue, nous devrions nous tourner vers la stabilité de l'organisation des individus. Celle-ci, comme nous le détaillerons, dépend bien des échanges horizontaux, parmi lesquels s'internalisent et s'externalisent une partie des besoins physiologiques et métaboliques pertinents pour l'organisation. En effet, l'individu, au cours de son ontogenèse, vise à maintenir la stabilité de son organisation par tous les moyens possibles. C'est ainsi que, dans le but de stabiliser son fonctionnement, l'organisme peut externaliser et internaliser des fonctions. Dans ce sens, la composition ontogénétique s'érige comme une condition, non seulement pour l'émergence de l'individu biologique au niveau évolutif, mais aussi comme une condition pour assurer la stabilité de l'organisation ontogénétique, pilier d'une composition évolutive[667].

La signification de la stabilité et de la fidélité des relations doit ainsi être nuancée au regard de la dimension interactive du vivant, par laquelle l'organisme établit des relations

[666] T. Pradeu, « What is an organism? », art cit.
[667] Nous allons traiter ce point en détail à partir de la section 3

variées avec son milieu qui contribuent au maintien de son organisation. Dans l'univers des possibles de ces relations, l'organisme extrait de son milieu ce qu'il met à sa disposition, sans nécessairement qu'il s'agisse des mêmes éléments et des mêmes relations à chaque fois. Ceci dévoile, selon nous, une plasticité organisationnelle de l'organisme qui est fondamentale pour comprendre l'individuation des systèmes. En conséquence, pour comprendre l'individualité biologique, il faudrait analyser le phénomène de composition ontogénétique – phénomène qui ne peut pas se résoudre uniquement à la lumière des transitions majeures. En fait, selon notre analyse, une transition majeure correspond au résultat du parcours de l'individualité au cours du temps géologique, et ce que nous recherchons est une vision du parcours actuel de l'individualité, dans l'acte même de particularisation de l'organisme.

Pour résumer cette section, nous pouvons dire que l'approche des transitions majeures nous apprend la nécessité de comprendre l'individualité biologique au regard des phénomènes de compositions d'organismes au niveau évolutif, défiant la lecture darwinienne classique de l'arbre de la vie. En même temps, cette approche nous enseigne que dans certains cas, l'organisme est capable d'établir des relations fonctionnelles avec son milieu, changeant son destin évolutif de manière irréversible. Cependant ce changement garde le statut d'un événement naturel extraordinaire, associé à la création de nouveaux types d'individus. En conséquence, cette approche prend le risque de négliger les phénomènes horizontaux ontogénétiques qui se produisent constamment à tout échelle. De ce fait, elle omet également le fait que les organismes paradigmatiques, issus d'une transition majeure, sont constamment traversés par leurs activités et dynamiques au cours de leur vie. Ainsi, nous tendons à dire qu'une transition évolutive majeure est bien le résultat d'un processus d'individuation collective qui commence dans le monde ontogénétique horizontal. Nos analyses nous conduisent à soutenir que les phénomènes horizontaux se trouvent au fondement de la complexification des systèmes[668], dont les processus sont constamment engagés à l'échelle ontogénétique du vivant. C'est à cette échelle que la substance de l'individualité peut véritablement être évaluée, *dans la robustesse que dévoile l'organisation du vivant malgré la perméabilité de son organisation*.

[668] Lynn Margulis, « Symbiogenesis and symbionticism » dans L. Margulis et R. Fester (eds.), *Symbiosis As a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis.*, Cambridge, MIT Press, 1991, p. 1-14.

Nous reviendrons sur cette analyse la section 3, afin d'approfondir notre enquête sur le phénomène de composition en tant qu'outil nécessaire pour maintenir la robustesse organisationnelle d'un organisme complexe. Pour l'instant, retenons l'idée d'un organisme *chimère*, en tant qu'ensemble hétérogène qui internalise son milieu dans le but de stabiliser son organisation. La composition, en tant que phénomène biologique, revêt ainsi un rôle central dans le monde ontogénétique, où le témoin direct est l'organisation biologique. Ceci est donc bien la résultante de l'engendrement d'un domaine de relations de composants réunis qui structurent un réseau de dépendances[669] ; et qui, à la lumière du phénomène de composition, peuvent et doivent admettre, à un moment donné, des éléments biotiques pour parvenir à la particularisation de l'ensemble en tant que domaine. L'ontogenèse, et sa persistance, correspondent bien à un processus de particularisation plastique, et la description de ce processus correspond au sens même de l'individuation en tant que transformation collective.

2.3 L'idée d'une organismalité ontogénétique

L'une des notions qui émerge des discussions sur les unités de sélection, et qui peut aider à articuler plus concrètement d'une part une vision évolutive de l'individu biologique (toujours orientée par l'approche des transitions majeures) et d'autre part une vision ontogénétique de l'individu biologique, est la notion d'organismalité. La notion d'organismalité, en tant que concept, renvoie au niveau le plus élevé d'agencement fonctionnel d'une collectivité, et nous considérons qu'il permet d'accueillir une vision compositionnelle de l'organisme autant à l'échelle évolutive qu'à l'échelle ontogénétique.

La notion d'organismalité a l'avantage se focaliser sur la cohérence fonctionnelle et adaptative d'une association d'individus, en permettant de prendre de la distance avec les problématiques classiques concernant l'étendue de la notion d'individu à partir de l'unité de sélection. En effet, dans le cadre de l'organismalité, la définition d'une unité de sélection implique la capacité à agencer, collectivement, un type particulier de phénoménologie qui permette une cohérence fonctionnelle et adaptative de cette collectivité, et ceci ne peut pas être

[669] Nous allons aborder ce point plus loin, dans la section 4

appliqué à l'ensemble de la hiérarchie du vivant[670]. L'organisme-individu est ainsi défini par ses caractéristiques fonctionnelles –par une phénoménologie qui s'exprime par un agencement singulier de ses composantes– ce qui permet de visualiser cette unité fonctionnelle comme une unité adaptative et évolutive. La notion d'organismalité reflète ainsi le résultat adaptatif de la sélection, et plus précisément, le résultat d'une transition majeure. C'est dans ce sens que l'organismalité nous offre un aperçu des caractéristiques fonctionnelles empiriques de l'organisme, qui peuvent ensuite être expliquées comme une résultante adaptative au fil du temps évolutif. Par conséquent, la notion d'organismalité se concentre surtout sur les organismes (et superorganismes), en analysant les rapports fonctionnels d'une collectivité. Cette voie d'approche s'accorde avec la plupart des définitions de « l'organisme » qui se réfèrent à l'intégration fonctionnelle –avec des voies physiologiques ou biochimiques qui interagissent causalement et travaillent ensemble[671]. De ce fait, l'organismalité renvoie à un type particulier de phénoménologie : le comportement du système, et ses relations internes, dans le temps présent, fait apparaître de nombreuses interactions mutuellement bénéfiques avec très peu de conflit entre les parties. L'organismalité, dans le cas d'une composition hétérogène, correspond à un cas de fort mutualisme qui, d'un point de vue évolutif, résulte d'une transition majeure.

L'une de caractéristiques qui font l'intérêt de cette notion est qu'elle n'exige pas que les associations s'établissent entre des individus d'une même espèce, mais uniquement que les individus aient réussi à établir une relation de haute coopération avec un niveau de conflit très bas[672]. Sur ce point, comme nous l'avons largement développé dans le chapitre précédent[673], Queller et Strassmann distinguent les associations égalitaires et les associations fraternelles.

[670] Par exemple, dans le cadre de l'approche évolutive, dans laquelle il y a toute une hiérarchie de niveaux d'organisation qui sont candidats légitimes d'individu, les espèces peuvent être des unités de sélection, même en dépit de leur dispersion spatiale et temporelle, et en dépit du fait que leurs parties constitutives, les membres de l'espèce, n'interagissent que transitoirement. Or, les espèces biologiques, ceux-ci étant dispersées spatialement et temporellement, ne disposent pas de fonctions collectives, tel qu'un système immunitaire ou d'un des systèmes de maintien de l'ordre pour garder leurs composants en contrôle en préservant leur intégration et la stabilité fonctionnelle. Les espèces ne disposent pas non plus de fonctions de développement qui assurent l'agencement des parties et leur intégration dans un système cohérent. En conséquence, on pourrait dire que les espèces ne semblent pas présenter un degré suffisant d'organismalité, ou de cohérence fonctionnelle, pour être considérés en tant qu'individus biologiques.

[671] Bernabé Santelices, « How many kinds of individual are there? », *Trends in Ecology & Evolution*, avril 1999, vol. 14, n° 4, p. 152-155.

[672] David C. Queller et Joan E. Strassmann, « Beyond society: the evolution of organismality », art. cit.

[673] Voici section 5.2 du chapitre deux.

Les agrégats ou associations multi-espèces correspondent à des associations égalitaires, tandis que les associations entre individus d'une même espèce sont désignées comme des associations fraternelles. Les exemples typiques d'associations fraternelles se trouvent chez les organismes multicellulaires et les colonies d'insectes sociaux, ceux-ci constituant des groupes qui partagent un patrimoine génétique commun[674]. L'un des exemples les plus remarquables d'association égalitaire est l'émergence de la cellule eucaryote. Cette dernière correspond à la fusion entre une mitochondrie ancestrale, ou les chloroplastes, avec leurs hôtes unicellulaires procaryotes – leur fusion étant d'une importance révolutionnaire dans l'histoire de la vie. De tout évidence, les fusions symbiotiques similaires à celle de l'eucaryote sont omniprésentes dans l'histoire de la vie, ce qui a permis de questionner notre compréhension des processus évolutifs et des idées néo-darwiniennes traditionnelles, strictement liées à la descendance. C'est par cette voie que les recherches de Lynn Margulis ont pu mettre en évidence la nature compositionnelle des individus, en montrant que le phénomène d'association et de coopération est aussi à l'origine de la variation et de la complexité croissante de la vie.

Dans le schéma de l'organismalité, les associations égalitaires retiennent particulièrement notre attention dans le cadre de ce chapitre. Quoique ces types d'associations mutualistes soient très communs dans la nature[675], les transitions égalitaires majeures vers l'organismalité paraissent beaucoup plus rares. C'est l'une des raisons pour lesquelles les chercheurs ont accordé une attention plus grande aux transitions majeures fraternelles, comme c'est le cas de la multicellularité. Toutefois, le fait qu'une association égalitaire n'aboutisse pas souvent à une transition majeure –telle que l'acquisition des chloroplastes ou de mitochondries– n'implique pas que cette association ne s'intègre pas, d'une certaine façon, au cadre de l'organismalité. Les associations dont la phénoménologie décrit un haut niveau de coopération et un faible conflit –ce qui implique le partage de moments physiologiques communs– ont leur place dans l'univers de l'organismalité. Ces associations égalitaires peuvent être limitées dans le temps et dans l'espace, mais elles concernent des ensembles qui sont très coopératifs avec très peu de conflits. Ainsi, les associations hétérogènes non paradigmatiques peuvent être prises en compte dans le cadre des analyses du phénomène de l'organismalité, sans être négligées par

[674] D.C. Queller, « Cooperators Since Life Began », art cit.
[675] George D. Weiblen et Erin L. Treiber, « Evolutionary origins and diversification of mutualism », *Mutualism. Oxford University Press, Oxford*, 2015, p. 37-56.

la théorie biologique concernant l'individualité[676]. C'est ainsi que le concept d'organismalité nous permet de travailler spécifiquement avec des ensembles hétérogènes, tout en reconnaissant que les assemblages multi-espèces ont leur place dans la discussion sur de l'individualité.

Dans la suite, nous souhaitons analyser l'extension de la notion d'organismalité dans le monde ontogénétique. Ce nouvel aspect, nous le verrons, précise un changement d'orientation par rapport à la priorité ontologique de l'organisme sur l'unité de sélection.

2.3.1 De l'unité de sélection à l'unité de fonction

L'importance de la notion d'organismalité, dans notre approche ontogénétique de l'individualité biologique, tient à ce qu'elle permet, entre autres, de passer définitivement d'une unité de sélection à une unité de fonction. Pour comprendre ce passage, il faut se rappeler le fait que l'individu darwinien[677], à partir duquel est pensé l'unité de sélection[678], suppose l'existence des propriétés spécifiques, notamment la reproduction, pour que la sélection opère. L'unité individu, avant tout, est une unité de reproduction. La notion d'organismalité par contre, en tant qu'elle rend compte de l'actualité du résultat adaptatif de la sélection, est tournée vers la cohérence fonctionnelle et adaptative du composite à un instant *t*. L'organisme est défini par ses caractéristiques fonctionnelles empiriques, qui peuvent ensuite être expliquées par la théorie de la sélection[679]. L'unité de sélection donc, en tant que critère pour identifier l'individu biologique, ne s'avère pas pertinente pour penser une résultante adaptative. En effet, la notion d'organismalité montre, en tant que résultante adaptative, l'actualité d'une collectivité, conditionnant cette collectivité uniquement à avoir un haut niveau de collaboration et un faible niveau de conflit entre ses parties. Alors, pour analyser l'état d'organismalité d'une collectivité, nous sommes obligés de nous concentrer sur sa phénoménologie dans le temps ontogénétique présent. Ainsi, bien qu'il s'agisse d'une notion qui vise à saisir l'adaptation évolutive d'une

[676] A. Booth et W.F. Doolittle, « Eukaryogenesis, how special really? », art cit.
[677] Peter Godfrey-Smith, « Darwinian individuals », dans F. Bouchard et Ph. Huneman (eds.), *From groups to individuals: evolution and emerging individuality : Perspectives on Biological Associations and Emerging Individuality, op. cit.*
[678] D.L. Hull, « A Matter of Individuality », art cit.
[679] D.C. Queller et J.E. Strassmann, « Problems of multi-species organisms », art cit.

collectivité, sa source empirique repose sur le temps ontogénétique. Ceci nous permet de passer de l'unité de sélection à l'unité de fonction.

L'importance de se concentrer sur la phénoménologie actuelle du système, où l'unité de fonction est prioritaire par rapport à l'unité de sélection, nous permet de fixer notre engagement ontologique à la question. En effet, dans le monde temporel ontogénétique, la reproduction – critère fondamental de l'unité de sélection– ne s'avère pas pertinente pour parler d'individualité, car la reproduction est un moment, parmi d'autres moments, dans la phénoménologie d'une unité fonctionnelle. La reproduction ne compromet pas l'unité fonctionnelle et ne le définit pas non plus, mais elle fait uniquement partie des fonctions collectives propres à tout agencement qui atteint des niveaux d'organismalité. Ceci est une évidence dans les approches physiologiques, dans lesquelles c'est l'unité fonctionnelle qui déclenche un processus de reproduction, et qui rend donc possible l'unité de sélection[680]. Ainsi, si l'unité fonctionnelle est construite dans le temps ontogénétique, elle devient la condition pour parler de sélection à un moment postérieur, dans le cas où cette unité fonctionnelle déclenche un processus de reproduction. Bien entendu, le critère de Queller et Strassmann, par rapport à la notion d'organismalité, ne porte pas sur la question de la priorité ontologique des agencements, mais ils proposent cette notion pour pouvoir décrire empiriquement l'actualité d'une collectivité résultant d'une adaptation évolutive. Mais, le cas selon lequel une collectivité puisse être formée dans le temps ontogénétique à partir de dynamiques synergiques qui parviennent, dans une période de temps, à s'associer à travers une forte collaboration et un faible conflit, nous font penser à l'organismalité en tant que condition pour déclencher, à un moment donné, un processus de reproduction, et par là-même considérer également l'unité physiologique comme une unité de sélection. Nous pourrions dire, dans ce cas-là, que l'unité de sélection résulte de l'engendrement d'un domaine d'organismalité que nous identifions en tant qu'unité de fonction, la reproduction étant une fonction physiologique possible, mais non indispensable pour l'unité de fonction. Il est important de préciser que lorsque notre hypothèse s'impose *l'individualité-organismalité est fabriquée soigneusement dans l'univers ontogénétique, par la nature intrinsèquement relationnelle du vivant.*

[680] Voir chapitre 2, section 5.1

Bien entendu, nous ne cherchons pas à nier l'importance de la reproduction comme propriété collective. En effet, le fait de développer une co-transmission reproductive est d'une grande importance pour une collectivité. Par exemple, l'abandon par un partenaire, et l'acquisition simultanée par l'autre, de fonctions reproductives spécifiques, semble être indispensable pour aboutir à l'invention d'un nouveau type d'individu. Toutefois, ceci fait partie des conditions d'une convergence physiologique exprimée par l'agencement de fonctions collectives. Dans ce sens-là, une co-transmission reproductive peut être déclenchée par la fusion horizontale d'individus véhiculée par un contexte écologique donné, et ceci peut se répéter jusqu'à l'acquisition de la propriété à chaque nouvelle génération. Comme nous le verrons dans la section 2.3.2, il est parfaitement possible, pour un groupe, d'engager des fonctions collectives de développement ou de défense, sans pour autant engager une reproduction collective, permettant aux individus de conserver l'autonomie de cette propriété. Dans ce cas-là, les individus composent un domaine de relations qui se fixe à travers l'agencement de propriétés fonctionnelles collectives, mais qui n'a pas forcement de patrimoine génétique commun.

D'un point de vue biologique, l'acquisition de symbiotes semble être un élément essentiel pour réaliser une potentielle unité de sélection, ainsi qu'une nouveauté évolutive. En effet, l'incorporation d'un symbiote qui permet de perfectionner certaines fonctions, est un bon moyen d'acquérir de nouvelles fonctionnalités, à condition de pouvoir contrôler les conflits. Les symbiotes peuvent se déplacer horizontalement à l'intérieur d'une espèce et entre différentes espèces, permettant l'acquisition instantanée de traits importants sur le plan écologique, tels que la défense parasitoïde ou le fait de pouvoirs absorber certains nutriments du milieu[681]. L'importance conceptuelle de la symbiose est ainsi qu'elle dégage indiscutablement une dimension compositionnelle de la vie, celle-ci étant au centre des événements évolutifs majeurs. Cette dimension compositionnelle est sans doute omniprésente à l'échelle ontogénétique du vivant, surtout lorsque les organismes complexes essayent de maintenir leurs organisations fonctionnelles opératives. Ainsi, des agencements de toutes sortes, rendus possibles par la dimension intrinsèquement interactive du vivant, permettent de penser à l'engendrement de nouveaux domaines d'organismalité, et également d'individualité, à condition uniquement qu'ils partagent des moments physiologiques communs. Ceci veut dire qu'il ne s'agit pas uniquement d'interagir entre individus pour agencer un niveau

[681] Kerry M. Oliver et al., « Facultative symbionts in aphids and the horizontal transfer of ecologically important traits », *Annual Review of Entomology*, 2010, vol. 55, p. 247-266.

d'organismalité, mais aussi d'interagir dans une harmonie physiologique commune qui se manifeste par l'absence de conflits et la forte collaboration entre les membres qui composent l'organisme. C'est de cette façon que nous pouvons parler de cohérence adaptative fonctionnelle, définie comme le degré auquel les individus travaillent ensemble pour fonctionner en tant qu'unité sans conflit, ainsi que la capacité à devenir des unités de fonction consolidées sur une échelle de temps précise.

Comme nous l'avons déjà suggéré, le sens de la notion d'organismalité proposé par Queller et Strassmann consiste à dire que cette notion n'est pas de nature théorique, mais empirique, à savoir une notion qui montre le résultat des adaptations collectives au fil du temps. L'organismalité suppose ainsi la composition comme trait distinctif des organismes – ce qui renvoie à l'état d'adaptation d'une collectivité qui a développé des adaptations favorisant la coopération et restreignant les potentiels conflits. Toutefois, il est intéressant de voir que, dans le même sens, les conditions empiriques fonctionnelles qui renvoient à l'organismalité dans une organisation précise, ne nous montrent pas uniquement la direction adaptative nécessaire d'une collectivité – le fait d'avoir développé une forte coopération et un niveau très bas de conflit – mais aussi comment une collectivité qui atteint l'organismalité opère dans le temps ontogénétique. Ceci est possible car la notion d'organismalité, renvoyant à l'unité fonctionnelle, ne précise pas l'origine des composants, mais uniquement la phénoménologie de ces composants dans le temps présent. Et dans ce sens-là, la notion d'organismalité permet d'explorer les exemples réels d'agrégats multi-espèces qui pourraient être considérés comme des unités de fonction consolidées, selon le critère de l'association entre une très grande coopération et un très faible conflit entre leurs parties.

En même temps, lorsqu'on évoque une unité fonctionnelle, sachant que pour cela il faut se concentrer sur la phénoménologie du système dans son actualité, nous pouvons faire abstraction de la stabilité des relations dans le temps, ainsi que de la fidélité de la relation. L'organismalité permet de nous concentrer uniquement sur le type d'engagement qui suppose une relation d'association ou de composition, peu importe l'échelle du temps, sachant bien entendu qu'une transition majeure est le résultat d'un agencement totalement stabilisé au cours de l'évolution. C'est dans ce sens-là que la notion d'organismalité peut accueillir dans son univers tout type de composition qui répond au double critère de la forte collaboration et du faible niveau de conflit, compositions ontogénétiques inclues.

Par ailleurs, l'harmonie physiologique qui est impliquée par l'organismalité, et qui est la condition centrale pour composer des unités avec une absence de conflits et une forte collaboration (division organisationnelle par exemple), requiert également des conditions pour être établie. L'une des conditions nécessaires pour un engagement qui touche les physiologies est le fait d'agencer des fonctions communes. Cet « agencement fonctionnel » demande ainsi l'articulation ou la participation de fonctions communes, comme le fait de participer à la mise en place –ou au moins de faire partie– d'un système immunitaire commun[682] ou d'un système du développement collectif[683].

2.3.2 L'agencement de fonctions collectives à l'échelle ontogénétique.

L'un des exemples plus représentatifs de la nécessité d'organiser des fonctions collectives se trouve dans l'approche immunologique de l'individualité biologique. En effet, ce qui est capital dans la vision immunologique est que, non seulement la tolérance immunitaire semble apporter de précieux outils pour penser la dimension compositionnelle du vivant, mais le fait de disposer de mécanismes immunitaires semble essentiel pour constituer une unité dans le temps. C'est ainsi que Pradeu suggère que le système immunitaire était probablement impliqué de manière critique dans l'émergence de l'organisme multicellulaire en tant que nouvel individu biologique[684]. En effet, il est possible qu'une agrégation de cellules sans système immunitaire soit sujette à des perturbations immédiates, à la fois à cause des agents pathogènes et du comportement réplicatif de certaines cellules, qui favorisent leur propre valeur sélective au détriment de l'agrégation. Ce problème, ayant été abordé dans le chapitre précèdent[685], nous rappelle que l'une des conditions pour atteindre l'organismalité consiste dans l'adaptation des mécanismes qui préviennent le conflit, ce que Richard Michod a appelé à plusieurs reprises les mécanismes des surveillances[686]. Par conséquent, des mécanismes immunitaires qui surveillent le corps et qui éliminent les constituants anormaux qui menacent la stabilité organisationnelle de l'ensemble, paraissent indispensables pour la construction et le maintien de la cohésion de l'organisme –ce qui permet de penser qu'un système immunitaire

[682] T. Pradeu, « Immunity and the Emergence of Individuality », art cit.
[683] Argyris Arnellos et Alvaro Moreno, « Multicellular agency: an organizational view », *Biology & Philosophy*, 1 mai 2015, vol. 30, nº 3, p. 333-357.
[684] T. Pradeu, « Immunity and the Emergence of Individuality », art cit.
[685] Voir section 5 du chapitre trois.
[686] R.E. Michod et D. Roze, « Cooperation and conflict in the evolution of multicellularity », art cit.

est nécessaire pour qu'un ensemble de cellules devienne un individu multicellulaire unifié et cohésif, c'est-à-dire un organisme.

Pour mieux représenter l'idée précédente, nous proposons de recourir à un exemple bien connu. *Dictyostelium discoideum*, étant souvent étudié comme modèle pour la transition de la vie unicellulaire à la vie multicellulaire, permet de comprendre l'importance des fonctions collectives dans des associations, même temporaires, ainsi que l'origine et le maintien de la coopération sociale à travers l'évolution. Cette amibe sociale a généralement une vie unicellulaire, mais dans des circonstances précises, des milliers de cellules se rassemblent et constituent une entité multicellulaire[687]. Ces amibes sociales se nourrissent habituellement de bactéries qui se trouvent dans le sol, mais elles s'agrègent lorsqu'elles sont affamées et forment une limace migratrice capable de déclencher une morphogenèse propre, produisant des spores et des cellules pédonculaires différenciées en phase terminale. Dans le processus d'agrégation, différents types de cellules semblent fournir des fonctions de désintoxication et des fonctions immunitaires[688]. Cette apparente fonction immunitaire chez les amibes sociales suggère l'agencement de mécanismes de différentiation organisationnelle sous la forme de fonctions de défense, par un processus ontogénétique de composition. En même temps, ces études suggèrent que le développement de fonctions immunitaires, à partir de la spécialisation de cellules, est une étape préliminaire nécessaire à la constitution d'un ensemble multicellulaire. Ainsi, d'un point de vue évolutionniste, cette spécialisation semble essentielle pour une transition majeure, étant donné qu'elle s'avère être un excellent mécanisme de prévention de potentiels conflits. Par conséquent, on peut suggérer que les cellules spécialisées dans des fonctions immunitaires étaient présentes au tout début de la transition de la vie unicellulaire à la vie multicellulaire[689].

De cette manière, l'exemple de *Dictyostelium discoideum* nous montre qu'il exist des compositions ou des agrégations qui se forment dans le temps ontogénétique, agençant des fonctions collectives qui assurent le bon fonctionnement de la collectivité. Ce genre de comportements sociaux, que nous trouvons à plusieurs reprises dans la dynamique des écosystèmes en tout genre, nous permet de relativiser l'importance de la persistance de relations à grande échelle comme critère d'individuation. En fait, dans ce genre de phénomènes,

---

[687] Jonathan M. Flowers et al., « Variation, Sex, and Social Cooperation: Molecular Population Genetics of the Social Amoeba Dictyostelium discoideum », *PLoS Genetics*, 1 juillet 2010, vol. 6, n° 7.
[688] Guokai Chen, Olga Zhuchenko et Adam Kuspa, « Immune-like Phagocyte Activity in the Social Amoeba », *Science (New York, N.y.)*, 3 août 2007, vol. 317, n° 5838, p. 678-681.
[689] Mitch Leslie, « Immunology. A slimy start for immunity? », *Science (New York, N.Y.)*, 3 août 2007, vol. 317, n° 5838, p. 584.

l'agencement de fonctions collectives à travers la spécialisation de membres de la collectivité semble être plus important. Ainsi, il est tout à fait possible d'envisager, dans le temps ontogénétique, des échanges qui permettent d'engendrer un domaine de relation propre où les individus, ou une partie d'eux, assument des fonctions différenciées et deviennent des parties spécialisées, assurant la stabilité du domaine à un moment donné. Ce geste omniprésent d'agencement peut, à travers les interactions du vivant dans le temps ontogénétique –et sous certaines conditions que nous avons détaillées dans le chapitre précédent– aboutir à une transition évolutive, et donc à un nouveau type d'individu biologique. L'émergence de fonctions collectives ainsi, est une étape fondamentale pour l'agencement d'une collectivité d'individus.

A ce stade, il est important de mentionner que les fonctions collectives n'ont pas uniquement pour rôle la préservation du système, mais aussi de permettre les actions du système envers son milieu. Comme nous avons évoqué dans le chapitre deux[690], l'une des faiblesses de l'approche autopoïétique est qu'il ne distingue pas clairement entre les fonctions qui font référence au maintien de l'identité interne du système et les fonctions qui le connectent à son milieu. En effet, les actions d'un système autopoïétique appartiennent au même processus du maintien de l'organisation, dans lequel *être* et *faire* est indistinct. Cependant, pour rendre justice à la dimension relationnelle de l'individu, il faut préciser que l'agencement d'un système autonome nécessite l'émergence de fonctions qui ne soient pas orientées uniquement vers le maintien intérieur du système, mais aussi vers l'extérieur. Autrement-dit, il faudrait que certaines opérations ou actions du système puissent être distinguées des opérations du maintien du même ; une distinction entre la préservation de l'individualité (l'être) et les actions du système (le faire). Ces opérations dégagent la dimension agentielle de l'individu[691], à travers l'existence de fonctions interactives qui permettent au système de se maintenir dans un environnement donné, et ceci peut avoir pour complément la dimension constitutive qui est assurée par les fonctions qui maintiennent le système opératif en tant qu'unité. Il est important de préciser ce point, parce qu'il nous offre un critère plus précis par rapport à la constitution

[690] Section 5.4.3

[691] La « motilité » est peut-être l'instanciation la plus évidente de « l'agentivité ». Cette notion a été proposée comme principe explicatif d'une théorie des organismes. L'état commun à toutes les cellules procaryotes et eucaryotes, c'est-à-dire à tous ceux qui sont des organismes unicellulaires et ceux qui font partie de cellules multicellulaires, se trouverait dans le « principe de prolifération par défaut avec variation et motilité (default state of proliferation with variation and motility). Voici : Ana M. Soto et al., « The biological default state of cell proliferation with variation and motility, a fundamental principle for a theory of organisms », *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 1 octobre 2016, vol. 122, n° 1, p. 16-23.

d'un individu biologique : le fait de pouvoir agir sans son milieu comme un tout intégré. Un individu biologique est un système qui s'autodétermine et qui a une capacité agentielle[692].

La notion d'organismalité, tout en décrivant bien les organismes paradigmatiques théorisés lors de l'approche de transitions majeures, ouvre aussi la porte à des organismes moins conventionnels. Une association d'organismes en interaction pourrait en principe rentrer dans l'univers de l'organismalité, même si elle était composée de parties interagissant de manière transitoire ou constituées d'espèces différentes[693]. De cette façon, pour comprendre comment évolue l'organismalité, c'est-à-dire comment une cohérence fonctionnelle adaptative se met en place, il faut examiner de près les conditions où les échanges fonctionnels s'avèrent plus fréquents ; à l'échelle ontogénétique où s'agencent les premières étapes des fonctions collectives. Il est donc important d'approfondir la réflexion sur les phénomènes des agrégats multi-espèce, source primordiale des transitions de l'individualité, pour savoir si ces cas peuvent être considérés comme des unités de fonction consolidées, avec une très forte coopération et un très faible conflit entre leurs parties.

C'est ainsi que nous pensons que les sources de l'adaptation collective, et peut-être les transitions majeures, se trouvent dans des dynamiques organisationnelles et interactives qui entretiennent les organismes et leur milieu au cours de leur vie. Cette dynamique interactive, n'est rien d'autre que la composition ontogénétique.

2.3.3 Les limites de l'organismalité.

Pour conclure cette section deux, il nous semble important de préciser que la notion d'organismalité, proposée originairement par Queller et Strassman, n'a pas été conçue pour aller aussi loin que ce que notre propre interprétation suggère ; même si les auteurs montrent la volonté d'étendre cette notion vers tout type de composition qui répondrait aux critères déjà cités. En effet, nous souhaitons poursuivre la tentative d'avancer dans la discussion sur l'individualité que dévoile l'usage par Queller et Strassman de l'organismalité, en essayant par ce moyen de mettre en évidence sa fréquence, dans les écosystèmes et les agrégats multi-

[692] Il est intéressant de mentionner le lien théorique naturelle entre la notion « d'agent » et l'intentionnalité, dès lorsqu'on dégage une dimension interactive. En effet, un agent suppose une capacité à agir, ainsi que cette capacité suppose une directionnalité des actions. Autrement-dit, l'action suppose une *tension* vers l'objet, une direction vers quelque chose. De ce fait, les systèmes autonomes sont de systèmes intentionnels.
[693] D.C. Queller et J.E. Strassmann, « Beyond society: the evolution of organismality », art cit.

espèces, et son importance évolutive. Comme ils l'ont montré dans l'article qui introduit pour la première fois cette notion, un organisme pourrait en principe correspondre à la définition qu'ils avancent même s'il était dispersé dans l'espace ou s'il était composé de parties interagissant de manière transitoire ou constituées d'espèces différentes[694]. Ceci permet, par conséquent de prendre en compte, et d'analyser de plus près, l'existence d'individus biologiques moins conventionnels. C'est ainsi que dans un article récent, ces deux auteurs poursuivent leur projet dans une enquête sur les agrégats multi-espèces, afin d'évaluer si ces types d'agrégats peuvent être considérés comme des unités de fonction consolidées, avec une très forte coopération et un très faible niveau de conflit entre leurs parties. Mettant ainsi l'accent sur l'idée de « travailler ensemble »[695], comprise comme l'intégration de leurs physiologies dans une fonction commune, Queller et Strassman proposent d'analyser la possibilité d'étendre l'individu biologique aux exemples d'agrégation moins conventionnelles que les exemples de transitions majeures ; voie que la littérature semble avoir négligée à cause de l'exemple paradigmatique de la multicellularité.

Toutefois, Queller et Strassman détaillent plusieurs conditions pour l'identification de l'individualité biologique, en s'écartant d'une approche physiologique classique qui cherche à définir l'individu à partir d'une seule propriété (par exemple l'homéostasie). En fait, comme nous l'avons vu, il est commun que les approches évolutionnistes postulent l'existence d'une variété de propriétés pour définir l'individu biologique, sans qu'on sache si cette liste de propriétés est exhaustive ou pas. Dans ce sens, les auteurs identifient au moins quatre propriétés pour définir si un ensemble multi-espèce correspond ou non à une unité fonctionnelle. Premièrement, ils précisent la nécessité de la fidélité du partenaire et de la stabilité de la composition –certaines relations de dépendance sont caractérisées par des partenariats stables et durables, tandis que d'autres sont des associations moins fortes, et n'arriveront pourtant pas à l'organismalité. Deuxièmement, une coopération bénéfique adaptative est nécessaire –les associations durables doivent avoir évolué pour se bénéficier mutuellement. Troisièmement, nous avons besoin d'une tendance à la co-transmission reproductive ; la co-transmission peut être matérialisée biologiquement de nombreuses manières, mais généralement elle se caractérise par l'abandon par un partenaire (et l'acquisition simultanée par l'autre) de fonctions reproductives spécifiques. Finalement, nous avons besoin que les mécanismes de surveillance, visant à réduire les conflits potentiels entre partenaires (par exemple, contre le risque de

[694] *Ibid.*
[695] Car l'interaction par soi-même n'est pas suffisante pour atteindre l'organismalité.

privatisation des ressources), évoluent. C'est de cette façon que les auteurs présentent les conditions pour devenir une entité avec une cohérence adaptative fonctionnelle, en tant que capacité de devenir des unités de fonction consolidées à l'échelle du temps évolutif.

Bien que les auteurs exposent très clairement leurs raisons pour énoncer un certain nombre de conditions pour atteindre l'organismalité[696], nous pensons que le limite de leur approche est de rester uniquement dans un cadre explicatif adaptative. En effet, ils comprennent la coopération fonctionnelle uniquement comme une résultante adaptative, peu importe si celle-ci a émergée initialement par induction environnementale, à partir d'un caractère non bénéfique ou accidentel, ou s'il s'agit d'un principe d'interaction intrinsèque aux dynamiques écologiques. En ce sens, le fait d'argumenter que l'organismalité, en tant que résultante adaptative, dépend d'adaptations évolutives précises, est trop descriptif et n'apporte pas beaucoup plus à la discussion que l'approche des transitions majeures.

Par ailleurs, nous pensons qu'il n'est pas nécessaire de recourir exclusivement aux adaptations pour montrer la dimension interactive du vivant. Il est possible en effet d'aller plus loin, par exemple d'essayer d'expliquer le phénomène de l'organismalité, non seulement par adaptation, mais aussi par le principe ontogénétique d'interaction, dont le caractère central est la plasticité organisationnelle. Celle-ci, peut être définie comme la capacité de l'organisme à établir plusieurs voies relationnelles avec son milieu dans le but de stabiliser son organisation. C'est ainsi que nous pouvons douter du fait que la stabilité de la composition et la fidélité des individus qui forment l'association soient nécessaires pour penser l'organismalité, alors que le comportement fonctionnel de la composition ne permet pas de discerner si l'agencement a, ou pas, une stabilité compositionnelle. En fin de compte, Queller et Strassmann sont pris dans le même biais eucaryocentrique que celui qui est dénoncé par Booth et Doolittle : argumenter que la stabilité de la composition est une propriété de l'organismalité parce que les eucaryotes multicellulaires la possèdent est plutôt redondant[697]. De cette manière, la conséquence logique de l'approche de l'individualité de Queller et Strassmann est que la cohérence fonctionnelle ne peut être interprétée qu'en termes gradualistes ; en tant qu'adaptations, ou dispositions, plus ou moins fortes.

[696] Sachant que la liste d'adaptations évolutives peut être élargie ou rétréci.
[697] A. Booth et W.F. Doolittle, « Eukaryogenesis, how special really? », art cit.

En effet, la coopération bénéfique, ou la dépendance stable, se présente sous diverses formes (plus faibles et plus fortes), ce qui est compris comme le degré auquel les partenaires travaillent ensemble pour fonctionner comme une unité sans conflit. Ainsi, les dépendances ontogénétiques et évolutives ne peuvent être représentées que graduellement selon la manière dont les propriétés ci-dessus sont réalisées. L'organismalité donc, qui renvoie à la cohérence fonctionnelle du système, se produirait par niveaux[698]. Il semble donc que ce type d'explication soit en principe incapable d'offrir un critère non équivoque qui puisse être utilisé pour évaluer si un système biologique particulier est ou n'est pas un individu biologique. Il est possible qu'un tel critère ne soit pas possible en biologie, mais en ayant accès à de très nombreux cas marginaux dans le monde biologique, les récits évolutionnistes comme ceux de Queller et de Strassmann semblent inutiles si nous cherchons des réponses plus catégoriques.

Cependant, il existe une alternative à adopter, en revenant à l'organisme autopoïétique, où les limites de l'individu reposent sur les frontières de la clôture organisationnelle, et en repensant l'organisation autopoïétique à la lumière de la notion de composition –fait omniprésent dans les dynamiques ontogénétiques de systèmes vivants. L'organisme, du point de vue de l'organismalité, est une unité biologique avec une grande coopération et un très faible niveau de conflit entre ses parties, car l'organisme a des adaptations qui l'assurent de ne pas être perturbé par des adaptations aux niveaux inférieurs. Le fait que l'organisme ne soit pas perturbé par des adaptations individuelles de parties correspond, dans la logique de la clôture organisationnelle, au fait de l'interdépendance des fonctions. De cette manière, au regard de notre approche de l'individu ontogénétique, l'organismalité est la résultante d'un domaine de relations interdépendantes et autonome : il n'y a pas de niveaux d'organismalité, mais uniquement un domaine clos d'interdépendances qui se particularise. Bien entendu, pour reprendre tous les développements de ce chapitre jusqu'à présent, la particularité de ce domaine doit être considérée avec la notion de composition. Nous sommes ainsi convaincus qu'avec certaines modifications, l'approche autopoïétique de l'individu biologique peut très bien rendre compte de la nature interactive et coopérative des organismes, tout en conservant une dimension close, cruciale pour penser la particularisation du vivant.

[698] Voici la discussion de : J.W. Pepper et M.D. Herron, « Does biology need an organism concept? », art cit.

3. Reprendre la tradition de l'autonomie biologique.

Au cours de cette recherche, nous avons vu à plusieurs reprises qu'une approche physiologique de l'individualité biologique introduisait le thème de l'unité de l'individu en tant qu'unité de fonctionnement. Sur une échelle temporelle ontogénétique, la problématique de l'individualité biologique est abordée en mettant l'accent sur l'organisation fonctionnelle du système, en particulier sur la façon dont ses différentes parties interagissent de manière coordonnée pour former un ensemble agissant comme une unité qui persiste dans le temps. Toutefois, la persistance n'est rien d'autre qu'une description du système qui n'est pas exclusif du vivant. Après tout, les choses non vivantes persistent aussi ; dans le monde biologique, on trouve plusieurs cas d'entités qui ne sont pas des organismes mais qui persistent également[699]. La persistance, en effet, il faut la comprendre comme une conséquence de l'organisation fonctionnelle du système. Le système persiste à cause de la phénoménologie de son organisation, celle-ci étant le point central de nos réflexions sur l'individualité ontogénétique. Ainsi, en reprenant les acquis de la section précédente, nous allons dire que, d'un point de vue physiologique, les organismes sont des ensembles fonctionnellement organisés, avec des parties hétérogènes qui travaillent en harmonie pour que l'ensemble atteigne ses différentes fins. D'une part, le système doit maintenir son organisation opérative, ce qui est possible uniquement dès lors que les différentes parties du système sont censées maintenir cette organisation. D'une autre, le système doit pouvoir agir comme une unité vers son milieu pour pouvoir s'adapter aux conditions environnementales et contrôler l'interaction avec ceci. Ainsi, l'organisation fonctionnelle, qui rend possible l'engendrement stable d'une unité avec la capacité à agir, représente la caractéristique distinctive de l'organisation biologique, et par extension, de l'individualité ontogénétique.

D'après la tradition autopoïétique, nous l'avons vu, cette intégration fonctionnelle est le résultat d'un processus ontogénétique compris comme un geste de distinction interne par rapport à un environnement en constante transformation. L'autonomie de l'individu biologique, dans son sens original[700], consiste à affirmer que le système, à la différence de son milieu, joue

[699] Par exemple, les espèces, les gènes, les virus, etc.
[700] Celle que nous trouvons dans les premiers ouvrages que présentent la notion d'autopoïèse.

un rôle actif dans l'échange avec celui-ci ; il se distingue par ses propres opérations fonctionnelles. La tradition autopoïétique n'est toutefois pas très précise en ce qui concerne les types d'échanges que l'organisme entretient avec le milieu ; ni en ce qui concerne l'extension de ces échanges. En effet l'autopoïèse, dans sa formulation originale, ne développe pas vraiment la dimension interactive du vivant. C'est ainsi que l'une des problématiques centrales de l'approche autopoïétique de l'organisme est le fait que l'extériorité soit théorisée uniquement comme une source de perturbation. Les interactions sont souvent réduites à des compensations que le système doit effectuer pour maintenir son autopoïèse stable. L'existence du système dépend alors de sa possibilité à compenser les perturbations dans un seuil qui ne compromette pas l'organisation de l'organisme. La relation avec le milieu donc est réduite à une affaire de compensation, où l'organisation autopoïétique impose à ces perturbations sa propre règle d'interaction et d'adaptation. De cette façon, l'organisation autopoïétique, en tant qu'autoproduction interne, n'a pas besoin du monde extérieur pour construire sa propre norme d'opération, elle n'a pas besoin des éléments fonctionnels du milieu pour se constituer en tant qu'entité autonome[701]. Par conséquent, l'autopoïèse, en tant qu'approche ontogénétique de l'individu biologique, ne prend pas en compte la dimension relationnelle du vivant, et n'envisage pas non plus les possibles conséquences des interactions pour l'organisation du système.

Néanmoins, il semble maintenant évident que le monde est bien plus qu'une source de perturbations. Il est à présent nécessaire d'interroger la perméabilité de l'organisation autopoïétique, non pas dans le temps profond des transitions majeures, mais plutôt dans le temps ontogénétique, pour lequel l'organisme peut se permettre d'introduire des éléments biotiques de son milieu, non seulement pour stabiliser son organisation autopoïétique, *mais aussi pour la rendre possible*.

La question est de savoir si, à partir de la tradition autopoïétique –cadre conceptuel fondamental que nous proposions pour repenser l'individualité ontogénétique– il est possible de défendre une vision compositionnelle de l'individualité biologique.

[701] Sauf par les éléments énergétiques et matérielles qui, comme nous avons expliqué dans le chapitre deux, section 5.4, sont transformés par l'organisme.

3.1 Quelques défis de la clôture organisationnelle

L'un des concepts fondamentaux de l'approche de l'autonomie biologique est la notion de clôture. C'est à travers cette notion que l'approche autopoïétique compte expliquer la singularité de l'organisation biologique[702] ainsi que sa persistance à travers le temps. Le système vivant est censé présenter une organisation fonctionnelle particulière fondée sur une causalité circulaire entre ses composants. Tout d'abord, la notion de clôture suppose davantage un domaine de relations d'interdépendance hétérogène ; les systèmes biologiques sont capables de maintenir leur organisation à travers la production d'un réseau de composants qui dépendent les uns des autres, de sorte que le réseau se maintienne collectivement. De cette façon, l'organisation du système repose sur la dépendance mutuelle d'un ensemble de composants qui engendrent un domaine de relations clos. En même temps, comme son nom l'indique, le réseau autopoïétique s'autoproduit ; les parties qui composent le réseau sont constamment produites, ou maintenues, par la dynamique du réseau. Ainsi, chaque composant du domaine, produit par le système, existe parce qu'il contribue au maintien du domaine qui, à son tour, maintient les conditions d'existence des composants. C'est ainsi que l'on parle de la constitution d'un réseau de processus biologiques d'autoproduction et d'automaintien qui régénèrent les composants nécessaires au fonctionnement continu du réseau. La circularité de l'organisation biologique implique une codépendance des parties dans une organisation globale close et autonome[703]. Cette dernière description capture l'essence même de la notion d'autonomie varélienne, et on peut le définir ainsi : un individu est une unité qui maintient viable sa propre dynamique organisationnelle d'autoproduction.

Il est extrêmement important, par conséquent, d'approfondir ce dernier point, ceci pour pouvoir concilier la notion de clôture à la lumière des échanges fonctionnels avec le milieu, en essayant de comprendre jusqu'où peut aller l'organisation biologique pour se préserver. Pour cela, nous suggérons une modification à la définition précédente : un individu est une unité *d'interaction* qui maintient viable sa propre organisation.

[702] Sachant que, comme nous avons expliqué dans la section 5 du chapitre deux, la clôture n'est pas distinctive de systèmes vivants.
[703] Voir chapitre deux, section 5

Le concept de « clôture » représente la notion centrale des approches centrées sur l'autonomie de l'organisme. Il a été caractérisé de différentes manières dans le temps. A ce propos nous n'allons pas analyser en détail chaque formulation car nous l'avons déjà fait dans la section 5.3 du chapitre deux. L'intérêt de revenir sur cette notion réside dans l'idée que les limites de l'individu biologique reposent sur les frontières de la clôture organisationnelle. Pour défendre cette hypothèse dans le cadre de notre travail, il est capital d'introduire la notion de « composition » à l'intérieur de ce réseau clos de dépendances, dans le but de rendre le récit de la clôture organisationnelle compatible avec des exemples biologiques de tout type.

Comme nous l'avons vu dans la section 2.3.2 de ce chapitre, et comme nous le verrons encore plus loin (section 3.2), plusieurs processus ontogénétiques du vivant supposent une ouverture fonctionnelle du système, ainsi qu'une dimension compositionnelle. Par exemple, le rôle immunologique du microbiote, qui n'est pas produit par l'organisme, mais accueilli par lui, est désormais parfaitement connu. En même temps, le développement embryologique, qui inclut également des interactions entre l'organisme et son environnement, est amplement étudié. En fait, de nombreux organismes, voire la plupart, « externalisent » certains de leurs signaux de développement vers un ensemble de symbiotes qui ont été acquis au cours du développement. Ces interactions intimes entre espèces au cours de l'embryogenèse sont appelées « co-développement », c'est-à-dire la production d'un nouvel individu à travers les interactions coordonnées de plusieurs espèces génotypiquement différentes[704]. L'importance de ces interactions se trouve dans le fait qu'elles nous placent face une dimension compositionnelle de l'organisme sous la forme de l'externalisation de fonctions. Ceci, bien entendu, va au-delà d'un cadre centré uniquement sur la production de composants.

Toutefois, plus que l'embryogenèse ou le système immunitaire, c'est bien la *clôture métabolique* qui représente l'exemple paradigmatique d'une concaténation de processus circulaires clos[705]. La clôture métabolique peut être définie comme la capacité du système biologique à produire intérieurement les ressources métaboliques dont il a besoin pour se maintenir en vie. Maturana et Varela pensaient au métabolisme au moment de mettre en place la notion d'autopoïèse, en tant qu'exemple de circularité de processus clos dans le domaine

[704] Scott F. Gilbert et al., « Symbiosis as a source of selectable epigenetic variation: taking the heat for the big guy », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 27 février 2010, vol. 365, n° 1540, p. 671-678.

[705] Même si pour Varela, le système immunitaire était l'un d'exemples représentatifs de système autonome. Voir : Francisco J. Varela, « On Being Autonomous: The Lessons of Natural History for Systems Theory » dans *Applied General Systems Research*, Boston, MA Springer, , 1978, p. 77-84 ; F.J. Varela, « Autonomy and autopoiesis », art cit.

moléculaire. C'est ainsi que Luisi insiste, lorsqu'il définit l'autopoïèse, sur le fait que tous les composants moléculaires du système sont produits de manière interne[706].

Cette manière retreinte de concevoir l'autonomie biologique a été bien critiquée au regard des capacités d'externalisation anaboliques de l'organisme (dégradation des composants) et cataboliques (synthèse des composants). Les recherches actuelles sur les phénomènes de transfert d'acides aminés et de cofacteurs entre l'hôte et les endosymbiotes[707] permettent de sortir du cadre restrictif de l'autopoïèse. En effet, comme Gilbert, Sapp et Tauber le soulignent, les critères métaboliques utilisés pour définir les limites de l'individu ne fonctionnent pas face à la diversité de symbiotes qui sont à la fois présents et fonctionnels dans l'achèvement des voies métaboliques, et au service d'autres fonctions physiologiques[708]. Ainsi, étant donné que la clôture métabolique est actuellement difficile à défendre[709], la question pertinente est de savoir si une autre forme de clôture peut être envisagée. Par exemple, penser si des symbiotes –puisqu'ils contribuent au système x et, à leur tour, le système x contribue au maintien des symbiotes– sont soumis à une même clôture[710].

Afin de proposer une notion de clôture pourvue d'une pertinence biologique plus adéquate, il faudrait commencer tout d'abord par déconstruire les principes fondamentaux sur lesquels cette notion a été érigée. La notion de clôture repose sur la distinction radicale entre les aspects informationnels-organisationnels et les aspects énergétiques-matériels. Cette distinction nous rappelle la distinction classique entre la *matière* et la *forme*, dans laquelle les contraintes devaient davantage être conçues comme des causes « formelles » du processus. Dans cette logique dualiste, on trouve, d'un côté, un aspect invariant, l'organisation, et un autre aspect changeant, l'aspect matériel et énergétique. La distinction entre une dimension organisationnelle et une dimension matérielle peut être utile pour distinguer la robustesse de l'organisation, dénotant sa persistance par rapport à d'autres aspects énergétiques modifiables. Toutefois, le problème apparait dès qu'on distingue cette dimension organisationnelle par nature strictement autopoïétique ; à savoir, que l'organisation du système est entièrement autoproduite par le système, ceci étant la marque distinctive de son identité[711]. La production

[706] P.L. Luisi, « Autopoiesis », art cit.
[707] Jennifer J. Wernegreen, « Endosymbiosis », *Current Biology*, 24 juillet 2012, vol. 22, n° 14, p. R555-R561.
[708] S.F. Gilbert, J. Sapp et A.I. Tauber, « A Symbiotic View of Life », art cit.
[709] Nous allons approfondir ce point dans le section 4.
[710] Nous en reviendrons plus loin dans la section 4.3.
[711] Voir chapitre deux, section 6

de nombreux composants fonctionnels du système biologique peuvent être externalisés, tandis qu'il devient naïf de penser que l'invariance organisationnelle reste effectivement invariante[712] au cours de la vie d'un organisme[713]. A la fois, il est déjà très problématique de saisir l'aspect internaliste et invariant de l'organisation biologique dans le cas d'associations des organismes auparavant autonomes, et qui par des échanges récurrents de différents types de ressources matérielles et fonctionnelles, sont parvenus à agencer une individualité propre à travers le temps.

Nous suggérons donc que la distinction radicale entre les aspects matériels-énergétiques et informationnels-organisationnels des systèmes biologiques reste problématique si nous ne prenons pas en compte l'extension de la dimension interactive du vivant. Par exemple, les changements ontogénétiques tels que l'importation et l'exportation d'enzymes, les changements dans la structure des voies métaboliques, les changements évolutifs tels que la co-transmission reproductive par transfert latéral de gènes ; tous ces processus impliquent clairement des échanges horizontaux fonctionnels dont une caractérisation de la clôture organisationnelle ne peut pas faire abstraction.

Ainsi, pour utiliser la notion de « clôture », et la rendre biologiquement viable, il faut utiliser une approche qui prenne en charge le changement organisationnel du système, non seulement dans le temps évolutif mais aussi dans le temps ontogénétique, tout en gardant la distinction entre les échanges de ressources matérielles et fonctionnelles. Le défi consiste alors dans le fait de saisir la nature des relations ontogénétiques et évolutives qui se trouvent à la base de la nature compositionnelle du vivant, ce qui peut être visualisé comme une *fusion des différents systèmes de contraintes*[714]. Ainsi, comme nous le verrons plus loin, il ne s'agit pas de nier que les organismes sont soumis à clôture, mais de repenser ce phénomène au-delà d'un cadre stricte d'autoproduction de composants.

Par la suite, nous allons analyser plusieurs cas empiriques qui montrent la difficulté de maintenir une division trop radicale entre les aspects fonctionnels et les aspects énergétiques matériels, basé uniquement sur la notion de production.

[712] A savoir, qui restitue les mêmes entités (les mêmes enzymes, les mêmes produits métaboliques, les mêmes fonctions) au cour des processus de production de composants de la clôture organisationnelle.
[713] Nous avons évoqué ce problème dans la section 5.2 du chapitre deux.
[714] Nous allons traiter cette notion dans la section 4

3.2 Analyse de variétés des compositions

L'univers symbiotique nous montre que pratiquement tous les individus sont des unités physiologiques composées par de parties hétérogènes appartenant à plusieurs espèces différentes. En tant qu'individus, nous sommes la résultante des ensembles fonctionnellement intégrés qui unifient une gamme extraordinairement diversifiée de constituants vivants, en particulier les bactéries, les champignons et les virus[715]. En effet, la nature des compositions, ou des associations multi-espèces, est extrêmement variée. Par exemple, nous avons les symbioses mutualistes, qui correspondent aux associations bénéfiques entre différentes espèces, impliquant un contact physique persistant et un couplage physiologique. Ces associations sont au cœur de nombreuses innovations évolutives et écologiques qui façonnent l'évolution des espèces et des écosystèmes, et qui catalysent l'émergence de la complexité biologique. Hom et Murray, chercheurs du département de biologie de l'université de Harvard, étudient un exemple de mutualisme obligatoire entre la levure *Saccharomyces cerevisiae* et l'algue *Chlamydomonas reinhardtii*. Ces deux eucaryotes ont des cycles de vie très différents, mais leur mutualisme survient spontanément d'après de circonstances environnementales spécifiques. Cette capacité de mutualisation spontanée est vaste sur le plan phylogénétique et s'étend à d'autres espèces de *Chlamydomonas* et de champignons. Ces observations démontrent que dans des conditions spécifiques, le changement environnemental incite les espèces vivant en liberté à devenir des mutualistes, ce qui établit un bon cadre expérimental pour étudier l'évolution de la symbiose[716].

Nous trouvons un autre exemple d'association, ou de composition ontogénétique à travers les complexes relations hôte-endosymbiote, impliquant souvent le transfert d'enzymes actives des hydrates de carbone des bactéries marines au microbiote intestinal humain, ou encore les plantes terrestres qui ont servi de régime alimentaire tout au long de l'évolution humaine[717]. Nous trouvons aussi des exemples dans la formation de biofilms déclenchée par un contexte de défense envers des pathogènes qui constituent une amorce microbienne de

[715] Thomas C.G. Bosch et Margaret J. McFall-Ngai, « Metaorganisms as the new frontier », *Zoology (Jena, Germany)*, septembre 2011, vol. 114, n° 4, p. 185-190.
[716] Erik F. Y. Hom et Andrew W. Murray, « Niche Engineering Demonstrates a Latent Capacity for Fungal-Algal Mutualism », *Science (New York, N.Y.)*, 4 juillet 2014, vol. 345, n° 6192, p. 94-98.
[717] Jan-Hendrik Hehemann et al., « Transfer of carbohydrate-active enzymes from marine bacteria to Japanese gut microbiota », *Nature*, 8 avril 2010, vol. 464, n° 7290, p. 908-912.

l'immunité végétale et animale à partir des symbiotes qui construisent des signaux de développement. Ce processus inclut l'externalisation de mécanismes immunitaires, tel que l'amorçage de la défense en tant que préconditionnement de l'immunité induite par la colonisation microbienne après la germination ou la naissance du végétal ou de l'animal. En effet, le microbiote a été recruté plusieurs fois dans l'évolution en tant que signal de développement pour la maturation de l'immunité. Ainsi, la colonisation microbienne, qui se produit de manière fiable à la germination ou à la naissance du végétal ou de l'animal, peut introduire des mécanismes immunitaires endogènes. La dépendance du développement à des signaux symbiotiques peut donc évoluer par irréversibilité contingente[718]. Finalement, sans que la liste soit extensive, nous avons la production d'enzymes microbiotiques pour la construction d'organes extracellulaires pour l'échange de nutriments et d'enzymes[719]. Il est important de comprendre que, dans tous ces cas, une dépendance développementale, métabolique ou reproductive est établie entre les individus qui s'associent. Un point crucial est que, bien qu'on puisse dire qu'une dépendance présente des niveaux différents, les exemples cités évoquent toujours une dépendance suffisamment forte pour affecter la capacité des individus à vivre de façon indépendante.

L'émergence de fonctions collectives –telle que la stabilité des mécanismes de coopération et des mécanismes de surveillance– peut également être décrite en termes de dépendances ontogénétiques susceptibles d'évoluer vers une co-transmission reproductive. De ce fait, nous croyons que l'interaction entre le développement des dépendances ontogénétiques et l'évolution des mécanismes de stabilisation est, en quelque sorte, l'un de nœuds du problème de l'individualité, ainsi que de la transition du temps ontogénétique vers le temps phylogénétique. Pour éclaircir cette question, nous allons maintenant présenter quelques exemples de compostions et de dépendances ontogénétiques. Le fil conducteur qui peut être extrapolé à partir des exemples choisis est que la dépendance métabolique croissante implique, secondairement, une dépendance reproductive croissante : les dépendances ontogénétiques sont stabilisées durant l'évolution, conduisant à la formation de nouveaux individus évolutifs.

[718] Marc-André Selosse, Alain Bessis et María J. Pozo, « Microbial priming of plant and animal immunity: symbionts as developmental signals », *Trends in Microbiology*, novembre 2014, vol. 22, n° 11, p. 607-613.
[719] L. Lu et W. A. Walker, « Pathologic and physiologic interactions of bacteria with the gastrointestinal epithelium », *The American Journal of Clinical Nutrition*, juin 2001, vol. 73, n° 6, p. 1124S-1130S.

3.2.1 Exemple de l'individualité de l'écosystème microbien

Certaines espèces marines de bactéries extrêmement abondantes (par exemple, *Prochlorococcus marinus* et *Candidatus Pelagibacter ubique*) –qui ensemble comprennent 50% ou plus du microbiote dans certaines régions de la surface de l'océan– manquent de gènes pour survivre au stress oxydatif, spécifiquement les gènes (katG) codant pour des enzymes (catalase-peroxydase) qui sont nécessaires pour résister au HOOH (c'est-à-dire, le peroxyde d'hydrogène externe, H2O2). L'importance métabolique de tels gènes est difficile à sous-estimer, étant donné que le HOOH est capable de tuer les cultures axéniques de *Prochlorococcus* en quelques heures. Étant donné que l'élimination du HOOH et la désintoxication de l'eau sont si cruciales pour la survie de ces bactéries, pourquoi ces organismes ne produisent pas de fonctions de résistance à l'oxydation par HOOH ? La réponse est que ces groupes d'organismes (c'est-à-dire *Prochlorococcus* et *Candidatus Pelagibacter ubique*) dépendent d'autres organismes pour la réduction du HOOH. Ainsi, « ….the loss of HOOH resistance can be described as a community-dependent adaptive event. It is adaptive because resources may be shunted from HOOH defense to growth, but only because other members of the community condition the environment such that a robust oxidative-stress response becomes dispensable to the beneficiaries »[720]. L'évolution de la dépendance fonctionnelle dans les communautés microbiennes marines repose sur le principe selon lequel les fonctions métaboliquement coûteuses seront abandonnées si d'autres organismes peuvent remplir cette fonction en produisant des biens communs et des avantages pour l'ensemble de l'écosystème. Ce schéma de division du travail métabolique est très commun. Par exemple, la fixation de l'azote –une fonction métabolique très exigeante énergétiquement– est uniquement réalisée « by a relatively small subset of organisms; for example, in the oceans, nitrogen-fixing species (diazotrophs) constitute less than 1% of the total cyanobacterial population »[721].

Que nous apprend cet exemple ? Premièrement, cet exemple montre que l'externalisation de fonctions métaboliques est une option très commune et totalement viable dans le monde biologique. L'existence de l'externalisation de fonctions questionne le paradigme de l'individualité basé sur l'autosuffisance, l'indépendance métabolique et l'autonomie auto-productive. Ainsi, nous affirmons qu'il n'est pas nécessaire que le système

[720] J. Jeffrey Morris, Richard E. Lenski et Erik R. Zinser, « The Black Queen Hypothesis: evolution of dependencies through adaptive gene loss », *MBio*, 2012, vol. 3, n° 2, p. e00036-12.
[721] *Ibid.*, p.4.

produise tous les éléments métaboliques essentiels pour réaliser son ontogenèse, mais il est seulement important que les éléments soient disponibles au bon moment. D'un point de vue ontogénétique, la stabilité organisationnelle de l'écosystème dépend du constant renouvellement, à chaque génération, des relations interspécifiques entre les individus qui appartiennent à l'écosystème, relations qui peuvent être renforcées, en termes d'évolution, par une coévolution écologique. Le fait que la dépendance soit réversible évolutivement n'affecte pas le fait qu'elle est ontogénétiquement irréversible, à moins que *Prochlorococcus marinus* et *Candidatus Pelagibacter ubique* retrouvent la capacité de détoxifier l'eau de mer, par exemple, par mutation. Deuxièmement, cet exemple fournit un moyen de tester la notion de clôture en vue de son actualisation. En fait, la circularité du réseau de dépendances est dans ce cas toujours maintenue et jamais perdue, même si une partie du réseau n'est pas produit par le système. *Prochlorococcus marinus* et *Candidatus Pelagibacter ubique* peuvent en effet initialement s'appuyer sur deux voies de détoxification de l'eau, l'une interne et l'autre externe; compte tenu de cette redondance, la sélection permettra probablement d'améliorer la valeur sélective des mutants qui abandonnent le chemin interne, ce qui va créer une dépendance écologique stable, et l'engendrement stable d'un nouveau type de domaine clos.

3.2.2 Exemple de dépendance par des échanges enzymatiques horizontaux et par co-transmission reproductive.

L'animal marin photosynthétique *Elysia Chlorotica* assimile les chloroplastes de l'algue marine *Vaucheria Litorea* qui sont ensuite absorbés par les cellules tubulaires digestives spéciales de son intestin. En effet, cette limace est capable de réaliser parfaitement la photosynthèse dans des chloroplastes qu'elle « vole » à *Vaucheria Litorea*. Ces chloroplastes sont maintenus fonctionnels dans l'intestin de l'animal. En conséquence, cet animal marin peut satisfaire partiellement ses besoins nutritifs par photosynthèse, pouvant vivre plusieurs mois uniquement grâce à la lumière du jour.

Le fait que les plastes « volés » par *Elysia Chlorotica* arrivent encore à fonctionner une fois ingérés, n'est pas anodin. En effet, l'ADN chloroplastique de *Vaucheria Litorea* dépend à 90% de la production des protéines nucléaires qui leur permettraient de réaliser une photosynthèse fonctionnelle. Ainsi, les plastes sont séquestrés dans l'épithélium digestif du

Elysia Chlorotica, où ils sont photosynthétisés pendant des mois en l'absence de nucléocytoplasme algal. Du coup, on se demande comment les plastes continuent à être opérationnels. Il y a deux explications possibles de la persistance de la photosynthèse dans la limace de mer : (i) la capacité du chloroplaste de *Vaucheria Litorea* à conserver son autonomie génétique et / ou (ii) (hypothèse plus probable), que le mollusque fournit les protéines plastidiques essentielles. Dans ce dernier scénario, les gènes supportant la photosynthèse ont été acquis par l'animal via un transfert horizontal de gènes et les protéines codées sont redirigées vers le plaste[722]. Ainsi, le gène nucléaire de la photosynthèse oxygénée, le psbO, est exprimé dans la limace de mer et intégré dans la lignée germinale. La source de psbO dans la limace de mer est *V. Litorea* parce que cette séquence est identique à celle des génomes de prédateurs et de proies. De cette façon, il est clair que la rétention des organites étrangers génère de la nouveauté métabolique et anatomique (« des animaux verts ») et s'explique par le contact de branches distinctes de l'arbre de la vie entraînées par la prédation et le transfert horizontal de gènes.

Le cas *d'Elysia Chlorotica* est particulièrement intéressant pour au moins deux raisons. Premièrement, il nous pousse à mettre l'accent sur l'importance grandissante de la symbiose dans le temps ontogénétique, comme phylogénétique. En effet, *Elysie* existe et persiste dans une forme de symbiose, dans lesquels les chloroplastes ne sont pas transmis à sa descendance, mais ils doivent être extraits des algues pour assurer leur apport en produits de photosynthèse, ce qui donne un exemple de l'importance de la composition ontogénétique. C'est ainsi que la symbiose a grandement contribué à générer la diversité biologique et de nouvelles fonctions, y compris la photosynthèse chez les animaux qui ne l'ont pas originairement. L'association endosymbiotique de plastides algaires dans les cellules digestives *d'Elysia Chlorotica* fournit une occasion rare d'examiner comment les composants génétiques et biochimiques de deux taxons éloignés ont évolué pour former une union photosynthétique fonctionnelle et productive[723]. Deuxièmement, cet exemple remet en question la distinction entre les régimes de causalité matériel-énergétique et informationnel-organisationnel, sous la notion de production. La voie métabolique photosynthétique incarnée par la limace est une contrainte internalisée du milieu dans le temps ontogénétique. De nouveaux types de cellules se forment,

[722] Mary E. Rumpho et al., « Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene psbO to the photosynthetic sea slug Elysia chlorotica », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 18 novembre 2008, vol. 105, n° 46, p. 17867-17871.
[723] Mary E. Rumpho et al., « The making of a photosynthetic animal », *Journal of Experimental Biology*, 15 janvier 2011, vol. 214, n° 2, p. 303-311.

à partir de l'intégration génomique entre la limace et le chloroplaste, et il se forme également des nouvelles voies métaboliques, avec probablement l'échange de protéines en milieu intercellulaire. Ainsi, on assiste à un phénomène d'internalisation des voies métaboliques étrangères et des échanges intracellulaires de protéines, dans le temps ontogénétique et à chaque génération, au-delà de frontières fonctionnelles de systèmes biologiques.

Un autre exemple du même style d'*Elysie*, et que nous n'allons pas analyser en détail ici, vient des études récentes sur l'importation de protéines dans les endosymbiotes/organelles de cyanobactériens tel que *Paulinella chromatophora*. Cet organisme possède deux endosymbiontes chromatophores. Leur relation stable est très ancienne ; probablement plus de soixante millions d'années[724]. Les endosymbiontes sont incapables de se reproduire seuls, comme les organites mitochondriaux et plastiques. Ainsi, il y a du transfert de gènes chromatophores codant pour des protéines impliquées dans la photosynthèse à l'hôte. De plus, les protéines synthétisées par le cytosol sont réimportées dans les chromatophores en les libérant dans l'espace intermembranaire et en traversant la paroi du peptidoglycane grâce à de faibles poids moléculaires et des charges quasi neutres, ce qui suppose probablement des adaptations pour faciliter ce passage. Ainsi, nous avons un cas clair d'importation de protéines de l'hôte à l'endosymbiote[725], défiant directement tout version de clôture métabolique, et qui est stabilisé –sous la forme de symbiose– à une échelle temporelle très longue

Ces exemples nous donnent un aperçu minuscule de la plasticité du vivant, ainsi que du rôle de la composition dans le temps ontogénétique. Il est donc nécessaire de reprendre la notion de clôture, à la lumière du phénomène omniprésent de l'horizontalité du vivant.

4. L'autonomie biologique ; autoproduction et composition

[724] Luis Delaye, Cecilio Valadez-Cano et Bernardo Pérez-Zamorano, « How Really Ancient Is Paulinella Chromatophora? », *PLOS Currents Tree of Life*, 15 mars 2016.
[725] Andrzej Bodył, Paweł Mackiewicz et Przemysław Gagat, « Organelle Evolution: Paulinella Breaks a Paradigm », *Current Biology*, 8 mai 2012, vol. 22, n° 9, p. R304-R306.

Dans la section précédente, nous avons analysé des exemples d'associations possédant différents types d'intégration. Ces exemples défient la tradition autopoïétique fondée uniquement sur la notion de production. En effet, comme on vient de voir, l'organisme est en partie un produit de la composition horizontale. Lorsque deux systèmes s'agencent en améliorant leurs conditions d'existence, nous avons une convergence physiologique qui peut être décrite comme une *convergence de clôtures*. Bien entendu, pour développer cette hypothèse, il est nécessaire de penser la notion d'autonomie biologique à l'égard de l'ouverture fonctionnelle des systèmes, en incluant l'ouverture reproductive, métabolique, développementale et physiologique en tant que processus de production et de composition.

4.1 Contre la clôture enzymatique d'autoproduction

Le premier pas pour introduire une dimension compositionnelle dans l'organisation biologique passe par questionner le critère d'autoproduction interne stricte de composants. La dimension interactive du vivant, représentée par des associations de toutes sortes à l'échelle ontogénétique, ne s'articule pas facilement avec l'idée fondatrice de l'invariance organisationnelle ; l'autoproduction de composants du réseau métabolique et la fixité de la configuration de ces relations, supposée rester constante tout au long de la vie du système biologique[726].

Maturana et Varela pensaient que cette constance était une condition préalable à la persistance du système biologique en tant qu'unité individuelle à travers le temps. A la fois, l'invariance des relations est pensée comme la résultante d'une constante autoproduction de composants qui existe uniquement à l'intérieur du réseau. Dans ce sens-là, l'autopoïèse défend une clôture d'autoproduction, sans préciser exactement quel type d'entités (ou composants) sont produits et maintenus par la clôture. C'est sans doute pour cette raison que des travaux postérieurs, à la suite du travail de Robert Rosen sur son interprétation des réseaux métaboliques (systèmes M, R), se sont focalisés sur le métabolisme en tant qu'exemple concret de clôture dans le monde biologique[727]. Dans cette approche, la circularité métabolique implique que les protéines ne sont pas données de l'extérieur, mais sont des produits du métabolisme, et donc

[726] H. R. MATURANA et F. J. VARELA, « Autopoiesis: The organization of the living », *op. cit.*
[727] J.C. Letelier, G. Marín et J. Mpodozis, « Autopoietic and (M,R) systems », art cit.

des métabolites. Entre autres conséquences, cela implique que la distinction habituelle –aussi utile soit-elle dans la pratique– entre le protéome et le métabolome est conceptuellement artificielle car le protéome fait partie du métabolome[728].

Toutefois, cette approche constitue un exemple spécifique de clôture de production interne ; les enzymes (et toutes les autres protéines) ne sont en aucune raison venus de l'extérieur, mais ils sont uniquement des produits du métabolisme. Nous pensons que cette approche entre en collision avec la gamme et la variété des processus d'externalisation et d'assimilation des composants fonctionnels biotiques de l'environnement par l'organisme. Les métabolites, les vitamines, les cofacteurs et les échanges génétiques sont très communs entre les individus, sachant qu'il existe de nombreux exemples d'externalisation et d'assimilation des composants fonctionnels qui ne sont pas produits de manière interne par le système. De ce fait, comme nous l'avions annoncé dans la section 3.1, la notion d'autoproduction reste problématique même lorsqu'elle est formulée en termes enzymatiques.

Voici une caractérisation très précise de clôture enzymatique :

> « ….. the chemical reactions of metabolism are organized into metabolic pathways in which one chemical is transformed through a series of steps into another chemical by a sequence of enzymes… But the production of enzymes, too, takes place within the metabolic organization of the cell. When enzymes are needed (because of their continuous decay) they are produced in metabolic pathways helped by other enzymes, which in turn are produced with the participation of other ones . . . in a recursive way… In other words, cell metabolism is *enzymatically closed* »[729].

Bien que, théoriquement parlant, une clôture enzymatique ne précise pas la nécessité d'une dimension strictement interne de production, mais uniquement que l'enzyme soit là au

[728] Athel Cornish-Bowden et al., « Beyond reductionism: metabolic circularity as a guiding vision for a real biology of systems », *Proteomics*, mars 2007, vol. 7, nº 6, p. 839-845.
[729] M. Mossio et A. Moreno, « Organisational closure in biological organisms », art cit.

moment du besoin, ceci a été souvent interprété en tant que clôture de production enzymatique interne. C'est ainsi que Cárdenas et ses collègues, représentants de la traditionnelle école autopoïétique chilienne, affirment que *« it is obvious that enzymes must be synthesized from the products of metabolism ... all catalysts are synthesized internally; none is produced by any external agency* »[730]. Cette affirmation peut être interprété comme une approche de clôture de production interne, à travers lequel se justifie la distinction entre les machines et les organismes : les machines ont besoin d'un agent externe pour les construire et les maintenir, tandis que dans les organismes la construction et le maintien sont une fonction interne, n'impliquant aucune intervention d'une agence externe[731]. En d'autres termes, les organismes « are closed to efficient causation »[732]. Sans vouloir réduire l'approche métabolique en l'accusant d'internaliste, le fait de ne pas bien préciser la nature et l'origine et l'extension des entités qui composent la clôture peut se prêter aux confusions[733]. Cette approche peut en effet être interprété comme internaliste, et face aux exemples d'externalisation de fonctions métaboliques, une notion strictement internaliste de la production du cycle métabolique est une fiction biologique inutile, et donc, non représentative de l'individualité biologique ontogénétique.

Premièrement, il est vrai que l'échange horizontal de protéines et l'entrelacement et l'assimilation de nouvelles voies métaboliques ne sont pas aussi communs que l'échange et la production de métabolites[734]. Or, la production d'enzymes peut être externalisée, dès lors que des mécanismes spécifiques d'échanges de protéines évoluent. Par exemple, les bactéries peuvent transporter de protéines dans le cytosol de la cellule hôte par des structures (des « aiguilles ») spécifiques. Habituellement, la littérature met l'accent sur le transport de protéines pathogènes[735], mais ce transport de protéines peut être également bénéfique pour la cellule hôte.

---

[730] María Luz Cárdenas et al., « Closure to efficient causation, computability and artificial life », *Journal of Theoretical Biology*, 2010, vol. 263, nº 1, p. 79-92.,p. 82
[731] *Ibid.*
[732] Donald C. Mikulecky, « Robert Rosen: the well-posed question and its answer - why are organisms different from machines? », *Systems Research and Behavioral Science*, vol. 17, nº 5, p. 419-432.
[733] Comme c'a été d'ailleurs le cas pour la formulation originelle de l'autopoïèse. Voir chapitre deux, section 5.2
[734] Quoi que les coenzymes et cofacteurs sont souvent obtenus de l'environnement pour faire partie du réseau métabolique. Ces produits pénètrent le métabolisme cellulaire et agissent sans être transformés.
[735] L. Lu et W.A. Walker, « Pathologic and physiologic interactions of bacteria with the gastrointestinal epithelium », art cit.

Deuxièmement, il n'est pas correct, ni nécessaire, de vouloir défendre l'idée que tous les catalyseurs nécessaires au métabolisme de l'hôte doivent être synthétisés en interne. Ceci est probablement vrai pour les procaryotes unicellulaires dans de nombreux cas[736]. Toutefois, si nous voulons élargir cette notion en l'appliquant à des systèmes plus complexes (de second ordre), il faut aller au-delà du cadre théorique originel[737]. Il faudrait par exemple considérer les bactéries intestinales responsables de tous les types de processus métaboliques nécessaires à l'hôte macrobial (même si l'on peut objecter que l'importation se trouve principalement dans un environnement extracellulaire, ou que les protéines sont uniquement utilisées par le microbiote résidant qui les produit pour effectuer leur fonction physiologique).

Troisièmement, il existe une vaste littérature sur l'importation / exportation de protéines de/et vers les mitochondries et les chloroplastes, ainsi que du microbiote intestinal vers l'hôte macrobial. La plupart des protéines requises par les mitochondries sont codées dans le noyau et importées dans l'organelle[738]. Significativement, comme nous l'avons vu, au moins dans un cas, l'amibe *Paulinella chromatophora* transfère des protéines à ses endosymbiontes chromatophores dans son ontogenèse. Ceci témoigne le fait qu'en principe le transfert horizontal de protéines entre organismes peut évoluer.

Par conséquent, il est impératif de revoir la notion de clôture en tant que réseau fermé d'autoproduction interne. L'approche autopoïétique s'inspire originairement de cette idée internaliste, mais dans un contexte où cette théorie biologique et philosophique tente de capturer la dynamique distinctive du vivant, en prenant pour exemple paradigmatique la structure cellulaire (en tant que modèle). Toutefois, dès que nous devons déployer l'autopoïèse en dehors du cadre de l'unité fondamentale de la vie, le cadre strictement auto-producteur ne rend pas compte de la complexification de systèmes d'ordre supérieur. En effet, la production d'enzymes n'est pas un référent univoque du type « d'entité » que le système est censé produire pour maintenir un réseau clos d'interdépendances. Au contraire, comme nous allons le développer plus loin, les enzymes[739] font évidemment partie de la production de composants qui

[736] Même si ce n'est pas le cas pour de macrobes.
[737] En effet, la théorie de l'autopoïèse a été conçue initialement pour capturer la dynamique distinctive du vivant en ayant par organisme paradigmatique la cellule.
[738] Tsuneyoshi Kuroiwa et al., « Structure, function and evolution of the mitochondrial division apparatus », *Biochimica Et Biophysica Acta*, juin 2006, vol. 1763, n° 5-6, p. 510-521.
[739] En tant que catalyseurs de réactions chimiques (accélération et facilitation) qui demeurent inaltérés au cour de la réaction qui catalysent.

contribuent au maintien de l'organisation globale, mais pas uniquement. Le réseau des opérations fonctionnelles dépend aussi de ce dont l'organisme dispose dans son milieu.

4.2 Analyse de la clôture de contraintes.

Une autre caractérisation de la clôture, qui prend en compte des difficultés signalées dans la section précédente, fait référence à la clôture des contraintes[740]. Tout d'abord, les contraintes ne sont pas des objets thermodynamiques car « *they are conserved with respect to the thermodynamic flow, on which they exert a causal action* »[741]. Ainsi, ils devraient être distingués des processus impliquant l' « … *alteration, consumption, production and/or constitution of biological entities* »[742]. Les contraintes, par conséquent, ne produisent pas leurs effets en transmettant de l'énergie et / ou de la matière au processus, mais plutôt en canalisant et en exploitant un flux thermodynamique, sans être soumis à ce flux :

> « The central outcome of the theoretical distinction between constraints and processes is a distinction between two regimes of causation. For a given effect of a process or reaction, one can theoretically distinguish, at the relevant time scale, between two causes: the inputs or reactants (in Rosen's terms, the "material" causes) that are altered and consumed through the process, and the constraints (the "efficient" causes, at τ), which are conserved through that very process. Insofar as they are irreducible to the thermodynamic flow, and then to the material inputs or reactants, constraints constitute a distinct regime of causation »[743].

Comme nous pouvons le constater, cette caractérisation est basée sur la distinction entre deux ensembles différents de causes : les causes efficientes (par exemple, les enzymes et les voies métaboliques qui demeurent inaltérés dans le processus) et les causes matérielles (par

[740] Voici chapitre deux, section 5.3.3
[741] A. Moreno et M. Mossio, *Biological Autonomy. A Philosophical and Theoretical Enquiry*, *op. cit.*, p.49
[742] Maël Montévil et Matteo Mossio, « Biological organisation as closure of constraints », *Journal of Theoretical Biology*, 7 mai 2015, vol. 372, p. 179-191.
[743] *Ibid.*, p. 184

exemple, les entrées métaboliques et les réactifs). L'avantage de caractériser la clôture en tant que régime clos de contraintes réside dans son caractère abstrait. En fait, la distinction entre deux régimes causaux ne précise pas, comme la clôture métabolique, le type de composants qui est soumis à la clôture, mais uniquement une distinction entre les contraintes et le processus. Les contraintes, comme causes efficientes, peuvent être caractérisées en tant que constantes (par exemple, des enzymes et des voies métaboliques, mais aussi d'autres fonctions biologiques), ce qui n'empêche pas de penser que de nouvelles contraintes peuvent être assimilées (ou abandonnées) par des associations bénéfiques au cours du développement et de la vie des organismes. En effet, comme nous l'avons vu, le processus d'intégration fonctionnelle (par exemple, génomique, cellulaire et métabolique) entre individus qui s'associent au cours de leur vie, pourrait également comprendre l'acquisition de nouvelles voies métaboliques et enzymatiques par l'évolution des fonctions d'importation des protéines et par l'entrelacement des voies métaboliques.

L'importance de la notion de clôture, dans le thème de l'individualité ontogénétique, réside dans le fait qu'en principe, la clôture constitue un critère clair pour tracer la frontière entre une entité biologique et son environnement. En termes d'organisation biologique, l'ensemble des contraintes soumises à clôture définit le système, alors que toutes les autres contraintes (et plus particulièrement celles qui ont des interactions causales avec le système) appartiennent à l'environnement. Notre interprétation sur la spécifité de la clôture de contraintes est, qu'à la différence d'autres conceptions de clôture[744], celle-ci ne précise pas son origine uniquement interne de production. Ainsi, ce régime de causation peut être harmonisé avec une vision compositionnelle de l'organisme.

En effet, comme nous l'avons évoqué dans la section 3.2, et étant donné qu'une partie des contraintes qui définissent le système peut être externalisée[745], l'individu biologique ontogénétique dépasse l'exigence internaliste qui définit ces limites dans le cadre productif interne. L'individu, alors, par sa nature hétérogène, ne spécifie pas *à priori* les composants que le réseau est censé produire, mais il spécifie uniquement les conditions de viabilité du réseau ; à savoir que ceci continue à opérer. Ainsi, par sa dépendance structurale avec son milieu, l'organisme est un processus de production et de composition.

[744] P.L. Luisi, « Autopoiesis », art cit ; J.-C. Letelier et al., « Organizational invariance and metabolic closure: analysis in terms of (M, R) systems », art cit ; F.J. Varela, « Autonomy and autopoiesis », art cit.
[745] Dans le sens où une contrainte peut être internalisé, ce qui vaut dire que le système peut externaliser une fonction. Ainsi, l'organisme n'a pas besoin de produire toutes ces fonctions.

C'est ainsi qu'une caractérisation de la clôture en tant que régime clos de contraintes suppose une avancée par rapport au cadre trop rigide d'une « clôture enzymatique ou métabolique ». Une clôture de contraintes peut être pensée d'une manière plus plastique, admettant plusieurs manières de constituer ce réseau au cours de la vie d'un organisme. Sur ce point-là, une caractérisation en termes d'une clôture de contraintes ne semble pas nier *à priori* la possibilité des échanges informationnels avec le milieu. En effet, si nous pensons au maintien de l'identité organisationnelle en termes d'information et d'organisation, une approche de l'autonomie centrée sur la clôture de contraintes pourrait échapper à la difficulté des explications des systèmes autonomes en termes d'autoproduction uniquement[746]. C'est ainsi que nous considérons qu'une clôture de contraintes n'a pas besoin d'être pensée comme une prescription spécifique sur la réalisation d'un domaine clos de relations de productions d'interdépendances est réalisé[747], mais comme l'ensemble de phénomènes qui permettent la constance de l'organisation du système.

Voici une caractérisation plus précise de cette idée :

> « ... biological systems may (and do) undergo functional changes both throughout their lifespan and over the generations. These changes affect the structure and the function of one or more constraints, which in turn result in a modification of the organisation... functional variation alters the organisation and yet must be subject to closure in order to be sustained over time »[748].

Ce paragraphe explicite très bien les enjeux précédents. En fait, les systèmes biologiques doivent maintenir l'identité organisationnelle de ces opérations (la clôture) malgré le changement ontogénétique et évolutif. L'acceptation évidente du fait que les systèmes

[746] P.L. Luisi, « Autopoiesis », art cit.

[747] Il faut prendre en compte qu'une clôture enzymatique est bien aussi une clôture des contraintes. En effet, les enzymes, en tant que catalyseurs de réactions chimiques, demeurent inaltérés au cour de la réaction qui catalysent. Dans ce sens-là, une clôture enzymatique est bien un cas spécifique de clôture de contraintes. Or, une caractérisation du système en tant que clôture de contraintes, parce qu'elle constitue un niveau d'abstraction supplémentaire, n'exige pas la production interne de contraintes, mais uniquement que la contrainte exista au moment précis, assurant la persistance de la clôture. Cette différence permet de s'écarter des approches fixistes et internalistes qui ne rendent pas compte de la variété des échanges –et les conséquences de tels échanges pour l'organisation biologique– qui les systèmes biologiques ont avec leurs milieux au cours de leur vie.

[748] M. Montévil et M. Mossio, « Biological organisation as closure of constraints », art cit., p.12

biologiques subissent des changements structurels et fonctionnels tout au long de leur vie (et au cours des générations), permet de situer la discussion à un autre niveau. Les causes de ces variations fonctionnelles sont nombreuses, en allant des interactions avec le milieu, jusqu'à des changements aléatoires par dérive naturelle. Toutefois, ce qui est important de comprendre est que le vivant est soumis, depuis le début de son existence, à des changements qui configurent son rapport au monde ; et donc qu'il construit sa robustesse (sa persistance) dans des contextes de transformations continus. Ainsi, la variation fonctionnelle n'est pas simplement un obstacle au maintien de l'organisation biologique, mais une condition cruciale pour l'adaptabilité, l'augmentation de la complexité et, en fin de compte, pour la durabilité à long terme de la vie[749].

En ce sens, on peut comprendre la clôture des contraintes, non pas comme une propriété qui demande des éléments ou d'entités biologiques fixes produits uniquement à l'intérieur du système pour se réaliser, mais plutôt comme une « méta-propriété » du système biologique, dans le sens où elle peut être construite d'une manière indéfinie pendant l'ontogenèse. L'invariance organisationnelle devient aussi une méta-propriété, car il n'y a pas, *de facto*, de réseaux d'interactions de composants qui demeurent invariants pendant l'ontogenèse ; ce qui reste invariant c'est la circularité des opérations physiologiques du système biologique. Cette interprétation de la clôture permet de penser l'organisation biologique de manière plus plastique, et constitue une autre étape pour introduire la notion de composition à l'intérieur de l'organisation biologique. En effet, nous affirmons que le système peut introduire des contraintes extérieures qui peuvent éventuellement modifier l'organisation du système. Dans nos exemples, plus que la modification du système, il s'agit du maintien de celui-ci. Bien entendu, les échanges fonctionnels avec le milieu seront pertinents pour l'organisation du système uniquement à condition que ces éléments rentrent dans la dynamique circulaire close de l'organisme. C'est uniquement comme celà que ces échanges peuvent être maintenus dans le temps. En effet, les systèmes biologiques sont soumis constamment à l'accident, et donc leur capacité à subir des changements, à la fois pour des raisons intrinsèques et extrinsèques (sensibilité au milieu par exemple), explique l'exigence du maintien collectif, de la dynamique et de la plasticité des composants de l'organisation, ce qui représente une condition centrale pour la robustesse et la persistance du système. Ainsi, il est nécessaire d'accepter que la clôture puisse être saisie de plusieurs manières pendant l'ontogenèse, tout en conservant l'idée de l'immuabilité uniquement pour décrire la circularité des opérations physiologiques du

[749] K. Ruiz-Mirazo et A. Moreno, « Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life », art cit.

biosystème. Ceci, comme nous l'avons suggéré, fait de la clôture une méta-propriété multi-réalisable[750].

Toutefois, cette notion plus « élastique » peut-elle nous permettre de saisir l'interpénétration de l'organisme et de l'environnement sur une échelle à la fois temporelle, développementale et évolutive ? Ce problème est particulièrement aigu lorsque l'environnement consiste en des organismes, à savoir lorsqu'on considère des associations multi-lignées, où la dépendance fonctionnelle entre les différents systèmes biologiques est établie[751]. En effet, dans un agencement d'organismes, il ne suffit pas de penser à la viabilité de l'organisation biologique face aux changements intrinsèques de systèmes, mais il s'agit de penser à un phénomène de convergence entre différents systèmes de contraintes, condition fondamentale pour faire émerger une nouvelle topologie du réseau. C'est ainsi qu'on peut supposer que, dans ce cas, le problème n'est pas de rendre compte de l'invariance de l'organisation simplement en termes d'addition et de suppression de contraintes, mais plutôt en termes de fusion de deux systèmes de contraintes.

4.3 Fusion de systèmes de contraintes et tendance à la clôture

Bien qu'un régime de clôture de contraintes ne semble pas faire barrière pour concevoir l'internalisation des fonctions, en tant que ressource constitutive de la dynamique interactive du vivant –d'où découle d'ailleurs la notion de composition–, quelques questions importantes demeurent. La première question concerne l'agencement multicellulaire ; lorsque deux systèmes de contraintes (deux organismes unicellulaires par exemple) se fusionnent, les cellules individuelles qui constituent le nouveau système réalisent-elles une clôture individuellement, ou bien le système lui-même est-il soumis à la clôture en tant qu'ensemble multicellulaire ? Si

[750] Maël Montévil et al., « Theoretical principles for biology: Variation », *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 2016, p. 36-50.

[751] En fait, une chose consiste en expliquer le changement du système biologique pris isolément des autres systèmes biologiques, et un autre est de considérer le cas des associations multi-espèces. C'est exactement le problème qui se posent les transitions égalitaires et que nous voudrons conceptualiser dans le changement ontogénétique. En fait, pour aborder ce problème il faut abandonner définitivement la fixité de l'organisation biologique et penser à la plasticité du vivant, sachant que la seule fixité est la viabilité du système biologique.

on s'intéresse à la deuxième partie de la question, lorsque l'ensemble des cellules réalise la clôture, est-ce que les cellules individuelles renoncent à réaliser la clôture individuellement ? Y a-t-il un moment, finalement, où les cellules abandonnent la clôture individuelle pour basculer vers un domaine d'individualité collective ? Ceci est un problème théorique très important qui peut être compris de la manière suivante :

> "Let us consider two or more biological organisms (two abstract cells), each of which could be said to realise closure when taken in isolation. Moreover, let us assume that the cells establish strong interactions resulting in direct mutual dependence. As a result, the encompassing system is the maximally closed system which realises closure. In this situation, is there a legitimate way to argue that the individual interacting cells also realise closure?"[752]

Ce problème est particulièrement évident lorsque l'on considère les relations évolutives. Les transitions majeures enquêtent sur le fait que deux ou plusieurs systèmes de contraintes différents fusionnent pour former un seul système. Mais dans le monde ontogénétique, il faut se demander si les associations multi-lignées réalisent une clôture individuellement ou si elles réalisent leur clôture de manière séparée. De la même manière que les transitions majeures attestent le fait d'une perte d'autonomie des individus, lorsqu'elles sont parvenues à se fusionner en tant qu'organisme unifié, il nous semble que les organismes peuvent perdre des niveaux d'autonomie à un moment donné, et gagner des niveaux à un autre, et ceci tout au long de l'ontogenèse des individus. Ce fait rejoint l'une des thèses centrales que nous avons abordées au cours de cette recherche : les organismes –certains en tout cas– peuvent basculer du statut de tout vers le statut de partie, même au cours de leur existence ontogénétique.

De cette façon, en revenant à la question précédente, si le réseau de contraintes des individus change au cours de l'ontogenèse, en externalisant et en assimilant les fonctions des autres organismes, quel réseau de contraintes maintient la clôture ? Est-ce celui des individus pris individuellement, celui de l'ensemble d'individus ou les deux en même temps ? Il nous semble que, dans le cas des associations mutualistes, les réseaux de contraintes individuelles fusionnent progressivement, donnant lieu à un nouveau type de réseaux de contraintes. D'un point de vue biologique, on pourrait avancer que, pour qu'une composition fonctionnelle se créé, l'organisation biologique des individus doit être perméable aux échanges réguliers. Ceci

[752] M. Montévil et M. Mossio, « Biological organisation as closure of constraints », art cit., p.10

veut dire que l'organisation biologique ne peut pas être strictement fermée, mais elle doit permettre, dans des circonstances écologiques précises, une intégration développementale, génomique, métabolique et cellulaire qui peut augmenter graduellement. Par exemple, il faudrait au moins l'augmentation des échanges de métabolites, l'augmentation du transfert de gènes, l'augmentation des échanges de protéines, l'entrelacement des voies métaboliques et l'assimilation de nouveaux métabolites, etc. Ceci dévoile alors *une corrélation négative d'autonomie*. Ainsi, théoriquement parlant, plus l'autonomie de la composition augmente –à travers par exemple l'intégration accrue des fonctions de développement, des produits génomiques, des éléments métaboliques, etc.– moins l'autonomie des individus persiste parce que la réalisation de la clôture des individus devient plus dépendante de la composition. On retrouve en fait notre schéma de la corrélation négative ; l'autonomie des individus, dans des circonstances variées, laisse place à une autonomie composée. Nous pouvons illustrer notre hypothèse à l'aide de notre premier exemple, dans lequel la redondance fonctionnelle est la clé.

Prochlorococcus marinus peut initialement compter sur deux voies de détoxification de l'eau, l'une interne et l'autre externe. Si la sélection (le contexte écologique) améliore la valeur sélective des mutants qui abandonnent la voie interne, ceci va créer une dépendance forte avec les détoxifiants HOOH. Supposons que nous avons deux individus –A et B– qui interagissent de manière étroite. Supposons que A et B réalisent chacun la clôture de contraintes. Supposons que l'individu A puisse effectuer la fonction *f1* directement ou indirectement en s'appuyant métaboliquement sur le partenaire B. Supposons aussi que l'individu B dispose de deux solutions pour exécuter la fonction *f2*: l'une consiste à exécuter directement la fonction *f2*, l'autre à dépendre métaboliquement du A. Ainsi, A et B sont dans une relation de codépendance non obligatoire. En effet, les deux peuvent effectuer *f1* et *f2* individuellement. Autrement dit, il existe deux voies métaboliques possibles pour atteindre *f1* et *f2*. A et B peuvent initialement s'appuyer sur deux voies, l'une interne et l'autre externe. Autrement dit, l'association contient une redondance fonctionnelle. Dans cette perspective, A et B peuvent encore réaliser la clôture individuellement, de même que l'association entre A et B n'est pas close de manière irréversible. En d'autres termes, quand A et B partagent une fonction, ils ne sont pas par conséquent « totalement » clos ; le système clos devient leur association et les organismes qui participent perdent (provisoirement) la possibilité de réaliser leur clôture de manière autonome. Mais comme A et B ne dépendent pas totalement de leur association pour réaliser leurs clôtures, alors ces systèmes n'ont pas encore engagé de dépendances constitutives suffisamment fortes pour perdre leur clôture individuelle de manière irréversible. C'est dans ce sens que nous disons

que l'autonomie peut être perdue et gagnée à autre niveau, et cela même dans la vie d'un organisme.

Supposons maintenant qu'au cours de l'évolution, A et B s'intègrent progressivement. Une façon d'atteindre une intégration plus forte est de renoncer à leurs voies métaboliques individuelles afin de remplir l'une des fonctions. Autrement, ils doivent renoncer à la redondance fonctionnelle. Par exemple, A abandonne les voies métaboliques internes M1 pour atteindre *f1*, tandis que B abandonne ses voies métaboliques internes M2 pour atteindre *f2*. Que s'est-il passé ? Un nouveau réseau clos de contraintes s'est formé. A et B ne sont plus, pris isolément, clos, mais c'est l'association qui est close. De ce fait, la clôture, en tant que meta-proprieté, est toujours maintenue malgré les échanges fonctionnels avec son milieu. Ainsi, nous pouvons dire qu'une convergence complète des systèmes de contraintes apparait avec une irréversibilité de relations : les systèmes abandonnent, irréversiblement, leur autonomie – abandonnant par exemple certaines voies de productions métaboliques internes– par un niveau d'autonomie collectif.

Il est important de préciser que, d'une part, le fait de postuler une corrélation négative, fondée sur la dépendance fonctionnelle de systèmes en relation, ressemble à une concession faite aux récits évolutionnistes du *continuum* de l'individualité. En ce sens, la tradition évolutionniste et l'approche de l'autonomie semblent converger vers une approche de l'individualité en termes d'un *continuum* de dépendance instanciée sous une variété progressive de formes, sur un plan à la fois ontogénétique et évolutif. Cependant, l'irréversibilité de relations fonctionnelles nous permet de couper ce *continuum*, en divisant d'un côté les relations qu'engagent une convergence de contraintes permettant d'abandonner les redondances fonctionnelles –et donc de constituer un nouveau système de contraintes– et celles qui n'engagent pas de dépendances fonctionnelles irréversibles. Ainsi, quand les systèmes basculent vers une irréversibilité fonctionnelle, c'est le système global qui réalise la clôture, et les organismes qui participent perdent, irréversiblement, la possibilité de réaliser leur clôture de manière autonome. De cette façon, bien qu'on puisse dire qu'une dépendance présente des niveaux différents, nous pensons que la clé pour couper ce *continuum* se trouve dans le fait de s'orienter vers les cas où les individus établissent une dépendance suffisamment forte pour affecter leur capacité à vivre de façon indépendante.

D'autre part, il est important de souligner la plasticité ontogénétique de l'organisme, comprise non seulement en termes adaptatifs traduits par les réponses de l'organisme face aux conditions accidentelles de son milieu, mais aussi comme une plasticité qui rend possible une robustesse organisationnelle. La manière dont l'organisme maintient son individualité, en tant que geste constant de particularisation, est plastique, dans le sens où il utilise ce qu'il a à disposition dans son milieu pour la rendre possible. C'est cette plasticité organisationnelle qui lui confère la possibilité de se composer et de s'associer avec d'autres organismes, dans la lutte de la persistance de son organisation. C'est ainsi que l'organisme est constamment en train de se particulariser, toujours tendant à sa clôture, tendant à une stabilité organisationnelle, mais sous un contexte de métastabilité intrinsèque. De cette manière, la métastabilité propre aux systèmes biologiques nous apprend comment le système tend vers la clôture de son organisation, sans pour autant ne jamais achever complètement une configuration invariable. La métastabilité s'érige ainsi comme une notion qui capture la possibilité d'une certaine dynamique dans la stabilité du système. La variation, dans ce cadre conceptuel, devient une conséquence de cette tendance intrinsèque de l'organisme à maintenir son organisation stable. On peut dire, dans un langage informel, que la variation est le prix que l'organisme paye pour se stabiliser, en internalisant la temporalité à partir de la variation[753]. La robustesse de l'organisme est donc inévitablement soumise à une dynamique écologique de transformation que celui-ci canalise à partir de sa plasticité organisationnelle.

Par conséquent, nous dirons que les individus et les associations sont toujours soumis à la clôture organisationnelle, ceci étant primordial pour établir les limites et l'extension des individus et des compositions biologiques, avec l'exigence que les conditions de sa réalisabilité reposent sur la production et la composition de contraintes, et en assumant que la clôture puisse être réalisée biologiquement de plusieurs manières. L'individu biologique persiste ainsi à travers un geste constant de particularisation.

[753] P. A. MIQUEL et S. Y. HWANG, « Biological Individuation Revisited », *Adv Tech Biol Med*, vol. 4, nº 188, 2016, p. 2379-1764.1000188

5. Considérations finales

Comme nous venons de voir, la tradition de l'autopoïèse tente d'expliquer l'individualité biologique à travers les concepts d'homéostasie et de clôture. L'homéostasie désigne la capacité du système biologique à maintenir son environnement interne stable face aux perturbations externes. L'idée de la compensation des perturbations environnementales externes, et le maintien de la stabilité de l'environnement interne de l'individu, a souvent été opposée à l'idée de l'assimilation et de l'intégration des ressources environnementales fonctionnelles, en composition avec d'autres entités biologiques. L'homéostasie, en tant que propriété interne des êtres vivants, est donc problématique à la lumière des compositions de toutes sortes. La clôture, nous l'avons vu, est également problématique, prise dans son sens traditionnel.

De ce fait, comprendre la clôture organisationnelle à la lumière d'exemples de composition fonctionnelle ontogénétique, demande une révision de ce concept. La distinction entre une dimension interne et externe est rendue possible par la dynamique phénoménique du système, qui dans le même acte de préserver son individualité, se particularise et se distingue de son milieu en vertu de ses propres opérations. Cet acte de particularisation, qu'englobe des opérations actives d'engendrement de composants, ne doit pas être totalement relégué à une dimension productive. En fait, le vivant, dans le même acte de maintenir son individualité, se particularise à travers un flux de production et de composition. De cette manière, le vivant, dans l'acte même *d'enacter* un monde propre, internalise et externalise les éléments et fonctions qui sont pertinents à sa propre organisation. C'est ainsi que l'individu dépasse les frontières de l'autoproduction. De ce fait, lorsque la dynamique des échanges comprend deux ou plus organismes, nous avons une convergence de mondes, dans lequel chaque individu est fonction d'autrui.

Compte tenu des éléments précédents, on peut soutenir que les individus recrutent, incorporent et intègrent continuellement des éléments biotiques fonctionnels de leur environnement tout au long de leur ontogenèse. En effet, la relation entre les individus et leur environnement est négociable ontogénétiquement et phylogénétiquement car, en principe, il n'est pas nécessaire de produire de nouvelles ressources physiologiques en interne si celles-ci sont disponibles en externe, pouvant être fonctionnellement intégrées. Les exemples de

dépendance ontogénétique et évolutive croissante visent à montrer aussi la robustesse des relations de dépendance entre les compostions. Par cela, nous trouvons différents exemples d'échanges génomiques (réduction du génome, transfert latéral de l'ADN, etc.), métaboliques (importation/exportation de métabolites, enzymes et entrecroisement de voies métaboliques), de transformations cellulaires (grâce à l'évolution de nouvelles structures cellulaires telles que bactériocytes) et d'intégration reproductive.

Bien que divers eucaryotes aient exploité les capacités métaboliques des bactéries (photosynthèse, chimiosynthèse, fixation de l'azote et supplément alimentaire) au cours de l'évolution, la transmission verticale, dans le temps ontogénétique, est très fréquente. En effet, de nombreux hôtes acquièrent leurs endosymbiotes depuis leur environnement à chaque génération. Des exemples comprennent l'association azote-rhizobium-légume, certaines symbioses coraux-dinoflagellés, et de compositions entre les vers tubicoles et les bactéries chimiosynthétiques. Dans ces cas, l'hôte doit « trouver » son endosymbiote parmi les nombreux microbes présents dans l'environnement.

En ce qui concerne ce dernier point, il est communément accepté qu'à long terme, l'évolution favorisera l'internalisation des microbes symbiotiques dans l'hôte, ainsi que leur transmission verticale, comme cela a été le cas avec les organismes multicellulaires. Mais, ceci n'est pas forcement nécessaire. En fait, nous pouvons observer que dans de nombreux cas – comme témoignent des association anciennes et stables tel que le légume-rhizobium– des interactions fortes et complexes se reproduisent de manière horizontale à chaque génération, sans pourtant évoluer vers une transmission verticale darwinienne[754].

Pour conclure, nous voulons affirmer que, dans la dynamique active du vivant, les échanges horizontaux font la norme. Dans ce sens, des collectivités s'engendrent et forment des domaines plastiques et interdépendants, ce qui permet d'agencer des collectivités qui changent leur rapport au monde en forgeant des identités dynamiques. L'exemple paradigmatique est bien celui des transitions majeures, en tant que phénomène de transition vers un autre niveau de complexité, exemplifié par la création de nouveaux types d'organismes. Toutefois, le monde darwinien exige que les changements évolutifs soient graduels ; ainsi comme l'apparition de nouveaux types de cellules n'a pas été un phénomène soudain, une transition vers un nouveau

[754] Monika Bright et Silvia Bulgheresi, « A complex journey: transmission of microbial symbionts », *Nature Reviews Microbiology*, mars 2010, vol. 8, n° 3, p. 218-230.

type d'individualité exige un laboratoire de complexité dans lequel les interactions ontogénétiques laissent des traces. C'est ainsi qu'on peut comprendre comment l'unité cellulaire est devenu, à un moment de l'histoire évolutive, unité multicellulaire, parce que la cellule avait les conditions de plasticité et d'ouverture pour que les interactions pertinentes à son organisation laissent des traces stables[755] qui modifient l'identité du système, sans pourtant la compromettre. De cette façon, penser l'individualité ontogénétique ne revient pas seulement à penser un système qui maintient une organisation stable à travers la production d'éléments constitutifs qui réparent et régénèrent l'organisation, mais la persistance d'une organisation viable à travers un temps, malgré et avec les interactions biotiques avec son environnement. Cette persistance de l'organisation est une vraie manœuvre d'adaptation. C'est ça exactement qui a manqué à l'autopoïèse pour devenir une théorie complète de la vie ; penser l'adaptation dans le geste même de l'autopoïèse et non pas la renvoyer à l'univers populationnel darwinien à l'échelle de millions d'années. On peut penser alors l'adaptation dans sa facette ontogénétique, par laquelle l'organisme, dans le but de maintenir son organisation stable, peut incorporer des éléments fonctionnels de son milieu. C'est ainsi que nous pouvons dire que « la lutte pour la survie » trouve d'abord sa place en tant que lutte pour maintenir l'individualité ontogénétique, dont la plasticité est l'un de ressources essentielles de telle organisation.

CONCLUSION

[755] L'héritabilité de telles traces correspondrait à un type d'héritage épigénétique.

Au cours de cette recherche, nous avons montré les différentes facettes à travers lesquelles se pose le thème de l'individu biologique. Tout d'abord, nous avons vu qu'il existe l'approche évolutive de l'individualité biologique, qui caractérise les individus comme des entités spatiotemporellement localisées sur lesquelles la sélection naturelle peut agir. Cette approche est ancrée à la structure logique de la théorie de l'évolution par sélection naturelle darwinienne, où les individus sont essentiellement des unités de sélection. De ce point de vue, les organismes correspondent à un type d'individu parmi de nombreux types d'individus biologiques qui existent à travers les différents niveaux d'organisation du vivant. En d'autres termes, les organismes sont clairement des individus évolutifs, mais peuvent aussi être les gènes, les espèces, les écosystèmes et même les agrégats multi-espèces, ce qui relativise l'importance de l'organisme dans le discours biologique sur l'individualité.

Par ailleurs, nous avons vu qu'une analyse de l'individualité en termes d'unité de sélection est suivie d'une vision hiérarchique de l'individualité biologique. Ceci permet l'existence simultanée de plusieurs niveaux d'individus biologiques, sans pour autant

déterminer la prédominance d'un niveau d'organisation parmi les nombreux niveaux d'individus qui existent à l'échelle du vivant. Ceci renvoie à la problématique de la détermination effective de l'individu biologique. En effet, la notion d'unité de sélection, qui désigne l'agent ou niveau auquel la sélection agit, est contrainte de circuler continuellement de niveau en niveau, rendant les explications en termes de sélection très variables. Par conséquent, l'unité de sélection, en tant que critère pour définir l'individu biologique, nous conduit vers un problème d'indétermination des niveaux pertinents pour désigner l'individu biologique. Nous pouvons conclure alors que, selon le paradigme darwinien, il n'existe pas de niveau exclusif d'organisation qui puisse offrir la perspective privilégiée de l'individualité ; surtout, lorsque nous acceptons dans le même schéma de pensée, l'existence théorique simultanée de plusieurs entités représentées par des niveaux d'organisation très vaste.

Pourtant, ce n'est pas l'unique manière d'aborder l'individualité biologique. Nous pensons que l'approche évolutive de l'individu biologique reste incomplète si nous ne développons pas d'autres critères pour designer la pertinence ontologique d'un niveau de sélection par rapport à d'autres niveaux d'organisation.

Nous avons ainsi développé une autre approche à l'individualité biologique, davantage orientée sur les aspects fonctionnels et organisationnels des individus dans un temps ontogénétique. C'est ainsi que nous avons travaillé, au cours du chapitre deux, sur une approche ontogénétique de l'individu biologique au regard de la tradition autopoïétique. Nous nous sommes demandé comment il est possible de construire une notion d'individu biologique en prenant en compte ces sources théoriques de la notion d'organisme kantienne. Cette approche, qui se concentre sur la dynamique fonctionnelle de l'organisme, suppose de passer de l'individu en tant qu'unité de sélection – déjà traité dans le chapitre un – à l'individu en tant qu'unité de fonction. Ce dernier, désigné comme « individu ontogénétique », se pose comme l'élément principal de l'approche ontogénétique de l'individu biologique. Nous avons avancé que l'un des aspects les plus remarquables de l'individualité biologique ontogénétique est sa dynamique organisationnelle en tant qu'unité discrète. L'organisme, selon cette approche, correspond à l'entité qui est capable d'engendrer un domaine de relations clos d'interdépendances qui se détache de son milieu en vertu de ces propres opérations. C'est ainsi que nous avons proposé de comprendre l'individuation comme un acte de particularisation, à travers lequel les parties constitutives du système engendrent un domaine autonome de relations ; une clôture organisationnelle. Les limites de l'individu ontogénétique se trouvent ainsi dans les limites de cette clôture, qui persiste par le maintien actif de son organisation (à travers la production

continue – dégradation et replacement – de composants qui spécifient leur organisation) à travers le temps de sa vie. De ce fait, l'accent est mis sur la façon dont un système vivant maintient sa particularisation (sa clôture) : tout changement s'y trouve subordonné à la conservation de ce même domaine autonome. La vie comme autopoïèse se comprend ainsi comme un *acte de particularisation* qui produit un domaine spécifique de relations dont la phénoménologie résulte des opérations du système même. Dans ce même acte de particularisation, se précisent les limites qui appartiennent au système et celles qui lui sont extérieures. De cette manière, dans l'approche autopoïétique de l'individualité biologique, toute la phénoménologie du système est subordonnée à la conservation de son unité à travers le temps.

Toutefois, nous avons souligné que l'une des faiblesses théoriques les plus importantes de l'approche autopoïétique de l'individualité est son rapport à l'extériorité, ou milieu, qui ne fait pas suffisamment justice à l'interaction de l'organisme et son environnement. En effet, imaginer un domaine clos de relations d'interdépendance, qui s'autoproduit par les gestes constitutifs de l'autonomie, nous conduit à soutenir que l'organisme correspond à une entité dont les opérations fonctionnelles (dégradation et replacement de composants) restent dans le domaine spécifié par l'organisation. Dans l'autopoïèse, la subordination à la condition d'unité – ce qui reste pour nous l'un de principes majeurs d'une pensée systémique– se comprend comme une subordination de la phénoménologie du système à la préservation de l'identité interne du même ; ceci n'est rien d'autre que la conservation de l'invariance de son organisation. Ainsi, les actions du système restent dans le domaine spécifié par le système, sans qu'on puisse établir une différence entre *être* et *faire*. Or, pour comprendre la phénoménologie biologique, nous avons souligné qu'au moins une partie des opérations du système ne doit pas être dirigée vers le maintien de l'organisation, mais vers l'interaction avec son milieu. Cet aspect, qui n'est pas développé par l'autopoïèse, dégage le chemin vers la complexification d'une unité autopoïétique.

De ce fait, nous avons vu que l'impossibilité d'expliquer la relation de l'organisme et son milieu, depuis le cadre internaliste de l'autopoïèse, nous conduit vers au moins deux problèmes théoriques majeurs : le problème de l'explication de la complexification de systèmes autopoïétiques et celui de la définition des limites de l'individualité biologique face aux phénomènes de compostions d'organismes. Ces deux problèmes dérivent du même phénomène : la dimension compositionnelle du vivant.

Pour aborder le premier problème, nous avons d'abord porté notre attention sur l'émergence du domaine autonome de relations qui fonde l'idée d'une individualité autopoïétique. Mais le concept de système autopoïétique ne permet pas de se prononcer sur le rapport à l'émergence de ce domaine autonome, car il considère l'organisation autopoïétique comme un phénomène donné, sans enquêter sur l'origine de ce réseau de relations d'interdépendances. Ainsi, pour comprendre l'émergence de l'individu, nous avons dû aller au-delà de l'organisation invariante de l'organisme, sachant que la nature biologique a vu émerger plusieurs types d'organismes sous la forme de transitions majeures de l'individualité. Pour penser la production d'un domaine discret de dépendances strictes qui caractérise la phénoménologie de l'organisme, il faut donc prendre en considération le fait que, dans l'histoire profonde des organismes, ce domaine d'interrelations strictes s'est produit à partir d'un ensemble hétérogène d'entités. Ceci permet d'affirmer que l'organisme, à un moment donné, a tissé de relations fonctionnelles au-delà de frontières internes de sa propre clôture.

La dimension relationnelle du vivant a été le thème central de notre troisième chapitre. Le cadre théorique de l'autopoïèse ne parvient pas à penser la complexification des systèmes ; en effet cette approche ne constitue pas une théorie de la transition des systèmes. Pour parvenir à cela, il faut penser le mouvement du domaine organisationnel, en imaginant comment ce domaine établit des relations fonctionnelles en dehors de ses propres limites. Ainsi, pour penser la complexification des systèmes autopoïétiques, il faut tenter de décrire la transition de l'individualité, c'est-à-dire comment l'individualité émerge à un autre niveau d'organisation. Nous avons explicité quelques conditions pour penser une transition de l'individualité, notamment lorsqu'une multiplicité d'individus devient un seul individu par l'engendrement d'un domaine autonome d'interdépendances. L'importance de théoriser les conditions pour une transition des systèmes réside dans la nécessité de prendre en charge un phénomène spécial et très présent de la dynamique du vivant, et qui concerne directement le thème de l'individualité : la création d'unités par composition.

Nous avons vu comment de grandes transitions évolutives sont à la base de l'émergence de nouveaux types d'individus biologiques. Mais il s'agit de phénomènes de fusion d'organismes, et non uniquement de la fission des organismes. C'est ainsi que nous avons présenté quelques conditions théoriques pour penser cette transition, en nous demandant comment des unités autonomes perdent leur autonomie au profit de l'émergence d'un nouveau domaine d'autonomie. Pour cela, nous avons proposé de comprendre ce phénomène à travers

une corrélation inverse d'individualité, dans laquelle s'opère un transfert de fonctions d'un niveau à un autre. Ceci suppose un changement ontologique : le tout devient une partie, un domaine autonome qui devient dépendant d'un autre domaine autonome. Autrement dit, dans ces conditions, le tout est toujours partie d'un autre tout.

Ainsi, le grand enseignement que nous apportent les transitions majeures consiste dans la preuve que l'organisation autopoïétique est bien sujette, à travers le temps évolutif, à un changement ontologique profond, dont témoigne l'émergence de nouveaux individus biologiques. En même temps, nous avons vu comment la complexification évolutive des systèmes est souvent due à la fusion d'individus auparavant autonomes. Toutefois, nous avons affirmé que le phénomène de compositions d'organismes ne se réduit pas seulement à un phénomène de transitions majeures de l'individualité à l'échelle évolutive, mais qu'il est aussi présent dans le temps ontogénétique. Ce constat motive le quatrième chapitre de cette étude, qui se concentre sur la seconde problématique théorique que nous avons énoncée : la définition des limites de l'individualité biologique face aux phénomènes de compositions d'organismes.

Par conséquent, dans le but d'offrir une approche complète de l'individu ontogénétique, nous nous sommes focalisé sur les échanges horizontaux ontogénétiques. Le but central de ce chapitre a été d'introduire la dimension compositionnelle du vivant en tant qu'élément constitutif de l'individualité ontogénétique. Pour cela, nous avons montré que l'autopoïèse ne consiste pas uniquement dans l'autoproduction d'un domaine de relation de composants, mais aussi dans la composition. Ceci veut dire que le vivant, dans l'acte même de produire un domaine de relations d'interdépendances (sa clôture), internalise et externalise les éléments et fonctions qui le rendent pertinent dans sa propre organisation. C'est ainsi que l'individu dépasse les frontières de l'autonomie en tant qu'autoproduction, pour intégrer le phénomène de composition à l'échelle ontogénétique. Cet aspect a constitué une ressource indispensable pour rendre pensable la persistance de l'individualité biologique.

Il devient évident dès lors que pour penser une transition de l'individualité, il faut aller dans les laboratoires ontogénétiques, où les échanges fonctionnels horizontaux s'érigent en tant que source de la complexification des systèmes. De cette façon, penser l'individualité ontogénétique ne revient pas seulement à penser un système qui maintient une organisation stable à travers la production d'éléments constitutifs, qui réparent et régénèrent l'organisation, mais bien à penser la persistance d'une organisation viable à travers le temps, malgré et avec les interactions biotiques avec son environnement. Cette persistance de l'organisation peut être considérée comme une vraie manœuvre d'adaptation qui révèle une plasticité organisationnelle.

C’est exactement ce qui, d’après nos analyses, a manqué à l’autopoïèse pour devenir une théorie complète de la vie : penser l’adaptation dans le geste même de l’autopoïèse et non pas la renvoyer à l’univers populationnel darwinien à l’échelle de millions d’années.

Finalement, cette recherche prend place dans le cadre d’un organicisme, qui pense l’organisation biologique à travers un flux constant de particularisation. Ce cadre implique une conséquence métaphysique : l’organisme est constamment en train de se particulariser, tendant toujours à sa propre clôture, et tendant à une stabilité organisationnelle, mais dans un contexte de métastabilité intrinsèque. De cette manière, c’est la métastabilité intrinsèque au vivant qui donne à l’acte de particularisation autopoïétique une tendance vers sa clôture. La métastabilité s’érige ainsi comme une notion qui intègre une dynamique créative dans la stabilité du système. La variation, dans ce cadre conceptuel, devient une conséquence de cette tendance intrinsèque de l’organisme à maintenir son organisation stable. Par conséquent, nous dirons que l’individu biologique tend toujours à la clôture organisationnelle, ceci étant primordial pour établir ses limites et son extension par rapport à son milieu, mais seulement dans la mesure où les conditions de sa réalisabilité reposent sur la production et la composition de parties qui forment la dynamique de cette même clôture. Alors l’individu biologique persiste ainsi à travers un geste constant de particularisation.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN Garland E., « Mechanism, vitalism and organicism in late nineteenth and twentieth-century biology: the importance of historical context », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2005, vol. 36, n° 2, p. 261-283.

ARISTOTE, *Catégories*, F. Ildefonse, J. Lallot (ed)., Paris, Seuil, 2002, 368 p.

ARISTOTE, *Métaphysique*, J. Tricot (éd. et trad.)., Paris, Vrin, 1986, 878 p.

ARNELLOS Argyris et MORENO Alvaro, « Multicellular agency: an organizational view », *Biology & Philosophy*, 1 mai 2015, vol. 30, n° 3, p. 333-357.

ARNELLOS Argyris, MORENO Alvaro et RUIZ-MIRAZO Kepa, « Organizational requirements for multicellular autonomy: insights from a comparative case study », *Biology & Philosophy*, 1 novembre 2014, vol. 29, n° 6, p. 851-884.

ASHBY William Ross, *An Introduction to Cybernetics*, London, Chapman & Hall and University Paperbacks, 1956, 295 p.

ATKINS P. W., *The second law*, New York, Scientific American Library : distributed by W.H. Freeman, 1984, 230 p.

BAALEN Minus VAN et HUNEMAN Philippe, « Organisms as ecosystems/ecosystems as organisms », *Biological Theory*, 2014, vol. 9, nº 4, p. 357-360.

BARKER Matthew J. et WILSON Robert A., « Cohesion, gene flow, and the nature of species », *The Journal of Philosophy*, 2010, vol. 107, nº 2, p. 61-79.

BARRY Pablo Razeto et JILIBERTO Rodrigo Ramos, « Cuarenta años de autopoiesis y la tradición sistémica en Chile » dans *Autopoiesis. Un Concepto Vivo*, Razeto-Barry, et Ramos-Jiliberto., Santiago de Chile, Universitas Nueva Civilización, 2013.

BEDAU Mark A., « The Evolution of Complexity » dans Anouk Barberousse, Michel Morange et Thomas Pradeau (eds.), *Mapping the Future of Biology*, s.l., Springer, Dordrecht (coll. « Boston Studies in the Philosophy of Science »), 2009, p. 111-130.

BERGSTROM Carl T. et PRITCHARD Jonathan, « Germline Bottlenecks and the Evolutionary Maintenance of Mitochondrial Genomes », *Genetics*, 1 août 1998, vol. 149, nº 4, p. 2135-2146.

BERNARD Claude, *Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux*, Paris, Baillière, 1879, 464 p.

BERTALANFFY L. V., « La théorie générale des systèmes, Dunod, Paris », *1997), Dedans, dehors. Les nouvelles frontières de l'organisation, Vuibert, Collection entreprendre, Paris*, 1973, 328 p.

BEURTON Peter J., « How is a species kept together? », *Biology and Philosophy*, 1995, vol. 10, nº 2, p. 181-196.

BICH Leonardo et ARNELLOS Argyris, « Autopoiesis, Autonomy, and Organizational Biology: Critical Remarks on'Life After Ashby' », *Cybernetics & Human Knowing*, 2012, vol. 19, nº 4, p. 75-103.

BICH Leonardo et DAMIANO Luisa, « Order in the Nothing: Autopoiesis and the Organizational Characterization of the Living » dans World Scientific (ed.), *Physics of Emergence and Organization*, New Jersey ; United Kingdom, 2008, p. 339.

BICH Leonardo et ETXEBERRIA Arantza, « Systems, Autopoietic » dans Dubitzsky, Wolkenhauer, Cho et Yokota (eds.), *Encyclopedia of Systems Biology*, New York, Springer, 2013, p. 2110–2113.

BICHAT Xavier, *Recherches physiologiques sur la vie et la mort par F.-X. Bichat*, Paris, Charpentier, 1852 XXXII-382 p.

BLANDIN Patrick, « L'écosystème existe-t-il ? Le tout et la partie en écologie » dans *Le Tout et les parties dans les systèmes naturels : écologie, biologie, médecine, astronomie, physique et chimie.*, Vuibert., Paris, MARTIN Thierry, 2007, p. 21-46.

BODEN Margaret A., « Autopoiesis and life », *Cognitive Science Quarterly*, 2000, vol. 1, nº 1, p. 115-143.

BODEN Margaret A., « Is metabolism necessary? », *The British Journal for the Philosophy of Science*, 1999, vol. 50, nº 2, p. 231-248.

BODYŁ Andrzej, MACKIEWICZ Paweł et GAGAT Przemysław, « Organelle Evolution: Paulinella Breaks a Paradigm », *Current Biology*, 8 mai 2012, vol. 22, n° 9, p. R304-R306.

BONNER John Tyler, *First Signals: the Evolution of Multicellular Development.*, Princeton, Princeton University Press, 2009, 156 p.

BONNER John Tyler, *The evolution of complexity by means of natural selection*, Princeton, N.J, Princeton University Press, 1988, 260 p.

BOOTH Austin, *Essays on Biological Individuality*, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 2014, 120 p.

BOOTH Austin et DOOLITTLE W. Ford, « Eukaryogenesis, how special really? », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 18 août 2015, vol. 112, n° 33, p. 10278-10285.

BOSCH Thomas C.G. et MCFALL-NGAI Margaret J., « Metaorganisms as the new frontier », *Zoology (Jena, Germany)*, septembre 2011, vol. 114, n° 4, p. 185-190.

BOUCHARD Frédéric, « Ecosystem evolution is about variation and persistence, not populations and reproduction », *Biological Theory*, 2014, vol. 9, n° 4, p. 382-391.

BOUCHARD Frédéric, « Darwinism without populations: a more inclusive understanding of the "Survival of the Fittest" », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2011, vol. 42, n° 1, p. 106-114.

BOURGINE Paul et STEWART John, « Autopoiesis and cognition », *Artificial Life*, 2004, vol. 10, n° 3, p. 327-345.

BOURKE Andrew F. G. et FRANKS Nigel R., *Social evolution in ants*, Princeton, N.J, Princeton University Press (coll. « Monographs in behavior and ecology »), 1995, 529 p.

BRIGHT Monika et BULGHERESI Silvia, « A complex journey: transmission of microbial symbionts », *Nature Reviews Microbiology*, mars 2010, vol. 8, n° 3, p. 218-230.

BUDIN Itay et SZOSTAK Jack W., « Physical effects underlying the transition from primitive to modern cell membranes », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 29 mars 2011, vol. 108, n° 13, p. 5249.

BURNET F. M., *Cellular Immunology: Self and Notself*, Cambridge, Cambridge University Press, 1969, 326 p.

BUSS Leo W., *The evolution of individuality*, Princeton, N.J, Princeton University Press, 1987, 201 p.

CAIN Arthur J., « Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. », London, Wiley Online Library, 1958, vol.169, 144-163 .

CALCOTT Brett, STERELNY Kim et SZATHMÁRY Eörs (eds.), *The major transitions in evolution revisited*, Cambridge, Mass, MIT Press (coll. « Vienna series in theoretical biology »), 2011, 319 p.

CAMERON Scott et YOVITS Marshall Clinton, *Self-organizing Systems: Proceedings*, Chicago, Pergamon Press, 1960, vol.2, 322 p.

CANGUILHEM Georges, *Études d'histoire et de philosophie des sciences*, 7. éd. augm., réimpr., Paris, Vrin (coll. « Problèmes et controverses »), 2002, 430 p.

CANNON Walter B., « Organization for physiological homeostasis », *Physiological reviews*, 1929, vol. 9, nº 3, p. 399-431.

CAPONI Gustavo, ? « ? Fue Darwin el Newton de la brizna de hierba? », *principia*, 2012, vol. 16, nº 1, p. 53.

CAPONI Gustavo, « Explicación seleccional y explicación funcional: la teleología en la biología contemporánea », *Episteme*, 2002, vol. 14, p. 57-88.

CÁRDENAS María Luz, LETELIER Juan-Carlos, GUTIERREZ Claudio, CORNISH-BOWDEN Athel et SOTO-ANDRADE Jorge, « Closure to efficient causation, computability and artificial life », *Journal of Theoretical Biology*, 2010, vol. 263, nº 1, p. 79-92.

CAROSELLA Edgardo D. et PRADEU Thomas, *L'identité, la part de l'autre: immunologie et philosophie*, Paris, Odile Jacob (coll. « Sciences »), 2010, 230 p.

CASPAR Philippe, « Le problème de l'individu chez Aristote », *Revue philosophique de Louvain*, 1986, vol. 84, nº 62, p. 173-186.

CASSIRER Ernst, *Kant, vida y doctrina*, México, Fondo de Cultura Económica, 2011, 498 p.

CHAUVIER Stéphane, « Why individuality matters » dans *Individuals across the sciences.*, Oxford University Press., New York, A. Guay et T. Paredu, 2016, p. 25-45.

CHAUVIER Stéphane, « Particuliers, individus et individuation », dans *Ludwig P. et Pradeu T.(dir.)*, *L'individu Perspectives contemporaines*, Paris, Vrin, 2008, p. 11-35, 2008.

CHEN Guokai, ZHUCHENKO Olga et KUSPA Adam, « Immune-like Phagocyte Activity in the Social Amoeba », *Science (New York, N.y.)*, 3 août 2007, vol. 317, nº 5838, p. 678-681.

CLARKE Ellen, « The problem of biological individuality », *Biological Theory*, 2010, vol. 5, nº 4, p. 312-325.

COOPER Steven J., « From Claude Bernard to Walter Cannon. Emergence of the concept of homeostasis », *Appetite*, 2008, vol. 51, nº 3, p. 419-427.

CORNISH-BOWDEN Athel, CÁRDENAS María Luz, LETELIER Juan-Carlos et SOTO-ANDRADE Jorge, « Beyond reductionism: metabolic circularity as a guiding vision for a real biology of systems », *Proteomics*, mars 2007, vol. 7, nº 6, p. 839-845.

COSMIDES L. M. et TOOBY J., « Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict », *Journal of Theoretical Biology*, 7 mars 1981, vol. 89, nº 1, p. 83-129.

COSTELLO Elizabeth K., STAGAMAN Keaton, DETHLEFSEN Les, BOHANNAN Brendan J. M. et RELMAN David A., « The application of ecological theory toward an understanding of the human microbiome », *Science*, 8 juin 2012, vol. 336, nº 6086, p. 1255-1262.

CUVIER Georges et DUMÉRIL André Marie Constant, « Leçons d'anatomie comparée. Tome 1 », Hachette Livre BNF, 2015, 570 p.

DARWIN Charles, *L'origine des espèces*, E. Barbier (trad.)., Paris, Flammarion, 2008, 620 p.

DARWIN Charles, *Descendance de l'homme et la sélection sexuelle*, Chicoutimi, J.-M. Tremblay, 2008, 749 p.

DAWKINS Richard, *The selfish gene*, 30th anniversary ed., Oxford ; New York, Oxford University Press, 2006, 360 p.

DAWKINS Richard, *The blind watchmaker: why the evidence of evolution reveals a world without design*, New York, Norton & Company, 1986, 496 p.

DELAYE Luis, VALADEZ-CANO Cecilio et PÉREZ-ZAMORANO Bernardo, « How Really Ancient Is Paulinella Chromatophora? », *PLOS Currents Tree of Life*, 15 mars 2016.

DOBZHANSKY Theodosius, « Nothing in biology makes sense except in the light of evolution », *The american biology teacher*, 2013, vol. 75, nº 2, p. 87-91.

DOOLITTLE W. Ford et BAPTESTE Eric, « Pattern pluralism and the Tree of Life hypothesis », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 13 février 2007, vol. 104, nº 7, p. 2043-2049.

DRACK Manfred, « Ludwig von Bertalanffy's organismic view on the theory of evolution », *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, mars 2015, vol. 324, nº 2, p. 77-90.

DRACK Manfred, « Ludwig von Bertalanffy's early system approach », *Systems Research and Behavioral Science*, 1 septembre 2009, vol. 26, nº 5, p. 563-572.

DUGATKIN Lee A. et REEVE Hudson K., « Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy », *Advances in the Study of Behavior*, 1994, vol. 23, p. 101-133.

DUGATKIN Lee Alan, « Inclusive Fitness Theory from Darwin to Hamilton », *Genetics*, 1 juillet 2007, vol. 176, nº 3, p. 1375-1380.

DUNN Casey W. et WAGNER Günter P., « The evolution of colony-level development in the Siphonophora (Cnidaria:Hydrozoa) », *Development Genes and Evolution*, décembre 2006, vol. 216, nº 12, p. 743-754.

DUPRÉ John et O'MALLEY Maureen A., « Varieties of Living Things: Life at the Intersection of Lineage and Metabolism », *Philosophy and Theory in Biology*, décembre 2009, vol. 1, nº 20170609, p. 1-25.

ELDREDGE Niles, « Large-Scale Biological Entities and the Evolutionary Process », *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1984, vol. 1984, p. 551–566.

ELDREDGE Niles et SPENCER H. G., « Species, selection, and Paterson's concept of the specific-mate recognition system », *Speciation and the Recognition System. The John Hopkins University Press, Baltimore*, 1995.

ESCHER M. C., *Drawing Hands*, Lithograph. 332mm x 282mm. 1948.

ETXEBERRIA Arantza et MORENO Álvaro, « La idea de autonomía en la biología », *Logos: Anales del Seminario de Metafísica*, 2007, nº 40, p. 21-37.

FISHER R. A., « XV.—The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. », *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, ed 1919, vol. 52, nº 2, p. 399-433.

FISHER Ronald, *The genetical theory of natural selection: a complete variorum edition*, New York, Oxford University Press, 1999, 356 p.

FLEISCHAKER G. R., « Autopoiesis: the status of its system logic », *Bio Systems*, 1988, vol. 22, nº 1, p. 37-49.

FLOWERS Jonathan M., LI Si I., STATHOS Angela, SAXER Gerda, OSTROWSKI Elizabeth A., QUELLER David C., STRASSMANN Joan E. et PURUGGANAN Michael D., « Variation, Sex, and Social Cooperation: Molecular Population Genetics of the Social Amoeba Dictyostelium discoideum », *PLoS Genetics*, 1 juillet 2010, vol. 6, nº 7.

FOERSTER Heinz von, « Cybernetique d'une theorie de la connaissance », *Trivium. Revue franco-allemande de sciences humaines et sociales-Deutsch-französische Zeitschrift für Geistes-und Sozialwissenschaften*, 2015, nº 20, p. 50-70

FURTH Montgomery, *Substance, form and psyche: an Aristotelean metaphysics*, Repr., Cambridge, Cambridge Univ. Press, 2007, 300 p.

FURUSAWA C. et KANEKO K., « Emergence of multicellular organisms with dynamic differentiation and spatial pattern », *Artificial Life*, 1998, vol. 4, nº 1, p. 79-93.

FURUSAWA Chikara et KANEKO Kunihiko, « Origin of multicellular organisms as an inevitable consequence of dynamical systems », *The Anatomical Record*, 1 novembre 2002, vol. 268, nº 3, p. 327-342.

FURUSAWA Chikara et KANEKO Kunihiko, « Emergence of rules in cell society: Differentiation, hierarchy, and stability », *Bulletin of Mathematical Biology*, 1 juillet 1998, vol. 60, nº 4, p. 659-687.

GARDNER A. et GRAFEN A., « Capturing the superorganism: a formal theory of group adaptation », *Journal of Evolutionary Biology*, avril 2009, vol. 22, nº 4, p. 659-671.

GAYON Jean, « Évolution et philosophie », *Revue philosophique de la France et de l'étranger*, 2004, vol. 129, nº 3, p. 291-298.

GAYON Jean, « The individuality of the species: a Darwinian theory?—from Buffon to Ghiselin, and back to Darwin », *Biology and Philosophy*, 1996, vol. 11, nº 2, p. 215-244.

GAYON Jean, *Darwin et l'après Darwin: une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*, Paris, Editions Kimé (coll. « Histoire des idées, théorie politique et recherches en sciences sociales »), 1992, 453 p.

GAYON Jean, « Le théorème fondamental de la sélection naturelle de R. A. Fisher : une approche historique » dans André Kretzchmar (ed.), *Société de biologie théorique. Biologie théorique*, Solignac, Éditions du CNRS, 1986, p. 45-72.

GAYON Jean et RICQLÈS Armand de (eds.), *Les fonctions: des organismes aux artefacts*, 1re éd., Paris, Presses universitaires de France (coll. « Science, histoire et société. Travaux et recherches »), 2010, 427 p.

GHISELIN Michael T., « A radical solution to the species problem », *Systematic Biology*, 1974, vol. 23, nº 4, p. 536-544.

GHISELIN Michael T., « The individual in the Darwinian revolution », *New Literary History*, 1971, vol. 3, nº 1, p. 113-134.

GILBERT Scott F., MCDONALD Emily, BOYLE Nicole, BUTTINO Nicholas, GYI Lin, MAI Mark, PRAKASH Neelakantan et ROBINSON James, « Symbiosis as a source of selectable epigenetic variation: taking the heat for the big guy », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 27 février 2010, vol. 365, nº 1540, p. 671-678.

GILBERT Scott F., SAPP Jan et TAUBER Alfred I., « A Symbiotic View of Life: We Have Never Been Individuals », *The Quarterly Review of Biology*, 1 décembre 2012, vol. 87, nº 4, p. 325-341.

GILBERT Scott F. et SARKAR Sahotra, « Embracing complexity: organicism for the 21st century », *Developmental dynamics*, 2000, vol. 219, nº 1, p. 1-9.

GINSBORG Hannah, « Two kinds of mechanical inexplicability in Kant and Aristotle », *Journal of the History of Philosophy*, 2004, vol. 42, nº 1, p. 33-65.

GODFREY-SMITH Peter, « Darwinian individuals », *From groups to individuals: evolution and emerging individuality*, 2013, p. 17–36.

GODFREY-SMITH Peter, « Darwinian Populations and Transitions in Individuality » dans B. Calcott et K. Sterelny (eds.), *The Evolutionary Transitions Revisited*, Austria, MIT Press, 2011, p. 65-82.

GODFREY-SMITH Peter, *Darwinian populations and natural selection*, Oxford, Oxford University Press, 2009, 224 p.

GODFREY-SMITH Peter, « The replicator in retrospect », *Biology and Philosophy*, 2000, vol. 15, nº 3, p. 403-423.

GOODNIGHT Charles J., « Evolution in metacommunities », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2011, vol. 366, n° 1569, p. 1401-1409.

GOODWIN Brian C., *How the leopard changed its spots: the evolution of complextiy*, 1. Princeton ed., with New preface., Princeton, NJ, Princeton University Press (coll. « Princeton science library »), 2001, 252 p.

GOULD S. J., « Darwinism and the expansion of evolutionary theory », *Science (New York, N.Y.)*, 23 avril 1982, vol. 216, n° 4544, p. 380-387.

GOULD S. J., *Caring Groups and Selfish Genes' in The Panda's Thumb*, New York, WW Norton, 1980, p. 339.

GOULD Stephen Jay, *The structure of evolutionary theory*, Cambridge, Mass, Belknap Press of Harvard University Press, 2002, 1433 p.

GOULD Stephen Jay, *Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history*, New York, Norton & Co, 1990, 347 p.

GRAFEN Alan, « Optimization of inclusive fitness », *Journal of Theoretical Biology*, 2006, vol. 238, n° 3, p. 541-563.

GRAFEN Alan et RIDLEY Mark, *Richard Dawkins: how a scientist changed the way we think: reflections by scientists, writers, and philosophers*, Oxford, Oxford University Press, USA, 2007.

GRANT Vern, « Gene flow and the homogeneity of species populations. », *Biologisches Zentralblatt*, 1980, vol. 99, n° 2, p. 157-169.

GRIESEMER James, « The Units of Evolutionary Transition », *Selection*, 1 janvier 2001, vol. 1, p. 67-80.

GROSBERG Richard K. et STRATHMANN Richard R., « The Evolution of Multicellularity: A Minor Major Transition? », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2007, vol. 38, n° 1, p. 621-654.

HABER Matt, « Colonies are individuals: revisiting the superorganism revival », *From groups to individuals: evolution and emerging individuality*, 2013, p. 195-217.

HALDANE John BS, « Population genetics », *New Biology*, 1955, vol. 18, n° 1, p. 34-51.

HALLÉ Francis, *Aux origines des plantes*, Paris, Fayard, 2008, 682 p.

HALLMANN Armin, « Evolution of reproductive development in the volvocine algae », *Sexual Plant Reproduction*, juin 2011, vol. 24, n° 2, p. 97-112.

HAMILTON W.D., « The genetical evolution of social behaviour. I », *Journal of Theoretical Biology*, juillet 1964, vol. 7, n° 1, p. 1-16.

HAMILTON William D., « The evolution of altruistic behavior », *The American Naturalist*, 1963, vol. 97, n° 896, p. 354-356.

HANSCHEN Erik, E. SHELTON Deborah et MICHOD Richard, « Evolutionary Transitions in Individuality and Recent Models of Multicellularity » dans Inaki Ruiz Trillo et Aurora Nedelcu (eds.), *Evolutionary Transitions to Multicellular Life*, London, 2015, p. 165-188.

HARDCASTLE Valerie Gray, « On the Normativity of Functions » dans Andre Ariew (ed.), *Functions*, New York, Oxford University Press, 2002, p. 146-156.

HARRISON Susan et CORNELL Howard, « Toward a better understanding of the regional causes of local community richness », *Ecology letters*, 2008, vol. 11, nº 9, p. 969-979.

HEHEMANN Jan-Hendrik, CORREC Gaëlle, BARBEYRON Tristan, HELBERT William, CZJZEK Mirjam et MICHEL Gurvan, « Transfer of carbohydrate-active enzymes from marine bacteria to Japanese gut microbiota », *Nature*, 8 avril 2010, vol. 464, nº 7290, p. 908-912.

HERRON Matthew D., « Origins of multicellular complexity: Volvox and the volvocine algae », *Molecular ecology*, mars 2016, vol. 25, nº 6, p. 1213-1223.

HERRON Matthew D., GHIMIRE Susma, VINIKOOR Conner R. et MICHOD Richard E., « Fitness trade-offs and developmental constraints in the evolution of soma: an experimental study in a volvocine alga », *Evolutionary Ecology Research*, 2014, vol. 16, nº 3, p. 203-221.

HEYLIGHEN Francis, « Evolutionary Transitions: how do levels of complexity emerge? », *complexity -New York-*, 2000, vol. 6, nº 1, p. 53-57.

HEYLIGHEN Francis, « The Growth of Structural and Functional Complexity during Evolution » dans F. Heylighen, J. Bollen et A. Riegler (eds.), *The Evolution of Complexity*, Dordrecht, Kluwer Academic, 1999, p. 17-44.

HEYLIGHEN Francis, « The growth of structural and functional complexity during evolution », *The evolution of complexity*, 1999, p. 17-44.

HOLMES Frederic L., « Claude Bernard, the" Milieu Intérieur", and regulatory physiology », *History and philosophy of the life sciences*, 1986, p. 3-25.

HOM Erik F. Y. et MURRAY Andrew W., « Niche Engineering Demonstrates a Latent Capacity for Fungal-Algal Mutualism », *Science (New York, N.Y.)*, 4 juillet 2014, vol. 345, nº 6192, p. 94-98.

HULL David L., « On the Plurality of Species: Questioning the Party Line » dans R. Wilson (ed.), *Species: New Interdisciplinary Essays*, Cambridge, MIT Press, 1999, p. 23–48.

HULL David L., *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*, Paperback ed., [Nachdr.]., Chicago, University of Chicago Press (coll. « Science and its conceptual foundations »), 1998, 586 p.

HULL David L., « Individuality and selection », *Annual review of ecology and systematics*, 1980, vol. 11, nº 1, p. 311-332.

HULL David L., « A Matter of Individuality », *Philosophy of Science*, 1978, vol. 45, nº 3, p. 335–360.

HULL David L., « The ontological status of species as evolutionary units » dans Robert Butts et Jaakko Hintikka (eds.), *Foundational problems in the special sciences*, London, Ontario, Canada, Springer, 1977, p. 91-102.

HULL David L., « Are species really individuals? », *Systematic zoology*, 1976, vol. 25, n° 2, p. 174-191.

HULL David L., « The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis », *British Journal for the Philosophy of Science*, 1964, vol. 15, n° 60, p. 314-326.

HUNEMAN Philippe, « Individuality as a Theoretical Scheme. I. Formal and Material Concepts of Individuality », *Biological Theory*, décembre 2014, vol. 9, n° 4, p. 361-373.

HUNEMAN Philippe, « Adaptations in Transitions: How to Make Sense of Adaptation When » dans Philippe Huneman et Frédéric Bouchard (eds.), *From Groups to Individuals. Evolution and Emerging Individuality*, Cambridge, MIT Press, 2013, p. 141.

HUNEMAN Philippe, « About the conceptual foundations of ecological engineering: stability, individuality and values », *Procedia Environmental Sciences*, 2011, vol. 9, p. 72-82.

HUNEMAN Philippe, *Métaphysique et biologie: Kant et la constitution du concept d'organisme*, Paris, Kimé, 2008, 554 p.

JACQUARD Albert, *The genetic structure of populations*, Paris, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2012, vol.5. 572 p.

JAULIN Annick, « Les individus chez Aristote » dans *Vie, monde, individuation*, Hildesheim ; New York, Georg Olms Verlag., New York, Jean-Marie Vaysse et Université de Toulouse-Le Mirail (eds.), 2003, p. 9-18.

JEAN-BAPTISTE LAMARCK, *Discours d'ouverture du cours des animaux sans vertèbres*, Paris, 1806, vol.1v., 432 p.

JONAS Hans, *Le phénomène de la vie: vers une biologie philosophique*, Paris, De Boeck Université, 2001, 285 p.

KANEKO K. et YOMO T., « Isologous diversification: a theory of cell differentiation », *Bulletin of Mathematical Biology*, janvier 1997, vol. 59, n° 1, p. 139-196.

KANT Immanuel, *Critique de la raison pure*, 3. éd., Paris, Flammarion (coll. « GF : Texte intégral »), 2006, 749 p.

KANT Immanuel, *L'unique argument possible pour une démonstration de l'existence de Dieu*, Robert Theis., Paris, J. Vrin, 2001, 240 p.

KANT Immanuel, *Critique de la faculté de juger*, Alain Renaut (ed.)., Paris, Flammarion, 2000, 540 p.

KAUFFMAN Stuart A., *Investigations*, New York, Oxford University Press, 2000, 287 p.

KELLER Evelyn Fox, *The century of the gene*, Cambridge, Harvard University Press, 2009, 192 p.

KIRK David L., « The ontogeny and phylogeny of cellular differentiation in Volvox », *Trends in Genetics*, 1 février 1988, vol. 4, nº 2, p. 32-36.

KOLMOGOROV A. N., « On Tables of Random Numbers », *Sankhyā: The Indian Journal of Statistics, Series A (1961-2002)*, 1963, vol. 25, nº 4, p. 369-376.

KRIMBAS Costas B., « On Fitness », *Biology and Philosophy*, 2004, vol. 19, nº 2, p. 185–203.

KUROIWA Tsuneyoshi, NISHIDA Keiji, YOSHIDA Yamato, FUJIWARA Takayuki, MORI Toshiyuki, KUROIWA Haruko et MISUMI Osami, « Structure, function and evolution of the mitochondrial division apparatus », *Biochimica Et Biophysica Acta*, juin 2006, vol. 1763, nº 5-6, p. 510-521.

LAMARCK Jean Baptiste, *Philosophie zoologique, ou, Exposition, des considérations relatives à l'histoire*, Dentu, Paris, 1809, 491 p.

LAUBICHLER Manfred D. et WAGNER Günter P., « How molecular is molecular developmental biology? A reply to Alex Rosenberg's reductionism redux: computing the embryo », *Biology and Philosophy*, 2001, vol. 16, nº 1, p. 53-68.

LEIGH E. G., « The evolution of mutualism », *Journal of Evolutionary Biology*, décembre 2010, vol. 23, nº 12, p. 2507-2528.

LEIGH E. G., « The group selection controversy », *Journal of Evolutionary Biology*, janvier 2010, vol. 23, nº 1, p. 6-19.

LEIGH Egbert Giles et VERMEIJ Geerat Jacobus, « Does natural selection organize ecosystems for the maintenance of high productivity and diversity? », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 29 mai 2002, vol. 357, nº 1421, p. 709-718.

LENOIR Timothy, *The strategy of life: teleology and mechanics in nineteenth-century German biology*, Chicago, University of Chicago Press, 1989, 314 p.

LESLIE Mitch, « Immunology. A slimy start for immunity? », *Science (New York, N.Y.)*, 3 août 2007, vol. 317, nº 5838, p. 584.

LETELIER Juan Carlos, MARÍN Gonzalo et MPODOZIS Jorge, « Autopoietic and (M,R) systems », *Journal of Theoretical Biology*, 21 mai 2003, vol. 222, nº 2, p. 261-272.

LETELIER Juan-Carlos, SOTO-ANDRADE Jorge, ABARZUA Flavio Guinez, CORNISH-BOWDEN Athel et CÁRDENAS María Luz, « Organizational invariance and metabolic closure: analysis in terms of (M, R) systems », *Journal of theoretical biology*, 2006, vol. 238, nº 4, p. 949-961.

LEWIS Geneviève Rodis, *L'individualité selon Descartes*, Paris, Librairie Philosophique Vrin, 1950, 252 p.

LEWONTIN Richard C., « The units of selection », *Annual review of ecology and systematics*, 1970, vol. 1, nº 1, p. 1-18.

LOCKE John, *An essay concerning human understanding*, London, J.F. Dove, 1828, 590 p.

LONGUENESSE Béatrice, *Kant et le pouvoir de juger: sensibilité et discursivité dans l'analytique transcendantale de la Critique de la raison pure*, 1re éd., Paris, Presses universitaires de France (coll. « Epiméthée »), 1993, 482 p.

LOVELOCK James, *Gaia: a new look at life on earth*, Oxford ; New York, Oxford University Press, 2000, 148 p.

LU L. et WALKER W. A., « Pathologic and physiologic interactions of bacteria with the gastrointestinal epithelium », *The American Journal of Clinical Nutrition*, juin 2001, vol. 73, nº 6, p. 1124S-1130S.

LUHMANN N., « The autopoiesis of social systems » dans F. Geyer et J. van der Zouwen (eds.), *Sociocybernetic Paradoxes*, London, Sage, 1986, p. 172-192.

LUISI Pier Luigi, *The emergence of life: from chemical origins to synthetic biology*, Cambridge, Cambridge University Press, 2006, 315 p.

LUISI Pier Luigi, « Autopoiesis: a review and a reappraisal », *Die Naturwissenschaften*, février 2003, vol. 90, nº 2, p. 49-59.

LUISI Pier Luigi et VARELA Francisco J., « Self-replicating micelles—A chemical version of a minimal autopoietic system », *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 1989, vol. 19, nº 6, p. 633-643.

MANSION Suzanne, « Le jugement d'existence chez Aristote, coll. « Aristote. Traductions et études » », *Revue Philosophique de la France Et de l'Etranger*, 1976, vol. 166, nº 4, p. 466-467.

MAPSTONE Gillian M., « Global Diversity and Review of Siphonophorae (Cnidaria: Hydrozoa) », *PLoS ONE*, 6 février 2014, vol. 9, nº 2, p. e87737.

MARGULIS Lynn, « Symbiogenesis and symbionticism » dans L. Margulis et R. Fester (eds.), *Symbiosis As a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis.*, Cambridge, MIT Press, 1991, p. 1-14.

MARGULIS Lynn et SAGAN Dorion, *Acquiring genomes: a theory of the origins of species*, 1st ed., New York, NY, Basic Books, 2002, 240 p.

MARTENS Johannes, *L' évolution des organisations biologiques : vers une théorie unifiée de la coopération et du conflit*, Paris, Paris 1, 2012.

MATURANA H. R. et VARELA F. J., « Autopoiesis: The organization of the living 1973 », *HR Maturana, & FJ Varela,(1980), Autopoiesis and cognition: The realization of the living*, 1980, p. 59-141.

MATURANA Humberto, « Autopoiesis, structural coupling and cognition: a history of these and other notions in the biology of cognition », *Cybernetics & human knowing*, 2002, vol. 9, nº 3-4, p. 5-34.

MATURANA Humberto R., « Biology of language: The epistemology of reality » dans *Psychology and Biology of Language and Thought*, Miller, G.A. and Lenneberg, E. Eds., New York, Academic Press, 1978, p. 27-64

MATURANA Humberto R. et VARELA Francisco J., *Autopoiesis and Cognition—The Realization of the Living, ser. Boston Studies on the Philosophy of Science. Dordrecht, Holland: D*, Reidel Publishing Company, 1980.

MATURANA Humberto et VARELA Francisco, *El árbol del conocimiento : las bases biológicas del entendimiento humano.*, Santiago de Chile, Editorial Universitaria, 2009, 172 p.

MATURANA Humberto et VARELA Francisco, « De máquinas y Seres Vivos. Autopoiesis: La organización de lo Vivo. Editorial Universitaria », *Santiago*, 1994, 137 p.

MAYNARD SMITH John et SZATHMÁRY Eörs, *The major transitions in evolution*, Reprinted., Oxford, Oxford Univ. Press, 2010, 346 p.

MAYR Ernst (ed.), *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*, 4. printing., Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press, 1998, 487 p.

MAYR Ernst, « Typological Versus Population Thinking » dans E. Sober (ed.), *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, Cambridge, Massachusetts, London, The Mit Press. Bradford Books, 1994, p. 157–160.

MAYR Ernst, « Teleological and Teleonomic, a New Analysis » dans *Methodological and Historical Essays in the Natural and Social Sciences*, Dordrecht, Springer, Dordrecht (coll. « Boston Studies in the Philosophy of Science »), 1974, p. 91-117.

MAYR Ernst, *Populations, species, and evolution: an abridgment of animal species and evolution*, Cambridge, Mass, Harvard University Press, 1970, 453 p.

MAYR Ernst, « Cause and effect in biology », *Science*, 1961, vol. 134, nº 3489, p. 1501-1506.

MAYR Ernst, *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*, Cambridge, Massachusetts, London, Harvard University Press, 1942, 334 p.

MAYR Ernst et ASHLOCK Peter D., *Principles of systematic zoology*, 2nd ed., New York, McGraw-Hill, 1991, 475 p.

MCLAUGHLIN Peter, *What functions explain: functional explanation and self-reproducing systems*, Cambridge, UK ; New York, NY, Cambridge University Press (coll. « Cambridge studies in philosophy and biology »), 2001, 259 p.

MCMULLIN B., « Remarks on autocatalysis and autopoiesis », *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2000, vol. 901, p. 163-174.

MCSHEA DANIEL W., « Perspective metazoan complexity and evolution: is there a trend? », *Evolution*, 31 mai 2017, vol. 50, nº 2, p. 477-492.

McShea Daniel W., « The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum », *Paleobiology*, ed 2001, vol. 27, nº 2, p. 405-423.

McShea Daniel W., « Mechanisms of Large-Scale Evolutionary Trends », *Evolution*, vol. 48, nº 6, p. 1747-1763.

McShea Daniel W. et Brandon Robert N., *Biology's first law: the tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems*, Chicago ; London, University of Chicago Press, 2010, 170 p.

Michod Richard E., « Evolutionary Transitions in Individuality: Multicellularity and Sex » dans Brett Calcott et Kim Sterelny (eds.), *The Major Transitions in Evolution Revisited*, Cambridge, Mass., MIT Press, 2011, p. 169–198.

Michod Richard E., « Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 15 mai 2007, vol. 104, suppl 1, p. 8613-8618.

Michod Richard E. et Herron Matthew D., « Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality », *Journal of evolutionary biology*, 2006, vol. 19, nº 5, p. 1406-1409.

Michod Richard E. et Nedelcu Aurora M., « On the Reorganization of Fitness During Evolutionary Transitions in Individuality », *Integrative and Comparative Biology*, 1 février 2003, vol. 43, nº 1, p. 64-73.

Michod Richard E. et Nedelcu Aurora M., « On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality », *Integrative and Comparative Biology*, 2003, vol. 43, nº 1, p. 64-73.

Michod Richard E. et Roze Denis, « Cooperation and conflict in the evolution of multicellularity », *Heredity*, 2001, vol. 86, nº 1, p. 1-7.

Michod Richard E. et Roze Denis, « Cooperation and conflict in the evolution of individuality. III. Transitions in the unit of fitness », *Lectures on mathematics in the life sciences*, 1999, p. 47-92.

Michod Richard E. et Sanderson M. J., « Behavioral structure and the evolution of cooperation », *Evolution: essays in honor of John Maynard Smith*, 1985, p. 95-104.

Michod Richard et Herron Matthew, « Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality », *Journal of evolutionary biology*, 1 octobre 2006, vol. 19, p. 1406-1409; discussion 1426.

Miconi Thomas, « Evolution and complexity: the double-edged sword », *Artificial Life*, 2008, vol. 14, nº 3, p. 325-344.

Mikulecky Donald C., « Robert Rosen: the well-posed question and its answer - why are organisms different from machines? », *Systems Research and Behavioral Science*, vol. 17, nº 5, p. 419-432.

MIQUEL P. A. et HWANG S. Y., « Biological Individuation Revisited », *Adv Tech Biol Med*, 2016, vol. 4, nº 188, p. 2379-1764.1000188.

MIQUEL Paul-Antoine, « Qu'y a-t-il de vital dans un organisme vivant? », *Bulletin d'Analyse Phénoménologique*, 2010, p. 313-337

MONOD Jacques, *Le hasard et la nécessité: essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*, Paris, Le seuil, 1970, 256 p.

MONTÉVIL Maël et MOSSIO Matteo, « Biological organisation as closure of constraints », *Journal of Theoretical Biology*, 7 mai 2015, vol. 372, p. 179-191.

MONTÉVIL Maël, MOSSIO Matteo, POCHEVILLE Arnaud et LONGO Giuseppe, « Theoretical principles for biology: Variation », *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 2016, p. 36-50.

MORENO Alvaro, « Auto-organisation, autonomie et identité », *Revue internationale de philosophie*, 2004, vol. 228, nº 2, p. 135-150.

MORENO Alvaro et ETXEBERRIA Arantza, « Agency in natural and artificial systems », *Artificial Life*, 2005, vol. 11, nº 1-2, p. 161-175.

MORENO Alvaro, ETXEBERRIA Arantza et UMEREZ Jon, « The autonomy of biological individuals and artificial models », *Bio Systems*, février 2008, vol. 91, nº 2, p. 309-319.

MORENO Álvaro et MOSSIO Matteo, *Biological autonomy: a philosophical and theoretical enquiry*, Dordrecht, Springer (coll. « History, Philosophy and Theory of the Life Sciences »), 2015, 221 p.

MORRIS J. Jeffrey, LENSKI Richard E. et ZINSER Erik R., « The Black Queen Hypothesis: evolution of dependencies through adaptive gene loss », *MBio*, 2012, vol. 3, nº 2, p. e00036-12.

MOSSIO Matteo, « Closure, Causal » dans W. Dubitzky O. Wolkenhauer et K. Cho H. Yokota (eds.), *Encyclopedia of Systems Biology*, New York, Springer, 2013, p. 415–418.

MOSSIO Matteo et BICH Leonardo, « What makes biological organisation teleological? », *Synthese*, 2017, vol. 194, nº 4, p. 1089-1114.

MOSSIO Matteo et BICH Leonardo, « Chapitre 5. La circularité biologique : concepts et modèles » dans *Modéliser & simuler – Tome 2*, Paris, Editions Matériologiques (coll. « Modélisations, simulations, systèmes complexes »), 2014, p. 137-169.

MOSSIO Matteo, MONTÉVIL Maël et LONGO Giuseppe, « Theoretical principles for biology: Organization », *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, octobre 2016, vol. 122, nº 1, p. 24-35.

MOSSIO Matteo et MORENO Alvaro, « Organisational closure in biological organisms », *History and Philosophy of the Life Sciences*, 2010, vol. 32, nº 2-3, p. 269-288.

MOSSIO Matteo, SABORIDO Cristian et MORENO Alvaro, « Fonctions : normativité, téléologie et organisation » dans *Les fonctions : des organismes aux artefacts*, Paris, Presses Universitaires de France (coll. « Science, histoire et société »), 2010, p. 159-173.

MOSSIO Matteo et UMEREZ Jon, *Réductionnisme, holisme et émergentisme*, *Précis de philosophie de la biologie*, Vuibert, 2014, pp.157-168.

NEANDER Karen, « Les explications fonctionnelles », *Revue philosophique de la France et de l'étranger*, 2009, vol. 134, nº 1, p. 5-34.

NEWMAN Stuart A., « Animal egg as evolutionary innovation: a solution to the "embryonic hourglass" puzzle », *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, 15 novembre 2011, vol. 316, nº 7, p. 467-483.

NEWMAN Stuart A. et BHAT Ramray, « Dynamical patterning modules: a "pattern language" for development and evolution of multicellular form », *The International Journal of Developmental Biology*, 2009, vol. 53, nº 5-6, p. 693-705.

NEWMAN Stuart A. et BONNER John T., *Multicellularity: Origins and evolution*, Vienna, Mit Press, 2016., 328 p.

NEWMAN Stuart A., FORGACS Gabor et MULLER Gerd B., « Before programs: the physical origination of multicellular forms », *The International Journal of Developmental Biology*, 2006, vol. 50, nº 2-3, p. 289-299.

NICHOLSON Daniel J., « The concept of mechanism in biology », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2012, vol. 43, nº 1, p. 152-163.

NOORDWIJK Arie J. VAN, « Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary Biology 2nd edition, Sinauer Associates Inc. Sunderland, Mass. », *Journal of Evolutionary Biology*, janvier 1988, vol. 1, nº 1, p. 89-90.

NUÑO DE LA ROSA Laura et ETXEBERRIA Arantza, « ¿Fue Darwin el «Newton de la brizna de hierba»? La herencia de Kant en la teoría darwinista de la evolución », *Endoxa*, 1 janvier 2010, vol. 1, nº 24, p. 185.

OKASHA Samir, *Evolution and the levels of selection*, Oxford ; New York, Clarendon Press ; Oxford University Press, 2008, 263 p.

OKASHA Samir, « Multilevel Selection and the Major Transitions in Evolution », *Philosophy of Science*, 2005, vol. 72, nº 5, p. 1013–1025.

OLIVER Kerry M., DEGNAN Patrick H., BURKE Gaelen R. et MORAN Nancy A., « Facultative symbionts in aphids and the horizontal transfer of ecologically important traits », *Annual Review of Entomology*, 2010, vol. 55, p. 247-266.

PELLEGRIN Pierre, *Le vocabulaire d'Aristote*, Paris, Ellipses, 2009, 120 p.

PEPPER John W. et HERRON Matthew D., « Does biology need an organism concept? », *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, novembre 2008, vol. 83, nº 4, p. 621-627.

PIAGET Jean, *Biologie et connaissance*, Paris, Gallimard idées, 1973, 510 p.

PICHOT André, *Histoire de la notion de vie*, Paris, Gallimard (coll. « Tel »), 1993, 973 p.

PIGLIUCCI Massimo, « Okasha's evolution and the levels of selection: toward a broader conception of theoretical biology: Oxford University Press, Oxford », *Biology & Philosophy*, juin 2010, vol. 25, nº 3, p. 405-415.

POPA Radu, *Between necessity and probability: searching for the definition and origin of life*, Berlin ; New York, Springer (coll. « Advances in astrobiology and biogeophysics »), 2004, 252 p.

POPPER Karl R., RYAN Alan et GOMBRICH E. H., *The Open Society and Its Enemies*, Princeton, Princeton University Press, 2013, 755 p.

POUVREAU David, *Une histoire de la « systémologie générale » de Ludwig von Bertalanffy - Généalogie, genèse, actualisation et postérité d'un projet herméneutique*, phdthesis, Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales (EHESS), Paris, 2013.

POUVREAU David et DRACK Manfred, « On the history of Ludwig von Bertalanffy's "General Systemology", and on its relationship to cybernetics: Part I: elements on the origins and genesis of Ludwig von Bertalanffy's "General Systemology" », *International Journal of General Systems*, 2007, vol. 36, nº 3, p. 281-337.

PRADEU Thomas, « Organisms or biological individuals? Combining physiological and evolutionary individuality », *Biology & Philosophy*, novembre 2016, vol. 31, nº 6, p. 797-817.

PRADEU Thomas, « Mutualistic viruses and the heteronomy of life », *Studies in history and philosophy of science part C: Studies in history and philosophy of biological and biomedical Sciences*, 2016, vol. 59, p. 80-88.

PRADEU Thomas, « Immunity and the Emergence of Individuality » dans Philippe Huneman et Frédéric Bouchard (eds.), *From Groups to Individuals. Evolution and Emerging Individuality*, Cambridge, Mass, MIT Press, 2013, p. 77-96.

PRADEU Thomas, « Philosophie de la Biologie » dans *Précis de Philosophie des Sciences*, A. Barberousse, D. Bonnay, M. Cozic (eds.)., Paris, Vuibert, 2011, p. 378-403.

PRADEU Thomas, « A Mixed Self: The Role of Symbiosis in Development », *Biological Theory*, 2011, vol. 6, nº 1, p. 80–88.

PRADEU Thomas, « What is an organism? An immunological answer », *History and Philosophy of the Life Sciences*, 2010, vol. 32, nº 2-3, p. 247-267.

PRADEU Thomas, « Apport de la philosophie à la question de l'immunogénicité », *La Presse Médicale*, 2010, vol. 39, nº 7-8, p. 747-752.

PRADEU Thomas, *Les limites du soi: Immunologie et identité biologique*, Montréal, Presses de l'Université de Montréal, 2010, 396 p.

PRADEU Thomas, « Qu'est-Ce Qu'un Individu Biologique? » dans *L'individu : perspectives contemporaines*, Pascal Ludwig, Thomas Pradeu, Paris, Vrin, 2008, p. 239.

PRADEU Thomas, « La mosaïque du soi: les chimères en immunologie », *Nature*, 1953, vol. 172, p. 603-606.

PRADEU Thomas et CAROSELLA Edgardo D., « On the definition of a criterion of immunogenicity », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 21 novembre 2006, vol. 103, nº 47, p. 17858-17861.

PRIGOGINE Ilya, *Introduction to thermodynamics of irreversible processes*, 3. ed., New York, Interscience Publ, 1967, 147 p.

QUEIROZ Kevin DE, « A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy », 2005, *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56 (18): 196-215

QUELLER David C., « Relatedness and the fraternal major transitions », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2000, vol. 355, nº 1403, p. 1647–1655.

QUELLER David C., « Cooperators Since Life Began », *The Quarterly Review of Biology*, 1997, vol. 72, nº 2, p. 184-188.

QUELLER David C. et STRASSMANN Joan E., « Problems of multi-species organisms: endosymbionts to holobionts », *Biology & Philosophy*, novembre 2016, vol. 31, nº 6, p. 855-873.

QUELLER David C. et STRASSMANN Joan E., « Beyond society: the evolution of organismality », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, vol. 364, nº 1533, p. 3143-3155.

RATCLIFFE M., « The Function of Functions », *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2000, vol. 31, nº 1, p. 113-133.

RAZETO-BARRY Pablo, « Autopoiesis 40 years later. A review and a reformulation », *Origins of Life and Evolution of the Biosphere: The Journal of the International Society for the Study of the Origin of Life*, décembre 2012, vol. 42, nº 6, p. 543-567.

RHODES John L. et NEHANIV Chrystopher L., *Applications of automata theory and algebra: via the mathematical theory of complexity to biology, physics, psychology, philosophy, and games*, Hackensack, NJ, World Scientific, 2010, 274 p.

RICHARDS Robert J., « Kant and Blumenbach on the Bildungstrieb: a historical misunderstanding », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2000, vol. 31, nº 1, p. 11-32.

RICHARDSON Robert C., « Grades of Organization and the Units of Selection Controversy », *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1982, vol. 1982, p. 324-340.

RICKLEFS Robert E., « Disintegration of the ecological community: American Society of Naturalists Sewall Wright award winner address », *The American Naturalist*, 2008, vol. 172, nº 6, p. 741-750.

RIDLEY Mark, *Evolution*, 3rd ed., Malden, MA, Blackwell Pub, 2004, 751 p.

ROSA Laura Nuño DE LA, « Becoming Organisms: The Organisation of Development and the Development of Organisation », *History and Philosophy of the Life Sciences*, 2010, vol. 32, 2/3, p. 289-315.

ROSEN Robert, *Life itself: a comprehensive inquiry into the nature, origin, and fabrication of life*, New York, Columbia Univ. Press (coll. « Complexity in ecological systems series »), 1991, 285 p.

ROSEN Robert, « Organisms as causal systems which are not mechanisms: an essay into the nature of complexity » dans *Theoretical biology and complexity: Three Essays on the Natural Philosophy of Complex Systems*, London, Academic Press, 1985, p. 165-203.

ROSENBERG Alex, « Reductionism redux: computing the embryo », *Biology and Philosophy*, 1997, vol. 12, nº 4, p. 445-470.

ROZENBERG Jacques J., *Bio-cognition de l'individualité: philosophèmes de la vie et du concept*, 1re éd., Paris, Presses universitaires de France (coll. « Psychopathologie »), 1992, 249 p.

RUIZ-MIRAZO Kepa, ETXEBERRIA Arantza, MORENO Alvaro et IBÁÑEZ Jesús, « Organisms and their place in biology », *Theory in biosciences*, 2000, vol. 119, nº 3-4, p. 209.

RUIZ-MIRAZO Kepa et MORENO Alvaro, « Autonomy in evolution: from minimal to complex life », *Synthese*, 1 mars 2012, vol. 185, nº 1, p. 21-52.

RUIZ-MIRAZO Kepa et MORENO Alvaro, « Autonomy in evolution: from minimal to complex life », *Synthese*, 2012, vol. 185, nº 1, p. 21-52.

RUIZ-MIRAZO Kepa et MORENO Alvaro, « Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life », *Artificial Life*, 2004, vol. 10, nº 3, p. 235-259.

RUMPHO Mary E., PELLETREAU Karen N., MOUSTAFA Ahmed et BHATTACHARYA Debashish, « The making of a photosynthetic animal », *Journal of Experimental Biology*, 15 janvier 2011, vol. 214, nº 2, p. 303-311.

RUMPHO Mary E., WORFUL Jared M., LEE Jungho, KANNAN Krishna, TYLER Mary S., BHATTACHARYA Debashish, MOUSTAFA Ahmed et MANHART James R., « Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene psbO to the photosynthetic sea slug Elysia chlorotica », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 18 novembre 2008, vol. 105, nº 46, p. 17867-17871.

RUSE Michael, *The Gaia hypothesis: science on a pagan planet*, Chicago ; London, The University of Chicago Press (coll. « Science.culture »), 2013, 251 p.

RUSSELL Edward, *Form and Function: a contribution to the history of animal morphology (classic reprint).*, New York, Forgotten Books, 2015, 402 p.

SALTHE Stanley N., *Development and evolution: complexity and change in biology*, Cambridge, Mass, MIT Press, 1993, 357 p.

SANTELICES Bernabé, « How many kinds of individual are there? », *Trends in Ecology & Evolution*, avril 1999, vol. 14, nº 4, p. 152-155.

SAPP Jan, *Genesis: the evolution of biology*, Oxford, New York : Oxford University Press, 2003, 364 p.

SCADDEN David T., « The stem-cell niche as an entity of action », *Nature*, 29 juin 2006, vol. 441, nº 7097, p. 1075-1079.

SCHEPER Willem J. et SCHEPER Gert C., « Autopsies on autopoiesis », *Systems Research and Behavioral Science*, 1996, vol. 41, nº 1, p. 1-12.

SCHRÖDINGER Erwin, *What is life? the physical aspect of the living cell ; with, Mind and matter ; & Autobiographical sketches*, Cambridge ; New York, Cambridge University Press, 1992, 184 p.

SELOSSE Marc-André, BESSIS Alain et POZO María J., « Microbial priming of plant and animal immunity: symbionts as developmental signals », *Trends in Microbiology*, novembre 2014, vol. 22, nº 11, p. 607-613.

SIMON Herbert A., *The sciences of the artificial*, 3rd ed., Cambridge, Mass, MIT Press, 1996, 231 p.

SIMPSON George Gaylord, *Principles of animal taxonomy*, 10 print., New York, NY, Columbia University Press, 1990, 247 p.

SLOBODKIN Lawrence B. et RAPOPORT Anatol, « An optimal strategy of evolution », *The Quarterly Review of Biology*, 1974, vol. 49, nº 3, p. 181-200.

SMITH J. Maynard, « Group Selection », *The Quarterly Review of Biology*, 1976, vol. 51, nº 2, p. 277-283.

SMITH J. Maynard, « Group selection and kin selection », *Nature*, 1964, vol. 201, nº 4924, p. 1145-1147.

SMITH John Maynard et SZATHMÁRY Eörs, *The origins of life: From the Birth of Life to the Origin of Language*, Oxford, Oxford University Press on Demand, 2000, 192 p.

SOBER Elliot et WILSON David Sloan, « Unto others », Cambridge, *Cambridge/Mass*, 1998, 416 p.

SOBER Elliott, *Philosophy of biology*, 2nd ed., Boulder, Colo, Westview Press (coll. « Dimensions of philosophy series »), 2000, 236 p.

SOBER Elliott, « Models of cultural evolution » dans *Trees of life*, London, Springer, 1992, p. 17-39.

SOBER Elliott et WILSON David Sloan, *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*, 4. print., Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press, 2003, 394 p.

SOLÉ Ricard V. et GOODWIN Brian C., *Signs of life: how complexity pervades biology*, New York, NY, Basic Books, 2000, 322 p.

SOTO Ana M., LONGO Giuseppe, MONTÉVIL Maël et SONNENSCHEIN Carlos, « The biological default state of cell proliferation with variation and motility, a fundamental principle for a theory of organisms », *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 1 octobre 2016, vol. 122, nº 1, (coll. « From the Century of the Genome to the Century of the Organism: New Theoretical Approaches »), p. 16-23.

SOTO Ana M., SONNENSCHEIN Carlos et MIQUEL Paul-Antoine, « On physicalism and downward causation in developmental and cancer biology », *Acta Biotheoretica*, 2008, vol. 56, nº 4, p. 257-274.

STEPHENS R. A. et WOOD J. R. G., « Information Systems as Linguistic Systems: A Constructivist Perspective » dans Jackson M.C. Mansell, R.L Flood, R.B Blackham et S.V.E. Probert (eds.), *Systems Thinking in Europe*, Boston, Springer, 1991, p. 469-474.

STERELNY Kim, « Novelty, plasticity and niche construction: the influence of phenotypic variation on evolution » dans Anouk Barberousse, Michel Morange et Thomas Pradeu (eds.), *Mapping the Future of Biology*, s.l., Springer, 2009, p. 93-110.

STERELNY Kim, « Local ecological communities », *Philosophy of Science*, 2006, vol. 73, nº 2, p. 215-231.

STERELNY Kim, « The return of the group », *Philosophy of Science*, 1996, vol. 63, nº 4, p. 562-584.

STERELNY Kim et KITCHER Philip, « The return of the gene », *The Journal of Philosophy*, 1988, vol. 85, nº 7, p. 339-361.

STOLWIJK J. A. J. et HARDY J. D., « Regulation and control in physiology », *Medical physiology*, 1974, vol. 2, p. 1343-1358.

STRASSMANN Joan E., HUGHES Colin R., TURILLAZZI Stefano, SOLÍS Carlos R. et QUELLER David C., « Genetic relatedness and incipient eusociality in stenogastrine wasps », *Animal Behaviour*, 1 octobre 1994, vol. 48, nº 4, p. 813-821.

STRASSMANN Joan E. et QUELLER David C., « The social organism: congresses, parties, and committees », *Evolution*, 2010, vol. 64, nº 3, p. 605–616.

STRAWSON Peter Frederick, *Individuals: an essay in descriptive metaphysics*, Reprinted, Transferred to digital printing., London, Routledge, 2011, 255 p.

SZATHMÁRY Eörs, « Toward major evolutionary transitions theory 2.0 », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, vol. 112, nº 33, p. 10104-10111.

SZATHMÁRY Eörs et SMITH John Maynard, « The major evolutionary transitions », *Nature*, 1995, vol. 374, nº 6519, p. 227-232.

THEIS Robert, « L'argument kantien dans la déduction transcendantale », *Revue philosophique de Louvain*, 1983, vol. 81, nº 50, p. 204-223.

TORRETTI Roberto, *Manuel Kant: estudio sobre los fundamentos de la filosofía crítica*, Santiago de Chile, Eds. Universidad Diego Portales, 2005, 998 p.

TUGENDHAT Ernest, «Identidad personal, particular y universal», *Problemas, Gedisa, Barcelona*, 1992, 198 p.

UEXKÜLL Jakob von, *Mondes animaux et monde humain ; suivi de Théorie de la signification*, Paris, Denoël, 1984., 174 p.

UMEREZ Jon et MOSSIO Matteo, « Constraint » dans W. Dubitzky O. Wolkenhauer et K. Cho H. Yokota (eds.), *Encyclopedia of Systems Biology*, London, Springer, 2013, p. 490–493.

VAN DE VIJVER Gertrudis, « Auto-organisation, autonomie, identité : Introduction », *Revue internationale de philosophie*, 2004, vol. 228, nº 2, p. 129-133.

VAN DE VIJVER Gertrudis, VAN SPEYBROECK Linda et VANDEVYVERE Windy, « Reflecting on complexity of biological systems: Kant and beyond? », *Acta Biotheoretica*, 2003, vol. 51, nº 2, p. 101-140.

VARELA F., « Invitation aux sciences cognitives », (Trad. P. Lavoie) Paris: Éditions du Seuil, 1988, 122 p.

VARELA Francisco, *El fenómeno de la vida.*, España, Dolmen Ediciones, 2002, 468 p.

VARELA Francisco J., « A cognitive view of the immune system », *World Futures: Journal of General Evolution*, 1994, vol. 42, nº 1-2, p. 31-40.

VARELA Francisco J., « Organism: A Meshwork of Selfless Selves » dans *Organism and the Origins of Self*, A. Tauber (Ed.)., Dordrecht, Springer (coll. « Boston Studies in the Philosophy of Science »), 1991, p. 79-107.

VARELA Francisco J., *Autonomie et connaissance: essai sur le vivant*, Paul Bourgine., Paris, Seuil (coll. « La couleur des idées »), 1989, 247 p.

VARELA Francisco J., « The creative circle: Sketches on the natural history of circularity », *The invented reality: How do we know what we believe we know*, 1984, p. 309-323.

VARELA Francisco J., « Autonomy and autopoiesis » dans *Self-organizing systems: An interdiciplinary approach*, Roth G. & Schwegler H. (eds.)., Frankfurt/New York, Campus Verlag, 1981, p. 14-24.

VARELA Francisco J., « On Being Autonomous: The Lessons of Natural History for Systems Theory » dans *Applied General Systems Research*, s.l., Springer, Boston, MA (coll. « NATO Conference Series »), 1978, p. 77-84.

VARELA Francisco J, BITBOL Michel, COHEN-VARELA Amy, DUPUY Jean-Pierre et PETITOT Jean, *Le cercle créateur: écrits (1976-2001)*, Paris, 2017., 420 p.

VARELA Francisco J. et BOURGINE Paul, *Toward a practice of autonomous systems: proceedings of the first European Conference on Artificial Life*, Cambridge, Mass, MIT Press (coll. « Complex adaptive systems »), 1992, 515 p.

VARELA Francisco J., THOMPSON Evan et ROSCH Eleanor, *L'inscription corporelle de l'esprit: sciences cognitives et expérience humaine*, Paris, Editions du Seuil, 1993., 460 p.

VARZI Achille, « Mereology » dans Edward N. Zalta (ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Winter 2016., Stanford, Metaphysics Research Lab, Stanford University, 2016.

VECCHI Davide et HERNÁNDEZ Isaac, « The epistemological resilience of the concept of morphogenetic field » dans Alessandro Minelli et Thomas Pradeu (eds.), *Towards a Theory of Development*, Oxford, Oxford University Press, 2014, p. 79-94.

VERMEIJ Geerat J. et TRAVIS Editor: Joseph, « Inequality and the Directionality of History », *The American Naturalist*, 1999, vol. 153, nº 3, p. 243-253.

VON BERTALANFFY Ludwig, *Modern theories of development: An introduction to theoretical biology*, London, Oxford University Press, H. Milford, 1933, 204 p.

WALDROP M. M., *Complexity: the emerging science at the edge of order and chaos*, 1. Touchstone ed., New York, NY, Touchstone (coll. « A Touchstone book »), 1993, 380 p.

WALSH Denis M., « Organisms as natural purposes: The contemporary evolutionary perspective », *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2006, vol. 37, nº 4, p. 771-791.

WEBER Andreas et VARELA Francisco J., « Life after Kant: Natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality », *Phenomenology and the cognitive sciences*, 2002, vol. 1, nº 2, p. 97-125.

WEBSTER Gerry et GOODWIN B. C, *Form and transformation: generative and relational principles in biology*, Cambridge, Cambridge University Press, 2011, 302 p.

WEIBLEN George D. et TREIBER Erin L., « Evolutionary origins and diversification of mutualism », *Mutualism. Oxford University Press, Oxford*, 2015, p. 37-56.

WERNEGREEN Jennifer J., « Endosymbiosis », *Current Biology*, 24 juillet 2012, vol. 22, nº 14, p. R555-R561.

WEST Stuart A., FISHER Roberta M., GARDNER Andy et KIERS E. Toby, « Major evolutionary transitions in individuality », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 18 août 2015, vol. 112, nº 33, p. 10112-10119.

WIENER Norbert, *Cybernetics or control and communication in the animal and the machine*, 2. ed., 14. print., Cambridge, Mass, MIT Press, 2007, 212 p.

WILLIAMS George C., *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*, Princeton, New Jersey, Princeton University Press (coll. « Princeton science library »), 1996, 307 p.

WILLIAMS Mary B., « Deducing the consequences of evolution: A mathematical model », *Journal of Theoretical Biology*, décembre 1970, vol. 29, nº 3, p. 343-385.

WILSON David Sloan et SOBER Elliott, « Reviving the superorganism », *Journal of theoretical Biology*, 1989, vol. 136, nº 3, p. 337-356.

WILSON David Sloan, « Altruism and Organism: Disentangling the Themes of Multilevel Selection Theory », *The American Naturalist*, 1 juillet 1997, vol. 150, nº S1, p. S122-S134.

WILSON David Sloan et WILSON Edward O., « Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology », *The Quarterly Review of Biology*, 1 décembre 2007, vol. 82, nº 4, p. 327-348.

WILSON Jack, *Biological Individuality: the Identity and Persistence of Living Entities.*, New York, Cambridge Univ Pr, 2008, 152 p.

WILSON Jack A., « Ontological butchery: organism concepts and biological generalizations », *Philosophy of Science*, 2000, vol. 67, p. S301-S311.

WILSON Robert A., *Genes and the agents of life: the individual in the fragile sciences biology*, Cambridge, Cambridge University Press, 2005, 314 p.

WYNNE-EDWARDS Vero Copner, *Animal dispersion in relation to social behaviour*, Reprinted., Edinburgh, Oliver and Boyd, 1972, 653 p.

ZELENY Milan, « Self-organization of living systems: A formal model of autopoiesis », *International Journal of General Systems*, janvier 1977, vol. 4, nº 1, p. 13-28.

ZOPF George W. et VON FOERSTER Heinz, « Principles of self-organization: transactions », Illinois, Symposium Publications, Pergamon Press, 1962, 541 p.