

## Philosophie de la biologie

Thomas Pradeu

(Univ. Paris-Sorbonne, EA Rationalités contemporaines ; IUF ; IHPST)

*in Barberousse, Bonnay & Cozic (eds.) Précis de philosophie des sciences. Paris : Vuibert, 2011*

### Introduction

La « philosophie de la biologie » désigne l'examen critique des fondements conceptuels, théoriques et méthodologiques des sciences du vivant contemporaines. Bien que la biologie, contrairement à une idée reçue, n'ait pas été absente des préoccupations des positivistes logiques (Byron, 2007), la philosophie de la biologie comme telle est un domaine récent ; ses fondateurs, pratiquement tous anglo-saxons, sont encore vivants aujourd'hui. Les plus importants ont probablement été David Hull<sup>1</sup> et Michael Ruse, puis Elliott Sober. Sous l'influence de ces fondateurs, la philosophie de la biologie a été dominée par les questions évolutionnaires, ce qui est encore vrai aujourd'hui, comme l'illustrent clairement les deux manuels les plus utilisés (Sterelny et Griffiths, 1999 ; Sober, 2006). La situation est probablement en train de changer lentement, l'intérêt pour des questions de biologie moléculaire et de biologie du développement s'affirmant de plus en plus. La philosophie de la biologie s'est particulièrement structurée et institutionnalisée autour d'une revue, *Biology and Philosophy*, fondée en 1986 par Michael Ruse, dirigée par lui jusqu'en 2000, et par Kim Sterelny depuis lors.

La philosophie de la biologie a un statut paradoxal. Elle pose incontestablement des problèmes philosophiques (qu'est-ce qu'un individu ? ; existe-t-il une nature humaine ? ; etc.), mais elle ne semble pas, ou du moins pas prioritairement, structurée par les problèmes fondamentaux de la philosophie des sciences (qu'est-ce qu'une théorie, une loi, un modèle ? ; qu'est-ce qu'une explication scientifique ? ; etc.) Ainsi, bien qu'elle soit probablement le domaine le plus dynamique de la philosophie des sciences depuis la fin des années 1980, la philosophie de la biologie pourrait apparaître comme peu représentative de la philosophie générale des sciences. Par exemple, les deux manuels cités ci-dessus n'abordent pratiquement aucune des questions typiques de la philosophie générale des sciences. À ses origines, la philosophie de la biologie s'est construite à la fois sur les fondements de la philosophie générale des sciences et contre elle. La première tendance est illustrée par (Ruse, 1973), qui applique à la biologie les problèmes traditionnels de la philosophie des sciences et même s'inscrit dans le sillage de l'empirisme logique, bien que de manière parfois critique (voir l'analyse très éclairante de Hull, 1977). La deuxième tendance apparaît clairement chez Hull (1969, 1974), qui considère que la philosophie de la biologie doit se construire largement contre la philosophie générale des sciences, perçue comme dominée de façon excessive par une science, la physique, mais surtout par certains problèmes, issus du positivisme logique et d'une conception excessivement analytique de la philosophie des sciences, à laquelle Hull reproche d'avoir une vision idéalisée et irréaliste de la science (Hull 1969, 1988, 1989b).

Par la suite, l'autonomie de la philosophie de la biologie par rapport à la philosophie générale des sciences n'a fait que croître. En effet, la philosophie de la biologie s'est progressivement émancipée des grandes questions de philosophie des sciences au fur et à mesure de sa spécialisation croissante. Certes, quelques philosophes de la biologie influents étaient plutôt des philosophes des sciences généralistes, ou ayant des centres d'intérêt non

---

<sup>1</sup> David Hull est malheureusement décédé en août 2010.

limités à la biologie, qui se sont intéressés aux sciences du vivant (Rosenberg 1985 ; Sober 1984, p. ix-x). Ces derniers ont posé des questions classiques de philosophie des sciences à propos du vivant, notamment celle de la nature de la théorie de l'évolution, celle du réductionnisme, etc. Cependant, sont apparus peu à peu des spécialistes de philosophie de la biologie qui se sont éloignés de ces questions de philosophie générale des sciences, et parallèlement se sont rapprochés des biologistes. Kim Sterelny et Paul Griffiths sont deux exemples typiques de cette nouvelle philosophie de la biologie<sup>2</sup>.

Dans cette présentation, je souhaite montrer la diversité des problèmes posés en philosophie de la biologie, en me concentrant sur six d'entre eux. Le premier, celui du statut de la théorie de l'évolution, est sans doute le plus proche des questionnements de la philosophie générale des sciences. Dans un deuxième temps, il s'agira de montrer ce que l'on entend par la notion d'adaptation en biologie, lorsque l'on dit, par exemple, qu'un organisme est « bien adapté » à son environnement ou qu'un organe est « bien adapté » à sa fonction. Cela nous conduira à un troisième problème, celui de savoir sur quoi se fondent les biologistes lorsqu'ils recourent à un vocabulaire fonctionnel et, du moins en apparence, finaliste, lorsqu'ils parlent de la « fonction » d'un organe ou d'un trait. À partir de ces trois premières étapes, qui nous auront permis d'explicitier plusieurs aspects cruciaux de la théorie de l'évolution, nous poserons le problème qui est sans doute celui qui a le plus occupé les philosophes de la biologie depuis la naissance de leur domaine, à savoir celui des unités de sélection : quelles sont les entités biologiques (gènes, génomes, cellules, organismes, groupes, espèces, etc.) sur lesquelles la sélection naturelle exerce son action ? Cinquièmement, bien que l'évolution soit le thème dominant de la philosophie de la biologie depuis ses débuts, les enjeux relatifs au développement des organismes (ce terme désignant les changements que subit un organisme individuel de sa conception jusqu'à sa maturité, voire jusqu'à sa mort) sont en train de s'imposer comme un autre thème majeur, que nous analyserons. L'un des objectifs de ces recherches sur le développement est de répondre à certaines questions que la théorie de l'évolution aurait laissées de côté, par exemple celles de savoir si l'on peut parler d'une programmation génétique du développement de l'organisme, et comment la régulation de ce développement s'opère. Comme on le voit, le thème du développement permet d'articuler des questionnements propres à la théorie de l'évolution à des questionnements plus spécifiques de la biologie cellulaire et moléculaire, eux-mêmes de plus en plus étudiés par les philosophes de la biologie. Dans un sixième et dernier temps sera posée la question du réductionnisme qui, dans la philosophie de la biologie contemporaine, consiste principalement à se demander s'il est possible de réduire la biologie macromoléculaire à la biologie moléculaire. Après l'examen de ces six problèmes, je reviendrai, en conclusion, sur la question des rapports entre philosophie de la biologie, philosophie générale des sciences et biologie.

## 1. Le statut de la théorie de l'évolution

La théorie de l'évolution est généralement considérée comme le soubassement de toute proposition en biologie, et comme la principale, voire la seule, théorie biologique. Mais qu'entend-on alors précisément par « la théorie de l'évolution » ?

L'objectif de la théorie de l'évolution (TE) est d'expliquer les modifications des espèces au cours du temps, leurs adaptations et leur diversification. Darwin n'est pas le premier à

---

<sup>2</sup> Voici comment tous deux explicitent la démarche qui a été la leur pour la rédaction de leur manuel *Sex and Death* : « Une possibilité serait d'utiliser des exemples biologiques pour suivre des problèmes généraux de la philosophie des sciences – la nature des théories et du changement théorique, la causalité, l'explication et la prédiction [...] ceci n'est absolument pas le livre que nous avons écrit. Ce livre se concentre très largement sur les problèmes conceptuels et théoriques suscités par l'ordre du jour de la biologie, plutôt que de suivre à travers des exemples biologiques un ordre du jour qui serait celui de la philosophie des sciences. » (Sterelny et Griffiths, 1999, p. xi, ma traduction). Voir également Sterelny (1995).

proposer une explication de ce phénomène et à parler d'évolution des espèces (cette idée se trouve chez Lamarck, chez Erasmus Darwin, etc.). Darwin (1859), cependant, propose deux thèses décisives : la descendance commune (arbre des espèces), c'est-à-dire l'affirmation que les organismes d'aujourd'hui descendent d'ancêtres communs, et la sélection naturelle, selon laquelle il existe un processus de variation puis de survie et de reproduction différentielles des organismes (la « lutte pour l'existence » conduisant à la « survie du plus apte », selon l'expression de Spencer finalement reprise par Darwin). On appelle donc « théorie de l'évolution » l'ensemble de propositions, avancé par Darwin, puis, dans les années 1920-1950, par les partisans de la « Synthèse moderne », se cristallisant autour des idées d'origine commune des espèces et de sélection naturelle. Cependant, dans le cas de Darwin comme dans celui de la Synthèse moderne, parler de *la théorie de l'évolution* fait difficulté.

Premièrement, peut-on véritablement parler de *la* théorie de l'évolution ? Comme le montre (Mayr, 1982), Darwin ne propose pas une, mais cinq théories : l'évolution comme telle, la descendance commune, le gradualisme (l'idée que l'évolution des espèces se fait par de toutes petites modifications cumulées, et non par « sauts »), la spéciation populationnelle (idée d'une continuité entre la population et l'espèce, une population d'êtres vivants qui subissent des variations pouvant apparaître comme une « espèce naissante »), la sélection naturelle. Chacune de ces théories eut une fortune différente. En particulier, la descendance commune fut très rapidement acceptée par les biologistes après la parution de *l'Origine des espèces*, tandis que la sélection naturelle ne fut ni bien comprise ni acceptée du vivant de Darwin. Bien que Darwin tînt à chacune d'entre elles, l'ensemble ne formait pas une structure théorique unifiée (Mayr, 1982). En outre, précisément en raison de cette pluralité des thèses de Darwin, celles-ci sont sur le point d'être abandonnées au tournant du 20<sup>e</sup> siècle : à la suite des travaux redécouvrant les « lois » de l'hérédité de Mendel, une tension apparaît entre gradualisme et spéciation (Gayon, 1992, p. 262 sq.). Darwin ignorait quel était le mécanisme de la variation entre les individus, il se contentait de la constater. Mais, pour lui, il était clair que les variations étaient graduelles, et non saltatoires. Les premiers généticiens trouvent le mécanisme de la variation dans ce qu'ils appellent les « mutations », mais précisément, selon eux, les mutations sont des sauts, et non des modifications graduelles : pour de Vries, par exemple, les espèces apparaissent soudainement à la suite d'une de ces mutations. La théorie darwinienne de la sélection naturelle est alors presque unanimement rejetée. La première étape de la Synthèse moderne (première étape qui correspond aux années 1920-1930) est l'unification de la génétique et du darwinisme, principalement sous l'influence de Fisher (1930) : il apparaît que les mutations, dont les effets sont la plupart du temps limités, sont parfaitement compatibles avec le gradualisme darwinien, et même en constituent en réalité le mécanisme variationnel, tant recherché depuis Darwin. Il serait cependant faux de croire que la Synthèse moderne a abouti à une théorie unifiée de l'évolution. La deuxième étape de la Synthèse moderne (des années 1930 à 1950) est celle de l'agrégation de diverses disciplines biologiques (zoologie, botanique, systématique, etc.) autour d'un « noyau dur » d'hypothèses (Mayr et Provine, 1980). La Synthèse moderne est davantage le produit d'une convergence sociologique (l'unification de pratiquement toutes les branches de la biologie sur la base de principes relatifs à l'évolution) que la formulation d'*une* théorie de l'évolution (Gayon 1998, p. xiv).

Peut-on néanmoins, à partir des principes communs acceptés par tous les biologistes à la suite de la Synthèse moderne, déduire les propositions de la « théorie de l'évolution » ? Cela nous conduit à cette seconde question : peut-on véritablement parler d'une *théorie* de l'évolution ? Concernant les thèses de Darwin lui-même, on peut parler, plutôt que d'une véritable théorie, d'une généralisation descriptive, ayant donné naissance à un paradigme, au sens d'un modèle exemplaire, par la suite largement imité, pour comprendre l'évolution des espèces, du moins en ce qui concerne la descendance commune (Gayon, 1992). Concernant la

théorie de l'évolution telle qu'elle se présente depuis la Synthèse moderne, les philosophes des sciences ont tenté de déterminer si elle constituait ou non une véritable théorie. De nombreux philosophes ont douté qu'elle puisse être une théorie, avec pour argument principal que la biologie, puisqu'elle est une science « historique », ne saurait formuler de théories ni de lois (Smart 1963). La plupart des arguments de Smart sont invalides et reposent sur une méconnaissance de la biologie (Ruse, 1973 ; Hull, 1977) : contrairement à ce qu'il prétend, la biologie fait référence non pas à « telles souris albinos », mais à des processus beaucoup plus généraux, comme les conditions d'expression de gènes récessifs, les *crossing-overs*, la notion de population géographiquement isolée, etc. En revanche, il est vrai que les entités biologiques sont spatio-temporellement situées dans une histoire évolutive : par exemple, une espèce biologique est une entité historique, le produit d'une histoire évolutive, et non une classe d'objets, susceptible d'une généralisation abstraite, indépendante des conditions spatiotemporelles, comme c'est le cas en physique. En conséquence, il semble impossible de formuler des lois de la biologie, c'est-à-dire des propositions générales abstraites (Hull, 1974 ; Gayon, 1993). Il est cependant difficile d'évaluer la portée de cet argument : dans ce débat, la physique ne risque-t-elle pas d'apparaître comme isolée, par opposition aux autres sciences empiriques, toutes « historiques » au sens que nous avons défini, comme la biologie et les sciences sociales ? Si la physique est la seule science à pouvoir formuler des lois, doit-elle rester, pour la philosophie des sciences, un modèle ? En outre, certaines branches de la physique, comme l'astronomie, font elles aussi référence à des entités historiques ; si, à l'avenir, toutes les sciences empiriques devaient apparaître comme « historiques », ne faudrait-il pas réduire nos exigences quant à la nécessité, pour une science, de formuler des lois ? Enfin, l'affirmation implicite selon laquelle une science ne saurait proposer de théories dès lors qu'elle ne propose pas de lois doit être prise avec précaution, car elle est dépendante d'une conception particulière des théories, dont nous allons montrer à présent qu'elle s'applique mal à la biologie, mais qu'elle n'est pas la seule conception possible des théories scientifiques.

Dans les années 1970, les philosophes de la biologie ont précisé le débat sur le problème de savoir si la théorie de l'évolution est véritablement une théorie en se posant la question suivante : si la TE est bien une théorie, est-ce au sens syntaxique ou au sens sémantique du terme ? Selon la conception syntaxique, qui trouve sa meilleure expression chez Hempel (1965), une théorie est un système hypothético-déductif, dans lequel, à partir d'un petit nombre d'axiomes, on doit pouvoir déduire un grand nombre de propositions. Selon la conception sémantique, défendue, en particulier, par van Fraassen (1972) et (Suppe, ed., 1977), une théorie est une collection de modèles qui doit servir à la représentation de phénomènes empiriques. Dans la conception sémantique, décrire une théorie consiste à présenter une classe de modèles et à spécifier la manière dont ces modèles reflètent la réalité. Il est rapidement apparu que la théorie de l'évolution n'était pas une théorie au sens syntaxique du terme. Plusieurs biologistes (Williams, 1970 ; Lewontin, 1970) et philosophes (Ruse, 1973) ont tenté une axiomatisation de la TE. Cependant, ils ont davantage abouti à une mise en évidence du « noyau structurel » de la TE qu'à une véritable axiomatisation : dans une démarche dont (Lewontin, 1970) reste le modèle, ils se sont efforcés de définir les conditions minimales qu'une population d'individus doit remplir pour être dite évoluer par sélection naturelle (pour un renouvellement de ces questions, voir Godfrey-Smith, 2007 et 2009). Les partisans les plus enthousiastes d'une axiomatisation de la TE ont finalement montré que cette dernière ne pouvait être que partielle (Williams, 1981). Si la théorie de l'évolution est une théorie, c'est au sens sémantique du terme (Lloyd, 1988 ; Duchesneau, 1998) : elle se laisse interpréter comme une collection de modèles qui doit servir à la représentation de phénomènes empiriques. La théorie de l'évolution est incontestablement une théorie si l'on adopte la conception sémantique, mais à son tour elle est susceptible de

modifier et de préciser ce que l'on doit alors entendre par les termes de « modèles » et de « sémantique » (Godfrey-Smith, 2006). À partir du moment où un consensus semble émerger autour de la conception sémantique des théories scientifiques, l'affirmation si souvent répétée selon laquelle la théorie de l'évolution ne serait pas véritablement une théorie doit aujourd'hui être clairement rejetée. Les travaux réalisés depuis la fin des années 1980 par des philosophes et des biologistes sur la structure de la théorie de l'évolution par sélection naturelle (voir Lloyd, 1988 ; Gould, 2002) s'efforcent précisément de définir clairement ces modèles et les conditions de leur mise à l'épreuve.

## 2. L'adaptation

Selon de nombreux évolutionnistes, la théorie de l'évolution n'a pas tant pour objectif d'expliquer les modifications des espèces en général que la fascinante complexité de leurs traits et leur merveilleuse adaptation à l'environnement. Le but principal de la TE, en d'autres termes, serait de rendre compte de la complexité adaptative. Darwin (1859) lui-même soutient cette thèse<sup>3</sup>, qu'il illustre à l'aide de plusieurs exemples, dont celui, récurrent, du pic : quand on observe le bec d'un pic, comment ne pas conclure qu'il est parfaitement « adapté » au but de cet oiseau, qui est de saisir les insectes dans les fentes de l'écorce ? Chez Darwin mais aussi chez de nombreux biologistes actuels, on peut voir la question de l'adaptation comme l'héritière « athée » de la théologie naturelle de William Paley : « La tâche principale de toute théorie de l'évolution est d'expliquer la complexité adaptative, c'est-à-dire d'expliquer le même ensemble de faits que Paley utilisait comme des preuves de l'existence d'un créateur » (Maynard-Smith, 1969, p. 82). Selon Paley (1802), un homme débarquant sur une île et trouvant une montre ne manquerait pas d'en déduire que l'île est ou a été habitée, car un artefact si complexe ne saurait être le produit du hasard ; de même, lorsqu'on voit un être vivant, sa complexité est telle (bien supérieure à celle d'un artefact) qu'on ne peut douter qu'il a été créé selon le dessein d'un Dieu, et non pas par hasard. Darwin qui, à Cambridge, avait suivi avec passion les cours de Paley, reprend le problème de ce dernier, mais affirme que c'est une force naturelle sans dessein, la sélection naturelle, qui explique la complexité adaptative des êtres vivants. De même, pour (Dawkins, 1986), le problème posé par Paley est le bon, simplement l'horloger est « aveugle » : la sélection naturelle est une force sans dessein, mais qui explique l'apparence de dessein. De fait, la sélection naturelle se présente comme une force d'optimisation relativement à un environnement donné : dès lors que seuls les mieux adaptés (*fittest*) survivent et se reproduisent, la sélection naturelle explique la bonne adaptation (*adaptation*) des organismes à leur environnement, jusque dans ses conséquences les plus fascinantes, comme dans le cas du pic. C'est aussi ce qu'illustre le phénomène de fixation, par lequel un allèle corrélé à un trait avantageux, d'abord rare devient omniprésent (« fixé ») dans une population. Bien sûr, le processus d'adaptation est toujours dépendant de *tel* environnement : lorsque l'environnement change, les organismes les mieux adaptés à l'environnement précédent ne le seront probablement plus dans le nouveau. Mais tant que l'environnement reste relativement constant, des adaptations dues à l'action de la sélection naturelle peuvent se transmettre.

Ce qui précède pourrait apparaître comme une simple description, non sujette à controverse, des effets adaptatifs de la sélection naturelle. Pourtant, le débat sur l'adaptation est l'un des

---

<sup>3</sup> « On comprend facilement qu'un naturaliste qui aborde l'étude de l'origine des espèces et qui observe les affinités mutuelles des êtres organisés, leurs rapports embryologiques, leur distribution géographique, leur succession géologique et d'autres faits analogues, en arrive à la conclusion que les espèces n'ont pas été créées indépendamment les unes des autres, mais que, comme les variétés, elles descendent d'autres espèces. Toutefois, en admettant même que cette conclusion soit bien établie, elle serait peu satisfaisante jusqu'à ce qu'on ait pu prouver comment les innombrables espèces, habitant la terre, se sont modifiées de façon à acquérir cette perfection de forme et de coadaptation qui excite à si juste titre notre admiration. » (Introduction).

plus passionnés de la philosophie de la biologie depuis les années 1970. Les termes de ce débat n'ayant pas toujours été suffisamment clairs, je vais tenter de définir au mieux l'adaptation et les notions connexes, avant de montrer sur quoi les attaques de « l'adaptationnisme »<sup>4</sup> sont fondées.

Comment définir la notion d'adaptation, qui semble à la fois centrale à la TE et reposer sur une interprétation fortement intuitive ? En suivant (Lewens, 2007), on peut commencer par envisager une définition informelle de l'adaptation : compte comme une adaptation un trait qui semble orienté vers un dessein, mais dont l'existence est en réalité due à l'action de la sélection naturelle (Williams, 1966 ; Dawkins, 1986). Néanmoins, une telle définition rend la notion d'adaptation trop dépendante de la vision théologique de Paley : on ne peut accepter l'idée selon laquelle l'identification de ce qui compte comme une adaptation dépendrait d'une discipline aujourd'hui unanimement regardée comme non-scientifique, et qui trouve ses échos les plus directs dans la thèse contemporaine du « dessein intelligent ». Pour déterminer de manière plus précise et solide ce qui compte comme une adaptation, Sober (1984, p. 208), à la suite de (Brandon, 1978) et (Burian, 1983), a proposé une définition *historique* de cette notion : « A est une adaptation pour la tâche T dans la population P si et seulement si A s'est répandu dans P car il y avait sélection pour A, où l'avantage sélectif de A était dû au fait que A aidait à réaliser la tâche T ». Une adaptation est alors un trait dont la présence et la persistance dans une population donnée résultent de sa contribution à la valeur adaptative (*fitness*)<sup>5</sup> des organismes qui ont possédé ce trait dans le passé. Cette définition peut paraître circulaire : il semble peu acceptable de dire que la révolution darwinienne a consisté à expliquer l'adaptation par la sélection naturelle, si l'adaptation se définit comme le produit de la sélection naturelle. Cependant, elle cesse d'être circulaire si l'on affirme que Darwin a proposé que des traits comme l'œil des vertébrés, le bec du pic, et des comportements, comme certains instincts, devaient être vus comme des conséquences de l'action de la sélection naturelle. De manière équivalente, bien que plus précise, on peut reformuler la thèse darwinienne en disant que Darwin a montré que la « bonne adaptation » présente des êtres vivants à leur environnement s'expliquait comme le produit de l'action passée de la sélection naturelle. Bien qu'une définition non historique ait été proposée, selon laquelle une adaptation est, présentement, « un variant phénotypique qui conduit à la valeur adaptative la plus élevée parmi un ensemble spécifié de variants dans un environnement donné » (Reeve and Shermann, 1993, p. 9)<sup>6</sup>, la définition historique est dominante (Brandon, 1990).

À partir de cette définition historique, les philosophes de la biologie ont proposé plusieurs distinctions conceptuelles utiles pour comprendre l'adaptation. La plus importante est celle entre une *adaptation*, qui est un trait qui a été sélectionné par le passé parce qu'il augmentait la valeur adaptative (*fitness*) de son porteur, et un *trait adaptatif*, qui est un trait qui augmente présentement la valeur adaptative de son porteur. Un trait adaptatif peut ne pas être une adaptation, et réciproquement. Imaginons, par exemple, que le bec du pic lui permette de faire son nid dans des tuyaux d'évacuation d'eau de pluie et que cela augmente sa valeur adaptative : ce serait un « trait adaptatif », mais non pas, pour autant, une « adaptation » au sens historique du terme, c'est-à-dire le produit de l'action répétée de la sélection naturelle dans le passé de l'espèce pic. Réciproquement, un plumage très dense chez certains pics peut être le produit de l'action passée de la sélection naturelle mais ne plus être « adaptatif » dans

<sup>4</sup> L'adaptationnisme, analysé plus loin, est la thèse selon laquelle les êtres vivants sont, grâce à la sélection naturelle, parfaitement adaptés à leur environnement.

<sup>5</sup> Il importe donc de ne pas confondre *adaptation* et *valeur adaptative*, comme le montre en détail la suite de cette section.

<sup>6</sup> Dans cette définition, un « variant phénotypique » désigne un trait particulier que possède seulement un sous-ensemble d'êtres vivants d'une espèce donnée (par exemple des pics qui posséderaient un bec beaucoup plus puissant que leurs congénères), dans un environnement donné.

un climat dont la température aurait beaucoup augmenté. Il faudrait également distinguer entre *une* adaptation, c'est-à-dire le résultat d'un processus (le bec du pic, par exemple), et *l'*adaptation, c'est-à-dire le processus lui-même ayant abouti à ce résultat. Dans la plupart des cas, les philosophes de la biologie visent le résultat, non le processus. Enfin, ce qui précède illustre la différence, difficile à rendre en français mais fondamentale, entre les notions d'*adaptation* et de *fitness* (au sens de valeur adaptative attendue) : le mécanisme de sélection naturelle prévoit, de manière probabiliste, que les individus ayant une plus grande *valeur adaptative (fitness)* survivront et se reproduiront, tandis qu'on appelle *adaptation* le résultat du processus de tri effectif. La définition de *l'adaptedness* (Brandon, 1990) permet de souligner le caractère non-tautologique de l'hypothèse de sélection naturelle : cette dernière ne dit pas que survivent les mieux adaptés en définissant les mieux adaptés comme ceux qui survivent, elle définit les traits dont la possession augmente, pour leurs possesseurs, les probabilités de survie et de reproduction (Mills et Beatty, 1979). La conséquence est qu'il arrive que les individus ayant la valeur adaptative la plus élevée (*expected fitness*, ou « valeur adaptative attendue », chez Burian, 1983 ; *adaptedness* chez Brandon, 1990) ne soient pas ceux qui survivent et se reproduisent le mieux (*realized fitness*, ou « valeur adaptative effective »).

Passons à présent à la critique de « l'adaptationnisme ». Dans ce qui est resté comme l'un des articles les plus célèbres de la biologie et de la philosophie de la biologie des trente dernières années (Forber, 2009), Gould et Lewontin (1979) dénonçaient l'adaptationnisme, c'est-à-dire l'attitude « panglossienne » des biologistes qui, tel le Pangloss de Voltaire, voient dans tout trait biologique la preuve que tout est pour le mieux dans le meilleur des mondes biologiques possibles. Gould et Lewontin montrent, à partir de nombreux exemples, que cette attitude est extrêmement fréquente dans la biologie de leur temps. Selon eux, l'adaptationnisme procède en deux étapes : 1) l'atomisation de l'organisme en traits, chacun d'eux étant décrit comme une structure conçue de manière optimale, par la sélection naturelle, pour remplir sa « fonction » ; 2) chaque trait n'apparaissant pas, en fait, comme parfaitement adapté à sa fonction, l'adaptationniste explique que tout organisme est le meilleur compromis possible entre les différentes exigences environnementales auxquelles il est soumis (*trade-off*). Dennett (1995), sans doute le plus audacieux ou, selon le point de vue, le plus naïf, des adaptationnistes, assume ce « panglossisme », qu'il croit inhérent à l'hypothèse de sélection naturelle.

En réalité, les critiques formulées par Gould et Lewontin semblent aujourd'hui aussi passionnantes qu'insuffisamment démêlées. Ici, rejoignant en partie les remarquables clarifications proposées par (Godfrey-Smith, 2001) et (Lewens, 2009), je distingue trois problèmes qui se superposent dans leur article.

1) La sélection naturelle est-elle le seul, ou même le principal, mécanisme évolutionnaire ? Clairement, la sélection naturelle n'est pas le seul mécanisme d'évolution : la dérive génétique aléatoire (c'est-à-dire la modification des fréquences alléliques d'une génération à la suivante, dans une population donnée, sous l'effet des seuls échantillonnages aléatoires<sup>7</sup>) joue un rôle important dans l'évolution des espèces, tout particulièrement dans le cas de populations de petite taille. D'autres mécanismes évolutionnaires sont également reconnus par la grande majorité des biologistes (l'allométrie par exemple, *i. e.* la corrélation entre la taille et la forme d'un organisme). Gould et Lewontin insistent sur les contraintes

---

<sup>7</sup> Imaginons une population de pics. L'allèle A (que possèdent les pics ayant un bec très puissant) a une fréquence  $p$ . La fréquence de cet allèle A dans toutes les populations descendantes possibles de pics sera en moyenne  $p$ . Cependant, les descendants effectifs de pics ne sont qu'un échantillon de ces descendants possibles, et donc la fréquence réelle de l'allèle A pourra différer, en réalité, de  $p$ . De fait, indépendamment des effets de la sélection naturelle, la fréquence d'un allèle donné change d'une génération à l'autre sous le simple effet aléatoire de l'échantillonnage.

développementales et sur les « plans de construction » (*Baupläne*), qui limitent les possibilités d'action, et donc d'innovation, de la sélection naturelle. Darwin lui-même affirmait avec force que la sélection naturelle était le principal, mais non pas le seul, mécanisme évolutionnaire. Lorsque Gould et Lewontin affirment que la sélection naturelle n'est pas le seul mécanisme d'évolution, tous les biologistes ne peuvent qu'être d'accord avec eux. Cependant, les auteurs ajoutent que ces autres mécanismes d'évolution n'ont pas suffisamment retenu l'attention jusqu'ici, ce qui était sans doute vrai en 1979, mais moins vrai aujourd'hui (en particulier depuis Kimura, 1983). Surtout, Gould et Lewontin posent deux vrais problèmes, qui restent toujours d'actualité aujourd'hui : 1) quels sont précisément les autres mécanismes d'évolution ? ; 2) quelle part doit-on attribuer, dans l'évolution des espèces, à chaque mécanisme (sélection, dérive, etc.) ?

2) Existe-t-il d'autres mécanismes que la sélection naturelle permettant d'expliquer la complexité adaptative ? Gould et Lewontin ne distinguent pas suffisamment cette question de la précédente dans leur critique de l'adaptationnisme. Si leur position pour (1) pourrait sembler, du moins aujourd'hui, consensuelle, lorsqu'ils affirment que la sélection naturelle n'est pas le seul mécanisme adaptatif, ils se situent, cette fois, en opposition avec la grande majorité des biologistes (au premier rang desquels Williams, Dawkins, Maynard-Smith). Gould et Lewontin montrent que la « bonne adaptation » des organismes à leur environnement peut parfois s'expliquer par d'autres mécanismes que la sélection naturelle, comme par exemple la plasticité phénotypique, c'est-à-dire, comme le dit Mary-Jane West-Eberhard dans un livre récent qui a renouvelé ce thème, « la capacité d'un organisme à réagir à une donnée environnementale par un changement de forme, d'état, de mouvement ou de taux d'activité » (West-Eberhard, 2003, p. 34). La difficulté est qu'il faudrait démontrer précisément dans quelle mesure ces mécanismes sont évolutionnaires, c'est-à-dire susceptibles d'une transmission à la descendance, rendant possibles des effets adaptatifs cumulatifs à travers l'histoire de l'espèce, et non pas simplement des processus concernant seulement l'individu (ontogénétiques). Gould et Lewontin ne le font pas suffisamment, mais, là encore, des travaux récents prolongent leurs intuitions, en montrant, notamment, les effets évolutionnaires de la plasticité phénotypique (West-Eberhard, 2003 ; Sterelny, 2009). Aucun consensus n'a encore émergé sur ces questions. Pour l'heure, la grande majorité des biologistes considère que, si ce que l'on cherche à expliquer est la complexité adaptative, alors la meilleure explication à notre disposition est incontestablement la sélection naturelle. Cependant, ce point de vue pourrait changer dans un avenir proche (West-Eberhard, 2003 ; Müller 2007).

3) Tout trait biologique doit-il recevoir une explication en terme d'adaptation ? C'est le cœur de l'article de Gould et Lewontin. Cette troisième question est évidemment liée aux deux premières, mais il importe de souligner ce par quoi elle s'en distingue. La première question est en droit découplée de la question de l'adaptation elle-même, elle concerne le problème de l'importance de la sélection naturelle dans l'évolution. Dans la deuxième question, en revanche, on accepte que l'adaptation est un phénomène biologique fondamental, qu'il faut par conséquent expliquer, et on se demande si la meilleure explication de l'adaptation est le mécanisme de sélection naturelle. Dans la troisième question, on remet en cause l'idée selon laquelle l'une des caractéristiques les plus fondamentales du vivant est son « adaptation », et donc l'affirmation selon laquelle l'une des tâches principales de la biologie est d'expliquer cette adaptation. Pour reprendre un exemple de Gould et Lewontin, beaucoup de biologistes affirment que l'existence de petites pattes avant chez le dinosaure *Tyrannosaurus* est une énigme : à quoi ces pattes, si petites qu'elles ne permettent même pas d'atteindre la bouche, pouvaient-elles bien servir ? Quelle pouvait être leur « fonction » ? La réponse de Gould et Lewontin est qu'il est peut-être peu fécond de chercher à tout prix à déterminer à quoi ces pattes pouvaient être « adaptées » : i) elles doivent avant tout être vues

comme l'héritage d'organes qui existaient chez les ancêtres de *Tyrannosaurus* ; ii) il ne faut pas confondre utilité présente et adaptation au sens de produit de la sélection naturelle (ils rejoignent en cela le point établi ci-dessus). En d'autres termes, Gould et Lewontin soutiennent qu'un très grand nombre de traits biologiques *ne* sont *pas* « bien adaptés ». La lecture dominante est que l'article de Gould et Lewontin constituerait seulement une mise en garde, certes utile mais finalement de peu de conséquence pour la biologie, contre les excès consistant à voir l'adaptation partout. Cependant, cet article contient en réalité bien davantage que cela (Godfrey-Smith, 2001 ; Forber, 2009), en particulier lorsqu'il est mis en relation avec la thèse de Lewontin selon laquelle la métaphore de la construction doit remplacer celle de l'adaptation dans la biologie de l'évolution contemporaine (Lewontin, 1978 ; cette thèse a connu récemment une résurgence fort remarquable – et parfois contestée – à la suite d'Odling-Smee *et al.*, 2003) : il propose des pistes de recherche au biologiste pour explorer d'autres processus que la seule adaptation lorsqu'on fait de la biologie, et pour voir autrement le monde du vivant.

Je reviens, pour conclure, sur la question la plus fondamentale ici : l'adaptation est-elle le fait le plus important du monde vivant, celui que la biologie doit en priorité expliquer ? Avec Gould et Lewontin, on est en droit d'en douter. Ce qui est certain, c'est que ceux qui soutiennent cette proposition doivent avancer des arguments beaucoup plus solides que ceux qui ont été formulés jusqu'ici, dont celui de Dawkins (1986, p. 303) est le plus typique : « Une part importante du changement évolutif pourrait être non-adaptative, auquel cas ces théories alternatives pourraient fort bien être importantes dans certaines parties de l'évolution, mais seulement dans les parties ennuyeuses de l'évolution... » L'argument de l'intérêt scientifique n'est d'aucune force lorsqu'on pose une question sur la réalité du monde du vivant (Godfrey-Smith, 2001). La focalisation de nombreux biologistes sur le phénomène de l'adaptation apparaît très largement, en réalité, comme le témoignage de la généalogie de la théorie darwinienne, issue de la théologie naturelle de Paley (Lewens, 2007). On peut douter qu'il y ait *une* question fondamentale en biologie. Quant à la biologie de l'évolution, si on doit lui attribuer une question fondamentale, ce serait, avec (Ghiselin, 1983), « que s'est-il passé ? », c'est-à-dire « quelle est l'histoire du vivant ? », et non la question, risquée, « comment expliquer la merveilleuse adaptation du vivant ? ».

L'une des manières de dire qu'un organe, comme par exemple le bec du pic, est bien adapté est de dire qu'il remplit convenablement sa « fonction ». Qu'appelle-t-on exactement une « fonction » en biologie, et sur quoi se fonde le recours à cette notion ?

### 3. Fonctions et téléologie en biologie

Contrairement aux sciences physico-chimiques, la biologie semble faire usage d'un vocabulaire téléologique : ne dit-on pas, par exemple, que la « fonction » du cœur est de faire circuler le sang ou encore que le cœur est là « pour » faire circuler le sang ? La question se pose de savoir comment il convient de comprendre de telles propositions, et si l'usage d'un vocabulaire téléologique pose problème dans une science expérimentale comme la biologie.

Nagel (1961) considérait comme un obstacle sérieux, pour une biologie désireuse d'acquérir une véritable légitimité scientifique, l'usage d'un vocabulaire téléologique, suivant le modèle de la physique, qui s'est peu à peu libérée de la téléologie. Aussi proposait-il de remplacer les énoncés fonctionnels par des énoncés causaux ordinaires, en interprétant la cause comme condition nécessaire. Par exemple, il faudrait remplacer l'expression « la fonction du cœur est de faire circuler le sang » par l'expression « le cœur est une condition nécessaire de la circulation du sang ». Cependant, comme l'a montré Larry Wright dans son article fondateur (1973), cette suggestion échoue car elle ne permet pas de distinguer deux cas que les biologistes veulent impérativement distinguer : par exemple, l'hémoglobine est une condition nécessaire à la fois de la couleur rouge du sang et du transport de l'oxygène ; pourtant, le

biologiste dira que sa « fonction » est de transporter l'oxygène, mais certainement pas de donner au sang sa couleur rouge. Autrement dit, Nagel a parfaitement exposé le problème, mais sa solution ne convient pas.

La philosophie de la biologie, en s'appuyant largement sur la philosophie de l'esprit, a permis des avancées décisives sur la question des fonctions biologiques. Ces avancées ont conduit à ce que l'on peut appeler, avec (Godfrey-Smith, 1993), un « consensus sans unité », puisque l'on distingue aujourd'hui deux usages nettement différents du terme de « fonction » en biologie, l'usage *étiologique* et l'usage *systémique*. Cette distinction a considérablement clarifié le débat sur les fonctions.

Selon la conception étiologique, dont le principal représentant est Wright (1973), la proposition « la fonction du cœur est de faire circuler le sang » signifie « le cœur a été sélectionné dans le passé pour sa capacité à faire circuler le sang ». Cette conception est d'une part fondamentalement historique, et d'autre part immédiatement corrélée à l'idée d'adaptation par la sélection naturelle que nous avons rencontrée dans la section précédente : compte comme une fonction tout trait qui est le produit de sa contribution positive, par le passé, à la valeur adaptative des membres d'une espèce. La conception étiologique apparaît comme dominante dans le débat sur les fonctions, les philosophes de la biologie, depuis maintenant vingt-cinq ans, s'étant pour la plupart situés dans son sillage. L'une des plus notables est Karen Neander, qui a proposé de définir une fonction, de manière très simple, comme un « effet sélectionné » (Neander, 1991). L'une des principales raisons du succès de cette conception est qu'elle semble satisfaire l'exigence d'une « naturalisation » du discours téléologique qui se trouve au cœur de la réflexion philosophique sur les fonctions. Comme l'écrit Gayon (2006, p. 482) : « Lorsque le biologiste utilise la notion de fonction, il ne s'intéresse pas seulement à l'effet réel d'un certain dispositif ou processus. Il ne s'intéresse pas seulement à ce qu'il *fait*, mais aussi à ce qu'il est *censé faire*. » La conception étiologique définit une norme fonctionnelle relative à un type d'organismes (par exemple, tous les vertébrés, ou tous les zèbres, etc.) ; ce faisant, elle permet de dire qu'un cœur qui ne réalise pas la fonction pour laquelle les cœurs ont été sélectionnés ne fonctionne pas « normalement », c'est-à-dire qu'il ne fait pas ce qu'il est « censé faire ». L'une des objections possibles à la conception étiologique est qu'elle risquerait un certain « adaptationnisme » si elle en vient à voir dans tout trait une « fonction ». Cependant, ce n'est pas là une conséquence nécessaire, mais seulement possible, de la conception étiologique. Une autre objection à cette conception est sa difficulté à rendre compte, avec son vocabulaire propre, du caractère « adaptatif » d'une innovation : un trait nouvellement apparu et augmentant la valeur adaptative de son porteur (et, à l'avenir, de ses descendants) ne peut pas être dit avoir une « fonction » au sens étiologique, puisqu'il n'est pas le produit d'une histoire évolutionnaire. Il est probable, pourtant, que les biologistes voudraient parler de « fonction » dans ce cas. Cependant, une clarification conceptuelle simple, analogue à celle entre adaptation et trait adaptatif, pourrait probablement dissiper cette difficulté.

La conception systémique (Cummins, 1975) est fort différente, pour deux raisons : elle n'est pas tournée vers le passé et ne s'appuie pas sur la théorie de l'évolution par sélection naturelle. La conception systémique se fonde sur l'analyse *présente* d'un mécanisme biologique. Selon Cummins, les fonctions ne sont pas des effets qui expliquent pourquoi quelque chose est là, mais des effets qui contribuent à l'explication de capacités et de dispositions plus complexes d'un système dont ils font partie. En d'autres termes, le point de départ de Cummins est la délimitation d'un « système » biologique, l'organisme pouvant être analysé en plusieurs systèmes (circulatoire, nerveux, respiratoire, etc.), eux-mêmes divisés en capacités caractéristiques, qui à leur tour peuvent être analysées en organes et structures participant de la réalisation de cette capacité. Par exemple, on peut parler à propos du système respiratoire de sa capacité à transporter la nourriture, l'oxygène, les déchets, etc., et, dans le

contexte de cette capacité systémique, on peut dire que le cœur est capable de pomper, ce qui veut dire que c'est bien sa « fonction », au sens systémique du terme (Cummins, 1975, p. 762). La conception systémique présente l'avantage de valoir à la fois pour les êtres vivants et pour les artefacts ou systèmes techniques, Cummins proposant même de comprendre les fonctions biologiques sur le modèle de l'analyse du fonctionnement d'une chaîne de montage. En outre, en affirmant qu'une même fonction peut être accomplie par des structures différentes et ayant des histoires évolutives différentes, elle prend en compte la différence, fondamentale en biologie de l'évolution, entre homologies (traits semblables chez des organismes en raison de leur origine généalogique commune) et convergences évolutives (traits semblables non dus à une origine généalogique commune).

La conception systémique prolonge et enrichit ce que Mayr (1961) présentait sous le nom de « biologie fonctionnelle », c'est-à-dire la biologie qui pose des questions de type « comment ? », par opposition à la biologie de l'évolution, qui pose des questions de type « pourquoi ? ». La conception systémique, de fait, domine en physiologie et en biologie expérimentale. La conception étiologique, elle, se trouve précisément du côté de la biologie évolutionnaire (question « pourquoi ? »). Il doit être clair, cependant, que dans le cadre du débat sur les « fonctions » biologiques, le terme de « biologie fonctionnelle » doit être évité, car il annihile la distinction entre les conceptions systémique et étiologique.

La conception systémique n'est pas téléologique, elle rend compte de la contribution causale d'un mécanisme à un système dont il est une partie, elle ne cherche pas à dire quelle est la fin d'un trait, ce qu'il est « censé faire ». Elle est donc « mécaniciste », l'un des prolongements de cette conception étant justement l'intérêt récent pour la notion de mécanisme en philosophie de la biologie (Machamer, Darden, Craver 2000 ; Craver, 2007 ; Bechtel 2005). Par conséquent, elle ne satisfait pas l'exigence souvent formulée à l'égard de la notion de fonction, exigence résumée dans la citation de (Gayon, 2006) reprise ci-dessus. De fait, on reproche souvent à la conception systémique ce que l'on reprochait déjà à Nagel : ne pas rendre compte de la normativité de la notion de fonction, et corrélativement de la possibilité du dysfonctionnement. Cette objection est sans doute la plus sérieuse que l'on puisse adresser à cette conception, mais il est peu probable qu'elle lui soit fatale. Premièrement, et de manière très simple, on ne peut pas reprocher à la conception systémique de ne pas faire ce que précisément elle ne veut pas faire, à savoir répondre à la question de ce qu'un trait est « censé faire » (Cummins, 1975, p. 757, n. 13). Deuxièmement, au moins certains dysfonctionnements peuvent être compris « systématiquement », par exemple lorsqu'on analyse une maladie en une série de contributions causales à l'effet d'ensemble du système<sup>8</sup>. Enfin, la conception systémique pourrait probablement se satisfaire d'une conception statistique de la norme, selon laquelle le normal est simplement défini comme ce qui est le plus fréquent.

Finalement, il apparaît que les deux conceptions sont opératoires, et que chacune domine dans l'une des deux grandes branches de la biologie (la biologie évolutionnaire et la physiologie comprise au sens large). On pourrait peut-être regretter que le terme de « fonction » soit ainsi divisé en deux significations aussi différentes. Certains philosophes ont cherché à unifier ces deux sens du terme « fonction » sous une même définition. L'entreprise la plus remarquable est celle de Kitcher (1993), qui propose de les unifier sous le concept large de « *design* ». Cependant, sa tentative n'a pas convaincu (Godfrey-Smith, 1993), et on

---

<sup>8</sup> On peut ainsi, par exemple, expliquer le développement d'une maladie auto-immune en disant qu'elle résulte d'un dysfonctionnement du système immunitaire (qui cesse ici de réaliser ce que l'on considère généralement comme sa fonction, à savoir défendre l'intégrité de l'organisme), mais on peut aussi l'expliquer en détaillant les mécanismes cellulaires et moléculaires qui conduisent à cet état pathologique – par exemple en montrant de quelle manière le nombre de cellules régulatrices dans cet organisme a diminué, pourquoi il y a une réaction croisée avec un pathogène, etc.

peut affirmer que l'un des progrès les plus nets dus à la philosophie de la biologie est d'avoir clairement affirmé qu'existaient ces deux concepts distincts de fonction. En vue d'une complète clarification, il serait peut-être utile de réserver le terme de « fonction » à l'un seulement des deux usages analysés ici, mais une telle réforme du vocabulaire fonctionnel semble peu probable, étant donné d'une part que les biologistes y sont très attachés, et que d'autre part peu d'incompatibilités de fait entre les deux usages sont apparues.

#### 4. Le débat autour des unités de sélection

Le débat sur les unités de sélection a incontestablement été le plus intense et le plus passionné de toute la philosophie de la biologie au cours des quarante dernières années. Dans une mesure moindre, mais tout de même considérable, il a également impliqué des biologistes. Avec le recul, on peut dire que les vives tensions qui ont marqué ce débat étaient au moins en partie dues à un manque de clarté dans la formulation du problème posé. Dans ce débat, les contributions les plus significatives ont été dues à des biologistes, mais les clarifications les plus importantes ont été le fait de philosophes, au premier rang desquels David Hull.

Le point de départ de ce débat est le problème, rencontré plus haut, de la structure de la théorie de l'évolution par sélection naturelle (TESN). À la suite des travaux de Mary Williams (1970), Lewontin (1970) montre que la structure de la TESH la rend applicable à des entités très différentes, et non pas seulement aux organismes : toute population constituée d'entités caractérisées par la variation, une valeur adaptative différentielle et l'hérédité de cette valeur adaptative peut être dite évoluer par sélection naturelle. La question posée par Lewontin dans ce qui est le premier texte intitulé « Les unités de sélection » est donc celle-ci : « quelles entités sont susceptibles d'évoluer par sélection naturelle ? ». Sa réponse est très ouverte : non seulement les organismes individuels, comme on l'affirme généralement, mais aussi toute une hiérarchie d'entités biologiques : gènes, organites, cellules, organismes, populations, espèces, mais également molécules prébiotiques et écosystèmes.

En publiant *Le Gène égoïste*, Dawkins (1976) lance le vif débat sur les unités de sélection, au sens où un grand nombre de biologistes, et la totalité des philosophes de la biologie, vont ressentir le besoin, à partir de cette date, de prendre parti dans ce débat. La thèse de Dawkins, inspirée par George Williams (1966) et, au-delà, partiellement par certains généticiens des débuts de la Synthèse moderne (voir l'analyse de Mayr, 2004), et que l'on appelle le « sélectionnisme génique » ou « vision génique de l'évolution », tient en une proposition simple et iconoclaste : bien que l'on ait cru jusqu'ici que la bonne unité de sélection était l'organisme, en réalité la bonne unité de sélection est le gène. Dawkins est en grande partie responsable de la confusion qui a régné dans ce débat pendant plusieurs décennies, car il utilise le même terme que Lewontin, celui d'« unité de sélection », pour poser un problème qui n'est pas du tout le même, la question de Dawkins étant : « *au bénéfice de qui* la sélection naturelle se fait-elle ? » Pour Dawkins, le gène est la véritable unité de sélection car il est le véritable bénéficiaire des effets de la sélection naturelle. Son argumentation peut être résumée en quatre étapes : i) les phénomènes biologiques les plus importants, et tout particulièrement la complexité adaptative, doivent se comprendre sur le temps long, qui est celui de l'évolution ; ii) or, sur le temps long, les organismes apparaissent comme des êtres très temporaires, ils sont « comme des nuages dans le ciel ou des tempêtes de poussière dans le désert » (Dawkins 1976, p. 34) ; iii) à l'opposé, les gènes contenus dans ces organismes sont transmis très fidèlement de génération en génération, ils sont ce qui se maintient véritablement à l'échelle évolutive, rendant possible l'accumulation de petites adaptations ; iv) en conséquence, la théorie de l'évolution par sélection naturelle s'applique non pas tant aux organismes qu'aux entités qui persistent véritablement à travers le temps, à savoir les

gènes (pour une analyse philosophique approuvant Dawkins, voir Sterelny et Kitcher, 1988 ; voir également la contre-attaque de Lloyd, 2005).

La thèse du sélectionnisme génique introduit de la confusion dans le débat sur les unités de sélection, car elle tend à se présenter comme une réponse à la question de Lewontin alors qu'elle est une réponse à une autre question. Si elle était une réponse à la question de Lewontin, elle serait celle-ci : le gène est le niveau du vivant auquel s'exerce exclusivement, ou du moins principalement, la sélection naturelle. En tant que réponse à la question de Dawkins, elle est celle-ci : le gène est le véritable bénéficiaire de l'action de la sélection naturelle. Outre que l'on retrouve ici « l'adaptationnisme » de Dawkins analysé plus haut (au sens où la question essentielle, pour Dawkins, est celle de la complexité adaptative), la principale difficulté est que Dawkins ne définit pas suffisamment clairement le problème auquel il prétend apporter une réponse. Cette confusion est ensuite entretenue par de nombreux biologistes, chacun intervenant dans le débat sur les « unités de sélection », sans que l'on sache toujours avec précision quelle est la question à laquelle ils répondent. Le rôle de certains philosophes de la biologie dans ce débat est décisif : à partir du début des années 1980, une poignée d'entre eux permet une considérable clarification du débat (plusieurs résultats de cette clarification se trouvent dans Brandon et Burian, 1984).

La clarification qui fut probablement la plus utile est due à David Hull (1980 ; 1981 ; 1988, en particulier p. 407sq.) Ce dernier propose de faire la distinction entre deux entités biologiques impliquées dans le processus évolutif : le *réplicateur*, qui désigne « une entité qui transmet sa structure largement intacte dans des réplifications successives » (*i.e.* une entité qui est fidèlement copiée), et l'*interacteur*, qui désigne « une entité qui interagit comme un tout cohésif avec son environnement d'une manière telle que cette interaction est la *cause* du caractère différentiel de la réplification » (*i.e.* une entité sur laquelle la sélection naturelle agit directement) (Hull, 1988, p. 408). Bien que certains philosophes aient récemment critiqué l'idée selon laquelle tout processus évolutif pourrait être compris à l'aune de la distinction entre réplicateurs et interacteurs (Godfrey-Smith, 2009), l'utilité de cette distinction pour la clarification du débat sur les unités de sélection n'est pas remise en question.

Hull montre qu'il est clair que les meilleurs réplicateurs, dans l'état actuel de nos connaissances, sont les gènes (ce qui ne veut pas dire que ce sont les seuls : voir par exemple Sterelny, 2001), et donc que le véritable débat sur les « unités de sélection » concerne en réalité les seuls interacteurs (Hull, 1992 ; Lloyd, 1988 ; Gould, 2002). Une fois le débat clairement situé à ce niveau, la réponse de Dawkins convainc peu. Certes, beaucoup de biologistes trouvent la thèse popularisée par Dawkins heuristiquement utile (Grafen et Ridley, eds., 2006), mais il n'en reste pas moins que la réponse dominante au problème clarifié par Hull est, dans le droit fil des suggestions de (Lewontin, 1970), qu'il existe une hiérarchie d'interacteurs, dont le niveau le plus clairement établi est celui de l'organisme, le gène pouvant être, mais seulement parfois, un interacteur. L'organisme est en effet probablement le meilleur exemple d'interacteur, car c'est sur les traits phénotypiques de l'organisme que s'exerce principalement l'action de la sélection naturelle (Mayr 1963, 2004 ; Gould 1980, 2002 ; Hull, 1988, bien que ce dernier insiste tout autant sur l'idée que l'organisme n'est pas le *seul* interacteur). Dawkins a en partie reconnu ce point en développant sa thèse du « phénotype étendu » (Dawkins, 1982). Cependant, pour Dawkins, la véritable entité sur laquelle s'exerce la sélection naturelle est, non pas l'organisme comme tel, mais l'ensemble des traits phénotypiques sur lesquels les gènes exercent leur influence, c'est-à-dire précisément le « phénotype étendu », qui peut aller bien au-delà des frontières de l'organisme. Par exemple, dans le cas d'un parasite, le système nerveux de l'organisme parasité peut faire partie du phénotype étendu du parasite (Dawkins 1982, p. 216 ; pour une évaluation critique des évolutions des thèses de Dawkins, voir [Hull, 1988] et [Gould, 2002]).

D'autres philosophes ont proposé des distinctions utiles, et qui recourent au moins partiellement celle de Hull. Ainsi, Brandon (1982) prolonge Hull et affirme que le débat sur les interacteurs doit être appelé le débat sur les « niveaux » de sélection, le débat sur les répliqueurs devant pour sa part être appelé le débat sur les « unités » de sélection ; Burian propose une distinction similaire (voir Brandon et Burian, eds., 1984) ; Sober (1984) distingue entre sélection *de* (ce qui est conservé suite à l'action de la sélection naturelle : renvoie aux *effets*) et sélection *pour* (la raison pour laquelle il y a eu sélection naturelle : renvoie aux *causes*). Quant au biologiste Eldredge (1984), il propose de distinguer deux *échelles* du vivant, celle des entités généalogiques (qui transmettent une information par réplication d'une structure, typiquement les gènes, les populations locales, les espèces) et celle des entités écologiques (entités caractérisées par une structure stable et une homéostasie<sup>9</sup>, typiquement les protéines ou les écosystèmes). L'entité biologique qui réalise au mieux les deux échelles, c'est-à-dire qui est à la fois une bonne entité généalogique et une bonne entité écologique, est l'organisme.

À partir de ces clarifications conceptuelles, nous pouvons procéder à une clarification historique. L'une des principales origines de la confusion dans le débat sur les unités de sélection est les vives discussions sur la question de savoir si peut ou non exister une « sélection de groupe ». Or, il existe plusieurs manières de comprendre cette question. Celle qu'impose Wynne-Edwards (1962) est la suivante : le groupe peut-il être le bénéficiaire d'adaptations ? C'est à cette question que Williams (1966), Maynard-Smith (1976), puis Dawkins (1976) répondent par la négative, d'où leur rejet radical de l'idée de sélection de groupe. Cependant, 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, comme les deux premiers l'ont reconnu (voir Maynard-Smith, 1987, p. 123 et Williams, 1992). La confusion entre la question de l'interacteur et celle du bénéficiaire vient donc en grande partie de ce grand débat des années 1960-70 (sur tous ces points, voir Lloyd, 2007). Le plus étonnant est qu'il existe toute une tradition de biologistes de premier plan qui ont explicitement posé la question du niveau auquel s'exerce la sélection indépendamment de celle du « bénéficiaire » de l'évolution, qu'ils ne considéraient pas comme pertinente (Lewontin, 1970 ; Wright, 1980). Dawkins s'inscrit dans la continuité de la confusion entre l'interacteur et le bénéficiaire, et généralise le débat en le faisant porter sur les unités de sélection. Il ajoute cependant à cela une troisième confusion, celle entre *survie sur une longue durée* et *adaptation* : pour lui, l'adaptation cumulative est à ce point le phénomène majeur de l'évolution que le bénéficiaire de l'adaptation ne peut être que ce qui survit à très longue échelle dans le processus évolutif. Rien, cependant, ne vient démontrer cette affirmation. Selon (Gould, 2002), la thèse du sélectionnisme génique repose sur une mauvaise compréhension de la théorie de l'évolution par sélection naturelle, et plus précisément sur une confusion entre comptabilité (*book-keeping*, qui renvoie au fait de compter l'augmentation différentielle de certains attributs héréditaires) et la causalité de l'évolution (le mécanisme qui produit le succès reproductif relatif). La causalité évolutive se joue au niveau de l'interacteur, et non du répliqueur. En outre, Dawkins dit que, pour être une unité de sélection, une entité doit avoir une stabilité suffisante ; c'est exact, mais, précisément, les organismes durent assez longtemps pour agir en tant qu'unités de sélection dans un processus darwinien, et donc ils possèdent la « stabilité suffisante » requise pour être des individus évolutifs. Durer pendant une très longue période, de l'ordre de milliers d'années, *n'est pas* une condition nécessaire de l'évolution par sélection naturelle. Enfin, ce qui est requis dans le processus d'évolution par sélection naturelle n'est pas une transmission parfaitement

---

<sup>9</sup> C'est-à-dire un ensemble de processus d'auto-régulation.

fidèle, mais seulement de biaiser la constitution biologique (souvent, génétique) des générations suivantes. Contre le sélectionnisme génique, Gould défend la « vision hiérarchique de l'évolution », dont il est l'un des meilleurs représentants (Gould, 2002 ; voir également Gould et Lloyd, 1999, et Brandon, 1988). Selon cette conception, l'évolution se produit à plusieurs échelles du vivant (gènes, génomes, organelles, cellules, organismes, espèces, etc.), comprises comme interacteurs.

L'un des prolongements de la vision hiérarchique de l'évolution est le débat sur la sélection dite « multi-niveaux » : si la sélection naturelle s'exerce simultanément à plusieurs niveaux du vivant, par exemple sur un organisme et sur les cellules qui le constituent, ne peut-il pas exister des tensions entre ces niveaux ? Des lignées de cellules ne peuvent-elles pas parfois favoriser leur propre valeur adaptative, au détriment de celle de l'organisme dans lequel elles sont contenues ? L'exemple des cellules cancéreuses montre que ce phénomène est tout à fait possible. Les travaux sur la sélection multi-niveaux, pour la plupart inspirés par le travail pionnier de (Buss, 1987), sont aujourd'hui florissants (Maynard-Smith et Szathmary, 1995 ; Michod, 1999, Okasha, 2006, Godfrey-Smith, 2008 et 2009 ; etc.) L'un des résultats de ces travaux est de souligner la particularité de l'organisme comme le niveau du vivant où la répression de la compétition à des niveaux inférieurs est le plus clairement réprimée, grâce à de nombreux mécanismes, en particulier l'action du système immunitaire (Buss, 1987 ; Michod, 1999).

En arrière-plan, le débat sur les unités de sélection pose une question de nature métaphysique, celle de savoir ce qui compte comme un individu biologique (Hull 1978, 1980, 1981, 1989a, 1992 ; Gould, 2002). Les critères généralement retenus sont la stabilité, la cohésion, la discrétion, la continuité. Du point de vue de la théorie de l'évolution par sélection naturelle, il existe toute une hiérarchie de niveaux d'individualités (gène, cellule, organisme, espèce, etc.). Les espèces, par exemple, sont des « individus » au sens d'entités spatio-temporellement définies, et non des *classes* d'individus, ce qui veut dire qu'une espèce est définie généalogiquement, et non par les propriétés intrinsèques qui seraient communes à tous ses membres (Ghiselin, 1974 ; Hull, 1976, 1978). Néanmoins, l'entité biologique qui satisfait le mieux l'ensemble des critères d'individualité biologique est très certainement l'organisme (Eldredge, 1984 ; Hull, 1978 ; Gould, 2002), ce qui, après les nombreuses critiques adressées à la conception privilégiant le niveau biologique de l'organisme (à la suite des remarques de Dawkins 1976, en particulier), tend de nos jours à redonner à celui-ci sa place centrale.

## **5. De l'œuf à l'adulte, de l'œuf à la mort : le développement des organismes**

On appelle habituellement « développement » l'ensemble des processus qui mènent de la cellule œuf à un organisme adulte. Bien que le développement ait été peu étudié par les premiers philosophes de la biologie, il est devenu aujourd'hui l'objet de recherches intensives (Laubichler, 2007).

Un problème important est celui de l'articulation entre le développement et la notion d'information, qui joue un rôle crucial en biologie moléculaire. On dit généralement que les gènes sont porteurs d'une information en ce qu'ils « codent » pour la synthèse de protéines précises, voire, selon certains, pour l'expression de traits phénotypiques (Jacob, 1970 ; voir également Sarkar, 2004 et Maynard-Smith, 2000), point de vue qui a été analysé de manière critique par plusieurs philosophes (voir notamment Sarkar, 1996 ; Oyama, 2000 ; Godfrey-Smith, 2004 ; Godfrey-Smith et Sterelny, 2007). En biologie du développement, le débat s'est cristallisé autour de la question de savoir si les gènes contiennent toute l'information nécessaire à la formation de l'embryon, puis de l'organisme adulte, voire si cette formation est « programmée » par les gènes, comme de nombreux biologistes l'ont affirmé, entre les années 1970 et 1990 (parmi les plus influents, voir Jacob, 1970 ; Monod, 1970 ; Gilbert, 1992), et comme le croient certains philosophes de la biologie (Rosenberg, 1997,

2007). Selon la thèse du programme génétique, les gènes contiennent toute l'information qui, une fois « lue », permet la réalisation d'un organisme individuel complet. Toute la difficulté est que rien ne permet d'isoler un sens particulier du terme d'« information » qui le rendrait spécifiquement applicable aux gènes et pas à d'autres facteurs de développement (épigénétiques, environnementaux, etc.), comme l'ont montré les partisans de la « théorie des systèmes en développement » (DST) (Oyama, 2000 ; Griffiths & Gray, 1994 ; Griffiths, 2001). Certains philosophes (Oyama, 2000 ; Oyama, 2009 ; Francis, 2003) proposent même d'excellents arguments pour considérer que la notion d'information est porteuse de trop de dangers (en particulier celui de l'anthropomorphisme) pour continuer d'être utilisée en biologie.

Le travail d'élucidation de la notion d'information par les partisans de la DST est allé de pair avec une interrogation sur les frontières temporelles et spatiales du développement. D'un point de vue temporel, il semble préférable de dire que le développement ne s'arrête pas à l'âge adulte, mais dure en réalité toute la vie, en tant qu'interaction constructive continue avec l'environnement. D'un point de vue spatial, la DST, à la suite de Lewontin (1983), rejette la thèse selon laquelle l'organisme serait le produit de l'auto-déploiement de potentialités internes (idée qui constitue une forme contemporaine de préformationnisme), et affirme qu'il se construit par d'incessantes interactions avec son environnement, d'où l'idée que c'est le système constitué par l'organisme et son environnement qui, en réalité, se développe (Oyama, 2000 ; Oyama, Griffiths & Gray, eds., 2001 ; Griffiths & Gray, 2004). L'insistance sur les interactions entre un organisme en développement et son environnement rejoint la perspective de Scott Gilbert dite « eco-evo-dévo » (associant écologie, évolution et développement) (Gilbert, 2001, 2002, 2006), et sa rencontre avec la construction de niche (Odling-Smee, 2009 ; Laland, Odling-Smee & Gilbert, 2008)

Concernant la place de la biologie du développement au sein des sciences du vivant, un constat s'est imposé dans les années 1980 : la biologie du développement avait été largement négligée lors de la « Synthèse moderne » des années 1920-1950 (Hamburger, 1980). On appelle « évo-dévo » le domaine qui s'efforce d'articuler biologie du développement et biologie de l'évolution. Le champ de l'évo-dévo comme tel est récent : on considère généralement comme ses sources quelques ouvrages et articles des années 1980-90 (notamment Raff & Raff, eds., 1987 ; Hall, 1992 ; Raff, 1996 ; Gilbert, Opitz & Raff, 1996) ; son institutionnalisation dans des programmes de recherche et des revues (*Evolution and Development* ; *Journal of Experimental Biology Part B*) date principalement de la charnière des années 1990-2000. Néanmoins, les tentatives de faire converger les résultats de la biologie de l'évolution et de l'embryologie, devenue biologie du développement, ont une longue histoire, à tout le moins au cours du 20<sup>e</sup> siècle (en particulier Waddington, 1940 ; Gould, 1977), mais aussi avant (Laubichler & Maienschein, 2007).

Les principaux problèmes posés par l'évo-dévo sont les suivants (Laubichler, 2007 ; Müller, 2007) :

1) L'origine et l'évolution des systèmes en développement. Bien que le développement semble stable et robuste à travers le temps, les mécanismes de développement changent en réalité au cours de l'évolution. Ce sont ces changements qui sont étudiés dans le cadre de ce premier problème. Les notions de *module* et corrélativement de *modularité*<sup>10</sup> ont pris une importance décisive dans cette recherche (pour une revue, voir Müller, 2007).

---

<sup>10</sup> Un module est un sous-système dans le système en développement (ce dernier pouvant être un organisme, une cellule, etc.), caractérisé par d'intenses interactions entre ses constituants, une relative indépendance par rapport au système global, une capacité d'auto-régulation, une redondance (le même effet peut être obtenu par différentes voies) et une persistance à travers l'évolution (on retrouve un module, parfois sous diverses formes, chez des espèces différentes, dans certains cas éloignées les unes des autres). Le module est situé à un niveau intermédiaire entre des entités facilement individuées (par exemple des cellules dans le cas d'un organisme) et le

2) Le problème de l'homologie. Comment déterminer ce qui compte comme une homologie et comment expliquer l'émergence d'homologies au cours de l'évolution (Griffiths, 2006 ; Griffiths, 2007) ?

3) La relation entre le génotype et le phénotype. L'affirmation longtemps maintenue de la génétique des populations selon laquelle le développement n'influence pas la correspondance entre génotype et phénotype (l'idée que le développement peut être considéré comme une « boîte noire ») ne peut plus être acceptée aujourd'hui. Les recherches sur la plasticité phénotypique (West-Eberhard, 2003) sont l'une des manières de poser à nouveaux frais le problème de la relation génotype-phénotype.

4) Les contraintes du développement sur les variations phénotypiques. Le problème est ici de déterminer de quelle manière le développement limite et contraint le champ des possibles en matière de variations phénotypiques.

5) Le rôle de l'environnement dans le développement et l'évolution. Ce rôle, longtemps négligé, est considéré comme crucial aujourd'hui (Gilbert and Epel 2009).

6) L'origine des nouveautés évolutives. Ce problème est sans doute le plus important des six. Les gènes (en particulier les gènes de régulation comme *Hox*) étant très conservés au cours de l'évolution, il est nécessaire de recourir à d'autres facteurs explicatifs que les seuls gènes pour expliquer les différences phénotypiques manifestes entre les espèces. Beaucoup considèrent que l'explication réside dans des modifications développementales des réseaux de régulation des gènes, mais il reste qu'il est difficile de définir avec précision ce qui compte comme une « nouveauté évolutive » (Müller et Wagner, 1991 ; Müller, 2007). Plusieurs biologistes du développement affirment que la théorie de l'évolution issue de la Synthèse moderne ne propose pas d'explication de la nouveauté évolutive, et que cette explication doit être fournie par la biologie du développement, contre la vision « classique » (sur ce thème très important, voir le vif débat entre Michael Ruse et Scott Gilbert : suite aux attaques de Ruse (2009b et 2006a), Gilbert a répondu dans (Gilbert, 2006, et Ruse a répondu à son tour dans Ruse, 2006b).

Il existe un quasi-consensus pour affirmer que, dans les années à venir, l'évo-dévo sera l'un des domaines les plus dynamiques de la biologie et l'un des objets les plus passionnants pour la philosophie de la biologie (Hull, 2002 ; Amundson, 2005 ; Ruse, 2006a ; Laubichler, 2007). Il n'est cependant pas évident de déterminer si ce champ va ou non modifier en profondeur les acquis de la Synthèse moderne, comme ses partisans l'affirment régulièrement avec emphase (voir le compte rendu de Pennisi, 2008). Le plus probable est que l'évo-dévo ne va pas remplacer ou même invalider la Synthèse moderne, mais la compléter, et ce d'une manière décisive (Arthur, 2002 ; Hull, 2002 ; Amundson, 2005).

## 6. Le réductionnisme et la définition du gène

Bien qu'il ait passionné les premiers philosophes de la biologie, en raison de l'influence du positivisme logique, le problème de la réduction de la biologie à la physique-chimie est totalement derrière nous. Un consensus complet existe sur le physicalisme (réductionnisme ontologique), selon lequel tout processus biologique n'est rien d'autre que du physico-chimique. Un quasi consensus existe autour de l'anti-réductionnisme explicatif, *i.e.* l'affirmation selon laquelle on ne peut pas expliquer adéquatement des processus biologiques à l'aide des théories et des termes de la physique-chimie. Ces questions ont ressurgi récemment à l'occasion des débats sur la notion d'émergence<sup>11</sup> appliquée à la biologie (voir

---

niveau du système dans son ensemble (par exemple l'organisme). Un exemple souvent décrit de module est celui des réseaux de gènes, avec leurs systèmes de régulation. Voir par exemple (von Dassow & Munro, 1999).

<sup>11</sup> Pour résumer d'une manière beaucoup trop rapide, et donc inadéquate, le débat sur l'émergence, disons simplement qu'une propriété est dite émergente au niveau d'un système (par exemple un organisme) si elle n'est pas réductible aux propriétés possédées par des constituants de ce système (par exemple les cellules de cet

par exemple Wimsatt, 2007, et, pour une présentation générale, Bedau et Humphreys, 2008 ; sur les notions connexes d'auto-organisation et de complexité, voir Kauffman, 1993) mais sans remettre en cause ce double consensus.

Le véritable enjeu actuellement concerne la possibilité d'un réductionnisme explicatif (théorique) interne à la biologie, en l'occurrence la possibilité d'une réduction de la biologie macromoléculaire à la biologie moléculaire (Rosenberg, 2007). Selon les réductionnistes, toute explication biologique doit être complétée, amendée, précisée par des explications plus fondamentales relevant de la biologie moléculaire. La discussion sur ce réductionnisme s'est concentrée sur la possibilité de réduire la génétique mendélienne à la génétique moléculaire. Le mot *gène*, issu du terme *pangène*, possède une signification lâche en génétique mendélienne : il s'agit simplement d'un facteur d'hérédité. La génétique mendélienne est une théorie de la transmission, elle s'intéresse aux *différences* génétiques, qui sont corrélées à la possession de tel ou tel trait. Avec les découvertes de la biologie moléculaire au 20<sup>e</sup> siècle, et notamment la structure en double hélice de l'ADN en 1953, la question s'est posée de savoir s'il n'était pas possible de réduire la génétique mendélienne à la génétique moléculaire. Pour la génétique moléculaire, qui est une théorie du développement et non une théorie de l'hérédité, le gène est une séquence de nucléotides codant pour la synthèse d'une protéine (Hull, 1974). La question de la réduction de la génétique mendélienne à la génétique moléculaire a impliqué pratiquement tous les premiers philosophes de la biologie. Un relatif consensus existe pour répondre à cette question par la négative, car les processus génétiques sont beaucoup trop complexes pour qu'il soit possible d'identifier un gène mendélien à une séquence particulière continue de nucléotides (voir par exemple Hull, 1974 ; Kitcher, 1984 ; Mayr, 2004. Voir, cependant, Schaffner, 1967 ; Ruse, 1971 ; Rosenberg, 1984, 2007 ; Waters, 1990).

L'une des conséquences les plus bénéfiques de ce débat a été une mise à l'épreuve du terme de « gène » lui-même. Il est apparu que, contrairement à une croyance courante, personne n'était en mesure de répondre avec précision à la question « qu'est-ce qu'un gène ? » (Falk, 2000 ; Keller 2000). S'appuyant notamment sur (Morange, 1994), Griffiths et Stotz (2007) distinguent trois définitions du gène : le gène instrumental (un « facteur mendélien », *i. e.* une variable qui intervient dans la transmission mendélienne d'un trait phénotypique), le gène nominal (faisant référence à des séquences de nucléotides similaires à celles qui étaient étudiées au moment des découvertes de la biologie moléculaire des années 1950-70, comme par exemple *sonic hedgehog*), et le gène moléculaire classique (séquence de nucléotides déterminant la structure de produits biologiques, typiquement les protéines) devenu aujourd'hui le gène post-génomique (l'ensemble complexe d'éléments qui remplissent la fonction que l'on croyait remplie par le gène moléculaire). Ces trois définitions sont toutes opératoires, mais montrent qu'il est devenu indispensable, pour tout biologiste parlant de gène, de dire quelle signification il ou elle attribue à ce terme.

Pour conclure sur ce point, la réduction de la biologie macromoléculaire à la biologie moléculaire est-elle possible ? Si les partisans de cette réduction continuent de mettre l'accent sur l'idée qu'il est nécessaire de compléter les explications macromoléculaires par des explications moléculaires<sup>12</sup>, comme semble le faire de plus en plus Rosenberg (2007), alors, étant donné l'affirmation de plus en plus répétée d'un besoin, pour la biologie contemporaine, d'articuler différents modes d'explication (Lewontin, 2009; Morange, 2009), on peut penser qu'un consensus est en train d'émerger sur cette question.

---

organisme). Sur la distinction entre émergence ontologique et épistémologique, voir par exemple (Wimsatt, 2007).

<sup>12</sup> Ce qui constitue un sens faible de « réduction ».

## Conclusion

Après avoir présenté ce qui me semble être les six questions majeures de la philosophie de la biologie aujourd'hui, je reviens au problème de départ, celui des rapports entre la philosophie de la biologie et la philosophie générale des sciences.

En 1969 paraissaient deux articles fondateurs du domaine, l'un écrit par un philosophe (Hull, 1969), l'autre par un biologiste (Mayr, 1969). Le premier regrettait qu'une philosophie spécifique de la biologie et bien informée des données biologiques n'ait pas encore émergé ; le deuxième affirmait que la « philosophie des sciences » serait plus justement dénommée « philosophie de la physique », et en appelait à un renouvellement de la philosophie des sciences grâce à une prise en compte des merveilleux progrès réalisés dans les sciences du vivant. Le bilan quarante ans plus tard est, me semble-t-il, le suivant : les espoirs de Hull ont été satisfaits, plus encore qu'il ne pouvait alors l'espérer, tandis que ceux de Mayr sont encore loin d'avoir été réalisés.

La philosophie de la biologie, conformément au vœu de Hull, existe aujourd'hui comme domaine philosophique bien structuré et florissant, avec ses journaux, sa société savante, etc., Elle peut même apparaître comme un véritable modèle pour toute philosophie des sciences (ce qui ne veut certainement pas dire le seul modèle) à au moins deux égards. Premièrement, elle a permis des progrès réels, tant du point de vue philosophique que du point de vue scientifique. Deuxièmement, elle se caractérise par une collaboration et un dialogue réels avec les scientifiques, dont le meilleur exemple est que la revue *Biology and Philosophy* non seulement accueille fréquemment des contributions de biologistes, mais est régulièrement citée dans des revues scientifiques. Plusieurs biologistes ont apporté des contributions majeures au domaine de la philosophie de la biologie (Dawkins, Gould, Lewontin, Maynard-Smith, Mayr, notamment). Des philosophes de la biologie ont joué, et jouent aujourd'hui, un rôle important en biologie, ce qui est assez exceptionnel en philosophie des sciences<sup>13</sup>. Plusieurs biologistes l'ont clairement reconnu, par exemple Gould lorsqu'il affirme que des philosophes ont permis une remarquable clarification du débat biologique sur les unités de sélection (Gould, 2002, p. 598). On peut de ce point de vue souligner le contraste entre ce que disait (Hull, 1969, p. 259), à savoir que les philosophes n'avaient alors pas contribué à la biologie, mais qu'ils le pourraient et le devraient, avec ce qu'il montre dans (Hull, 2002), à savoir que cette contribution est devenue réalité.

Parallèlement, cependant, la philosophie de la biologie s'est autonomisée par rapport à la philosophie générale des sciences, en accordant de moins en moins d'importance aux problèmes fondamentaux de cette dernière, souvent considérés comme trop dépendants de ses conditions de développement (positivisme logique, modèle de la physique, etc.), et en posant de plus en plus directement des grands problèmes de philosophie générale (qu'est-ce qu'un individu ? de quelles entités le monde est-il constitué ? quelle est la frontière entre l'homme et l'animal ? peut-on expliquer l'origine de la moralité ? l'être humain est-il libre ou déterminé ? peut-on parler d'une « nature humaine » ?<sup>14</sup>). Ainsi, la philosophie de la biologie, incontestablement un domaine bien structuré, et posant des problèmes philosophiques classiques, n'a pas encore suffisamment donné lieu à un renouvellement de la philosophie générale des sciences, et ne semble donc pas avoir contredit les regrets de (Mayr, 1969).

Il existe de nombreux indices, néanmoins, qu'une nouvelle phase se dessine aujourd'hui, celle, précisément, d'une réélaboration partielle de la philosophie générale des sciences sur la

---

<sup>13</sup> Le physicien Richard Feynman aurait dit, pour sa part, que la philosophie des sciences n'est pas plus utile à la science que l'ornithologie n'est utile aux oiseaux. La philosophie de la biologie démontre clairement qu'il se trompait.

<sup>14</sup> Sur ces dernières questions, très débattues en philosophie de la biologie mais qui, faute de place, n'ont pas pu être abordées ici, voir par exemple Wilson (1975, 1978), Hull (1986), Francis (2003), Ayala (2009) et Ruse (2009a).

base des questionnements et des résultats propres de la philosophie de la biologie (voir par exemple Hull, 1988 ; Godfrey-Smith, 2006 ; Sober, 2008 ; Wimsatt, 2007 ; Rosenberg & McShea, 2008 ; Stotz & Griffiths, 2008). On ne peut attendre qu'impatiemment les résultats de ce renouvellement.

### **Bibliographie commentée :**

- Les manuels les plus utilisés :

\* Sober E. (ed., 1984, 1994, 2006) est le recueil de textes le plus utile pour la philosophie de la biologie de l'évolution. Les trois éditions sont différentes, et toutes utiles.

\* Sterelny & Griffiths (1999) et (Rosenberg & McShea, 2008) sont les meilleures introductions générales à la philosophie de la biologie. Le livre de Rosenberg et McShea, remarquablement clair et bref, est le plus adapté pour une première approche du domaine.

- Le récent (Hull & Ruse, ed., 2007) est un recueil de textes récents, tous originaux. C'est le meilleur moyen d'approfondir ses connaissances en philosophie de la biologie

- En français, lire Duchesneau (1997). Ouvrage très informé, d'un niveau difficile.

- Deux références conseillées du côté de la biologie. Premièrement, bien des philosophes sont venus à la philosophie de la biologie par le meilleur livre de Dawkins (1982). Quoi que l'on puisse penser des thèses de Dawkins, on ne saurait trop recommander la lecture de ce livre. Deuxièmement, le biologiste qui a eu probablement le plus d'influence sur les philosophes de la biologie est Richard Lewontin, dont on lira avec profit (Lewontin, 2000).

### **Références :**

Amundson, R., 2005, *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*, Cambridge, Cambridge University Press.

Arthur, W., 2002, « The emergent conceptual framework of evolutionary developmental biology », *Nature*, 415, p. 757-764.

Ayala, F., 2009, « What the Biological Sciences Can and Cannot Contribute to Ethics », in Ayala, F. & Arp, R. (eds.).

Ayala, F. & Arp, R. (eds.), 2009, *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Oxford, Wiley-Blackwell.

Barberousse, A., Morange, M. & Pradeu, T. (2009), *Mapping the Future of Biology. Evolving Concepts and Theories*, Boston Studies in the Philosophy and History of Science, 266, Dordrecht, Springer.

Bechtel, W., 2005, *Discovering Cell Mechanisms*, Cambridge, Cambridge University Press.

Bedau, M. & Humphreys, P., 2008, *Emergence: Contemporary Readings in Philosophy and Science*, Cambridge, MA, MIT Press.

Brandon, R., 1978, « Adaptation and Evolutionary Theory », *Studies in the History and Philosophy of Science*, 9, p. 181-206.

Brandon, R., 1988, « The Levels of Selection: A Hierarchy of Interactors », in H. Plotkin, ed., *The Role of Behavior in Evolution*, Cambridge, MA, MIT Press, p. 51-71.

Brandon, R., 1990, *Adaptation and environment*, Cambridge, Cambridge University Press.

Brandon, R. & Burian, R. (eds), 1984, *Genes, Organisms and Populations. Controversies Over the Units of Selection*, Cambridge, MA, MIT Press.

Burian, R., 1983, « Adaptation », in M. Greene, ed., *Dimensions of Darwinism*, New York & Cambridge, Cambridge University Press, p. 287-314.

Buss, L., 1987, *The Evolution of individuality*, Princeton, Princeton University Press.

- Byron, J. M., 2007, « Whence Philosophy of Biology ? », *British Journal for the Philosophy of Science*, 58(3), p. 409-422.
- Craver, C., 2007, *Explaining the Brain : Mechanisms and the Mosaic Unity of Neuroscience*, Oxford, Oxford University Press.
- Cummins, R., 1975, « Functional Analysis », *The Journal of Philosophy*, 72, p. 741-764. Repris in Sober, E., ed., 1994.
- Darwin, C., 1859, *L'Origine des espèces*, Paris, GF, 1992.
- Dassow (von), G. & Munro, E., 1999, « Modularity in Animal Development and Evolution : Elements of a Conceptual Framework for EvoDevo », *Journal of Experimental Zoology B (Mol Dev Evol)*, 285, p. 307-325.
- Dawkins, R., 1976, *The Selfish Gene*, Oxford, Oxford University Press. Traduction française *Le Gène égoïste*, Paris, Odile Jacob Poche, 2003.
- Dawkins, R., 1982, *The Extended Phenotype*, Oxford, Oxford University Press.
- Dawkins, R., 1986, *The Blind Watchmaker*, New York, Norton. Traduction française *L'Horloger aveugle*, Paris, Robert Laffont, 1999.
- Dennett, D., 1995, *Darwin's Dangerous Idea*, New York, Simon and Schuster. Traduction française *Darwin est-il dangereux ?*, Paris, Odile Jacob, 2000.
- Duchesneau, F., 1997, *Philosophie de la biologie*, Paris, PUF.
- Eldredge, N., 1984, « Large-scale biological entities and the evolutionary process », *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association 1984*, vol. 2, p. 551-566.
- Falk, R., 2000, « The gene : A concept in tension », in Beurton, P., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.), *The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 317-348.
- Fisher, R.A., 1930, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford, Clarendon Press.
- Forber, P., 2009, « Introduction : A primer on adaptationism », *Biology and Philosophy*, 24(2), p. 155-159.
- Francis, R., 2003, *Why Men Won't Ask for Directions: The Seductions of Sociobiology*, Princeton, Princeton University Press.
- Gayon, J., 1992, *Darwin et l'après-Darwin. Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*, Paris, Kimé.
- Gayon, J., 1993, « La biologie entre loi et histoire », *Philosophie*, 38, p. 30-57.
- Gayon, J., 1998, *Darwinism's Struggle for Survival : Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, traduction par Matthew Cobb de (Gayon, 1992), avec une nouvelle préface, Cambridge, Cambridge University Press.
- Gayon, J., 2006, « Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction ? Perspective philosophique », *Comptes Rendus Palevol.*, 5, p. 479-487.
- Ghiselin, M., 1974, « A Radical Solution to the Species Problem », *Systematic Zoology*, 23, p. 536-44.
- Ghiselin, M., 1983, « Lloyd Morgan's Canon in Evolutionary Context », *Behavioral and Brain Sciences*, 6, p. 362-363.
- Gilbert, S.F., 2001, « Ecological developmental biology : developmental biology meets the real world », *Developmental Biology*, 233, p. 1-12.
- Gilbert, S.F., 2002, « The genome in its ecological context », *Annals of the New York Academy of Science*, 981, p. 202-218.
- Gilbert, S.F., 2006, « The Generation of Novelty : The Province of Developmental Biology », *Biological Theory*, 1(2), p. 209-212.
- Gilbert, S.F. & Epel, D., 2009, *Ecological Developmental Biology*, Sunderland, MA, Sinauer Associates, Inc. Publishers.

- Gilbert, S.F., Opitz, J.M. & Raff, R. A., 1996, « Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology », *Developmental Biology*, 173, p. 357-372.
- Gilbert, W., 1992, « Vision of the grail », in D. J. Kevles and L. Hood (eds.) *The Code of Codes*, Cambridge, MA, Harvard University Press, p. 83-97.
- Godfrey-Smith, P., 1993, « Functions : Consensus without unity », *Pacific Philosophical Quarterly*, 74, p. 196-208. Repris dans Hull, D. & Ruse, M., eds., 1998, p. 280-292.
- Godfrey-Smith, P., 2000, « The Replicator in Retrospect », *Biology and Philosophy*, 15, p. 403-423.
- Godfrey-Smith, P., 2001, « Three kinds of adaptationism », in Orzack, S. & Sober, E., eds., 2001, *Adaptationism and Optimality*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Godfrey-Smith, P., 2004, « Genes do not Encode Information for Phenotypic Traits », in Hitchcock, C., ed., *Contemporary Debates in Philosophy of Science*, Malden, Blackwell, p. 275-289.
- Godfrey-Smith, P., 2006, « The strategy of model-based science », *Biology and Philosophy*, 21, p. 725-740.
- Godfrey-Smith, P., 2007, « Conditions for evolution by natural selection », *The Journal of Philosophy*, 104, p. 489-516.
- Godfrey-Smith, P., 2008, « Varieties of Population Structure and the Levels of Selection », *British Journal for the Philosophy of Science*, 59, p. 25-50.
- Godfrey-Smith, P., 2009, *Darwinian Populations and Natural Selection*, Oxford, Oxford University Press.
- Godfrey-Smith, P. & Sterelny, K., 2007, « Biological Information », *Stanford Encyclopedia of Philosophy* (en ligne).
- Gould, S. J., 1977, *Ontogeny and Phylogeny*, Cambridge, MA, Belknap Press.
- Gould, S. J., 1980, *The Panda's Thumb*, New York, Norton, traduction française *Le Pouce du Panda*, Paris, Grasset, 1982.
- Gould, S. J., 2002, *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge, MA, Harvard University Press. Traduction française *La Structure de la théorie de l'évolution*, Paris, Gallimard, 2006.
- Gould, S. J. & Lewontin, R., 1979, « The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm : A Critique of the Adaptationist Programme », *Proceedings of the Royal Society of London B* 205, p. 581-98. Repris in Sober, E., ed., 2006.
- Gould, S. J. & Lloyd, E., 1999, « Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism? », *PNAS USA* 96(21), p. 11904-11909.
- Grafen, A. & Ridley, M. (eds.), 2006, *Richard Dawkins: how a scientist changed the way we think*, Oxford, Oxford University Press.
- Griffiths, P., 2001, « Genetic Information: A Metaphor In Search of a Theory », *Philosophy of Science*, 68(3), p. 394-412.
- Griffiths, P., 2006, « Function, Homology and Character Individuation », *Philosophy of Science*, 73(1), p. 1-25.
- Griffiths, P., 2007, « The Phenomena of Homology », *Biology and Philosophy*, 22(5), p. 643-658.
- Griffiths, P. & Gray, R., 1994, « Developmental Systems and Evolutionary Explanation », *Journal of Philosophy*, 91, p. 277-304. Repris in Hull, D. & Ruse, M. (eds.), 1998.
- Griffiths, P. & Gray, R., 2004, « The Developmental Systems Perspective : Organism-environment systems as units of development and evolution », in Pigliucci, M. & Preston, K. (eds.), *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*, Oxford & New York, Oxford University Press, p. 409-430.
- Griffiths, P. & Stotz, K., 2007, « Gene », in Hull, D. & Ruse, M. (eds.)
- Hall, B. K., 1992, *Evolutionary Developmental Biology*, New York, Chapman and Hall.

- Hamburger, V., 1980, « Embryology and the Modern Synthesis in Evolutionary Theory », in Mayr, E. & Provine, W. B., eds., p. 97-112.
- Hempel, C. G. (1965), *Aspects of Scientific Explanation*, New York, The Free Press.
- Hull, D., 1969, « What philosophy of biology is not », *Journal of the History of Biology*, 2(1), p. 241-268.
- Hull, D., 1974, *Philosophy of Biological Science*, Englewood Cliffs, N.J., Prentice-Hall.
- Hull, D., 1976, « Are Species Really Individuals ? », *Systematic Zoology*, 25, p. 174-191.
- Hull, D., 1977, « A Logical Empiricist Looks at Biology », *The British Journal for the Philosophy of Science*, 28(2), p. 181-189.
- Hull, D., 1978, « A Matter of Individuality », *Philosophy of Science*, 45, p. 335-60. Repris in Sober, E., ed. 2006, p. 363-386.
- Hull, D., 1980, « Individuality and Selection », *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, p. 11-332.
- Hull, D., 1981, « Units of Evolution : A Metaphysical Essay », in Jensen, U.J. & Harré, R. eds., *The Philosophy of Evolution*, Brighton, England, The Harvester Press, p. 23-44. Repris dans Brandon, R.N. & Burian, R.M., eds., 1984, p. 142-160.
- Hull, D., 1986, « On Human Nature », *Proceedings of the Philosophy of Science Association*, ii, p. 3-13. Repris in Hull, D. & Ruse, M., eds., 1998, p. 383-397.
- Hull, D., 1988, *Science as a Process : An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*, Chicago, Chicago University Press.
- Hull, D., 1989a, *The Metaphysics of Evolution*, Albany, State University of New York Press.
- Hull, D., 1989b, « A Function for Actual Examples in Philosophy of Science », in Ruse, M. (ed.) *What the Philosophy of Biology Is : Essays dedicated to David Hull*, Dordrecht, Holland, Kluwer Academic Publishing, p. 313-324. Repris dans Hull, D., *Science and Selection : Essays on Biological Evolution and the Philosophy of Science*, Cambridge, Cambridge University Press, 2001.
- Hull, D., 2002, « Recent philosophy of biology : A review », *Acta Biotheoretica*, 50, 117-128.
- Hull, D. & Ruse, M., eds., 1998, *The Philosophy of Biology*, Oxford, Oxford University Press.
- Hull, D. & Ruse, M., eds., 2007, *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Jacob, F., 1970, *La Logique du vivant. Une histoire de l'hérédité*, Paris, Gallimard.
- Kauffman, S., 1993, *The Origins of Order : Self-Organization and Selection in Evolution*, Oxford, Oxford University Press.
- Kimura, M., 1983, *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Kitcher, P. S., « 1953 and all That. A Tale of Two Sciences », *Philosophy of Science*, 93(3), p. 335-373.
- Kitcher, P. S., 1993, « Function and Design », *Midwest Studies in Philosophy*, 18(1), p. 379-397. Repris dans Ruse, M. & Hull, D., eds., 1998, p. 258-279.
- Laubichler, M., 2007, « Evolutionary Developmental Biology », in Hull, D. & Ruse, M. (eds.), p. 342-360.
- Laubichler, M. & Maienschein, J., 2007, *From Embryology to Evo-Devo*, Cambridge, MA, MIT Press.
- Laland, K., Odling-Smee, J. & Gilbert, S. F., 2008, « EvoDevo and Niche Construction: Building Bridges », *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 310(B), p. 1-18.
- Levins, R. & Lewontin, R., 1985, *The Dialectical Biologist*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Lewens, T., 2007, « Adaptation », in D. Hull and M. Ruse (eds.), p. 1-21.
- Lewens, T., 2009, « Seven kinds of adaptationism », *Biology and Philosophy* 24(2), p. 161-182.

- Lewontin, R., 1970, « Units of selection », *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, p. 1-18.
- Lewontin, R., 1978, « Adaptation », *Scientific American*, 239(9), p. 156-169. Repris dans une version légèrement différente dans Levins, R. & Lewontin, R., 1985, p. 65-84.
- Lewontin, R., 1983, « The Organism as the Subject and Object of Evolution », *Scientia*, 118, p. 63-82. Repris in Levins, R. & Lewontin, R., *The Dialectical Biologist*, 1985, p. 86-106.
- Lewontin, R., 2000, *The Triple Helix*, Cambridge, MA, Harvard University Press. Traduction française *La Triple hélice*, Paris, Seuil, 2003.
- Lewontin, R., 2009, « Carving Nature at its Joints », in Barberousse, A., Morange, M. & Pradeu, T. (eds.)
- Lloyd, E., 1993, *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*, Princeton University Press, 1<sup>ère</sup> éd. 1988.
- Lloyd, E., 2005, « Why the Gene will not return », *Philosophy of Science*, 72, p. 287-310.
- Lloyd, E., 2007, « Units and Levels of Selection », in Hull, D. & Ruse, M. (eds.), p. 44-65.
- Machamer, P., Darden, L., Craver, C., 2000, « Thinking about mechanisms », *Philosophy of Science*, 67(1), p. 1-25.
- Maynard-Smith, J., 1969, « The status of neo-Darwinism », in Waddington, C. H., ed. *Towards a Theoretical Biology*, Edinburgh, Edinburgh University Press.
- Maynard-Smith, J., 1976, « Group Selection », *Quarterly Review of Biology*, 51, p. 277-283.
- Maynard-Smith, J., 1987, « How to model evolution », in Dupré, J., ed., *The Latest on the Best : Essays on Evolution and Optimality*, Cambridge, MA, MIT Press, p. 119-131.
- Maynard Smith, J., 2000, « The Concept of Information in Biology », *Philosophy of Science*, 67, p. 177-194.
- Maynard-Smith, J. & Szathmary, E., 1995, *The Major Transitions in Evolution*, Oxford & New York, W. H. Freeman Spektrum.
- Mayr, E., 1961, « Cause and effect in biology », *Science*, 134, p. 1501-1506.
- Mayr, E., 1963, *Animal Species and Evolution*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Mayr, E., 1982, *The Growth of biological thought*, Cambridge, MA, Harvard University Press. Traduction française *Histoire de la biologie*, Paris, Fayard, 1989.
- Mayr, E., 2004, *What Makes Biology Unique*, Cambridge, Cambridge University Press. Traduction française *Après Darwin. La biologie, une science pas comme les autres*, Paris, Dunod, 2006.
- Mayr, E. & Provine, W. B., eds., 1980, *The Evolutionary Synthesis*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Michod, R., 1999, *Darwinian Dynamics : Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*, Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Mills, S. & Beatty, J., 1979, « The propensity interpretation of fitness », *Philosophy of Science*, 46, p. 263-286.
- Monod, J., 1970, *Le Hasard et la nécessité*, Paris, Seuil.
- Morange, M., 1994, *Histoire de la biologie moléculaire*, Paris, La Découverte.
- Morange, M., 1998, *La Part des gènes*, Paris, Odile Jacob.
- Morange, M., 2009, « Articulating Different Modes of Explanation : The Present Boundary in Biological Research », in Barberousse, A., Morange, M. & Pradeu, T. (eds.)
- Müller, G.B., 2007, « Evo-devo : extending the evolutionary synthesis », *Nature Reviews in Genetics*, 8, p. 943-949.
- Nagel, E., 1961, *The Structure of Science*, New York, Harcourt Brace.
- Neander, K., 1991, « The Teleological Notion of Function », *Australian Journal of Philosophy*, 69, p. 454-468.
- Odling-Smee, J., Laland, K. & Feldman, M., 2003, *Niche Construction. The Neglected Process in Evolution*, Princeton, Princeton University Press.

- Odling-Smee, J., 2009, « Niche Construction in Evolution, Ecosystems and Developmental Biology », in Barberousse, A., Morange, M. & Pradeu, T. (eds.)
- Okasha, S., 2006, *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford, Oxford University Press.
- Oyama, S., 2000, *The Ontogeny of Information*, Durham, N.C., Duke University Press, 1<sup>ère</sup> éd. 1985.
- Oyama, S., 2009, « Compromising Positions : The Minding of Matter », in Barberousse, A., Morange, M. & Pradeu, T. (eds.), p. 27-45.
- Oyama, S., Griffiths, P. & Gray, R., eds., 2001, *Cycles of Contingency*, Cambridge, MA, MIT Press.
- Paley, W., 1802, *Natural Theology – or Evidence of the Existence and Attributes of the Deity Collected from the Appearances of Nature*. 2<sup>e</sup> ed. (1827), Oxford, J. Vincent.
- Pennisi, E., 2008, « Modernizing the Modern Synthesis », *Science*, 321, p. 196-197.
- Raff, R. A. & Raff, E. C., eds., 1987, *Development as an Evolutionary Process*, New York, Alan R. Liss. Inc.
- Raff, R., 1996, *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*, Chicago, University of Chicago Press.
- Reeve, H. K. & Sherman, P. W., 1993, « Adaptation and the goals of evolutionary research », *Quarterly Review of Biology*, 68, p. 1-32.
- Rosenberg, A., 1985, *The Structure of Biological Science*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Rosenberg, A., 1997, « Reductionism Redux : Computing the Embryo », *Biology and Philosophy*, 12, p. 445-470.
- Rosenberg, A., 2007, « Reductionism (and Antireductionism) in Biology », in Hull, D. & Ruse, M. (eds.), p. 120-138.
- Rosenberg, A. & McShea, D. W., 2008, *Philosophy of Biology. A Contemporary Introduction*, New York, Routledge.
- Ruse, M., 1971, « Reduction, Replacement, and Molecular Biology », *Dialectica*, 25, p. 38-72.
- Ruse, M., 1973, *The Philosophy of Biology*, London, Hutchinson University Press.
- Ruse, M., 2006a, « Forty Years a Philosopher of Biology : Why EvoDevo Makes Me Still Excited About My Subject », *Biological Theory*, 1(1), p. 35-37.
- Ruse, M., 2006b, « Bare-Knuckle Fighting : EvoDevo versus Natural Selection », *Biological Theory*, 1(4), p. 402-403.
- Ruse, M., 2009a, « The Biological Sciences Can Act as a Ground for Ethics », in Ayala, F. & Arp, R. (eds.).
- Ruse, M., 2009b, « Self-Organization and Complexity in Evolutionary Theory, or, in this Life the Bread Always Falls Jammy Side Down », in Barberousse, A., Morange, M. & Pradeu, T. (eds.)
- Sarkar, S., 1996, « Decoding ‘Coding’ — Information and DNA », *BioScience*, 46, p. 857-864.
- Sarkar, S., 2004, « Genes encode information for phenotypic traits », in Hitchcock, C. (ed.) *Contemporary Debates in Philosophy of Science*, Malden, Blackwell, pp. 259-274.
- Schaffner, K., 1967, « Approaches to reduction », *Philosophy of Science*, 34, p. 137-147.
- Smart, J. J. C., 1963, *Philosophy and Scientific Realism*, London, Routledge & Kegan Paul, & New York, Humanities Press.
- Sober, E., 1984, *The Nature of selection. Evolutionary Theory in Philosophical Focus*, Cambridge, MA, MIT Press, 2<sup>e</sup> éd., Chicago, University of Chicago Press, 1993.
- Sober, E., 1993, *Philosophy of biology*, Boulder, Westview Press, 2<sup>e</sup> éd., 2000.
- Sober, E., 1994, *From a Biological Point of View – Essays in Evolutionary Philosophy*, Cambridge, Cambridge University Press.

- Sober, E., 2008, *Evidence and Evolution : The Logic Behind the Science*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Sober, E. (ed.), *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, Cambridge, MA, MIT Press, 1984, 1994, 2006.
- Sterelny, K., 1995, « Understanding Life : Recent Work in Philosophy of Biology », *The British Journal for the Philosophy of Science*, 46(2), p. 155-183.
- Sterelny, K., 2001, « Niche construction, developmental systems, and the extended replicator », in Oyama, S., Griffiths, P. E. & Gray, R. D., eds., *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, Cambridge, MA, MIT Press.
- Sterelny, K., 2009, « Novelty, Plasticity and Niche Construction : The Influence of Phenotypic Variation on Evolution », in Barberousse, A., Morange, M. & Pradeu, T., (eds.), p. 93-109.
- Sterelny, K. & Griffiths, P., 1999, *Sex and Death. An Introduction to the Philosophy of Biology*, Chicago, Chicago University Press.
- Sterelny, K. & Kitcher, P., 1988, « The Return of The Gene », *The Journal of Philosophy*, 85, p. 339-60. Repris in Hull, D. & Ruse, M., eds. 1998, p. 153-175.
- Stotz, K. & Griffiths, P., 2008, « Biohumanities: Rethinking the relationship between biosciences, philosophy and history of science, and society », *Quarterly review of Biology*, 83(1), p. 37-45.
- Suppe, F. (ed.), 1977 [1974], *The Structure of Scientific Theories*, 2<sup>e</sup> éd., Urbana, University of Illinois Press.
- Waddington, C. H., 1940, *Organisers and Genes*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Waters, C. K., 1990, « Why the Antireductionist Consensus Won't Survive the Case of Classical Mendelian Genetics », in Fine, A., Forbes, M. & Wessells, L. (eds.), *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, vol. 1 : Contributed Papers, p. 125-139. Repris in Sober, E. (ed.), 2006, p. 283-300.
- Waters, C. K., 2007, « Molecular Genetics », *Stanford Encyclopedia of Philosophy* (en ligne).
- West-Eberhard, M. J., 2003, *Phenotypic Plasticity and Evolution*, Oxford, Oxford University Press.
- Williams, G. C., 1966, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton, Princeton University Press.
- Williams, G. C., 1992, *Natural Selection : Domains, Levels, and Challenges*, Oxford, Oxford University Press.
- Williams, M. B., 1970, « Deducing the consequences of evolution : A mathematical model », *Journal of Theoretical Biology*, 29, p. 343-385.
- Williams, M. B., 1981, « Similarities and differences between evolutionary theory and the theories of physics », *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* (1980), Volume Two: Symposia and Invited Papers, p. 385-396.
- Wilson, E. O., 1975, *Sociobiology, the new synthesis*, Cambridge, Belknap Press.
- Wilson, E. O., 1978, *On Human Nature*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Wimsatt, W., 2007, *Re-Engineering Philosophy for Limited Beings*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Wright, L., 1973, « Functions », *Philosophical Review*, 82(2), p. 139-168. Repris in Sober, E., ed., 1994, p. 27-47.
- Wright, S., 1980, « Genic and organismic evolution », *Evolution*, 34, p. 825-843.
- Wynne-Edwards, V. C., 1962, *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*, Edinburgh, Oliver & Boyd.