Notions d'optimalité et morphogenèse

Franck Varenne

▶ **To cite this version:**

Franck Varenne. Notions d'optimalité et morphogenèse : Quelques avatars du recours à l'optimalité dans les modélisations de la morphogenèse : le cas des plantes au 20ème siècle.. 2005. hal-00432265

HAL Id: hal-00432265
https://hal.science/hal-00432265

Preprint submitted on 15 Nov 2009

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

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

NOTION D'OPTIMALITE ET MORPHOGENESE (BERDER 2005)

Quelques avatars du recours à l'optimalité dans les modélisations de la morphogenèse : le cas des plantes supérieures au 20ème siècle.

Franck Varenne – Lycée Militaire de Saint-Cyr / LARHRA UMR-CNRS 5190
fvarenne@wanadoo.fr

RESUME :

Le recours à des modèles d'optimalité dans l'étude de la morphogenèse des plantes est fréquent mais il rencontre périodiquement la complexité de l'objet biologique plante. Pourtant, il reste récurrent. Quel sens épistémologique doit-on donner à cette persistance ? A partir de quelques échantillons de l'histoire des formalisations de la morphogenèse des plantes au cours du 20ème siècle, nous essayons de :

1) voir dans des contextes différents comment la recherche d'une formulation ou d'un calcul menant à une forme optimale est légitimée,
2) tâcher d'en tirer quelques enseignements sur la fonction de ce recours à l'optimalité,

Ainsi, nous proposons l'idée que la notion d'optimalité est souvent fortement liée à l'essai réitéré d'une compréhension unitaire, c'est-à-dire à l'effort d'une monoformalisation faisant suite à des pluriformalisations fidèles comme à des modélisations opérationnelles. Ces modélisations fidèles sont trop fragmentées dans leurs formalismes pour prêter à une compréhension ou à une manipulation. Avec les modèles d'optimalité, il s'agirait en même temps de regagner un « sens » biologique qui a peut-être été conservé à une échelle, mais qui a été entre-temps perdu à une autre.

INTRODUCTION :

Problème : Dans l'histoire récente des modèles de morphogenèse, on constate une persistance de la recherche d'« optimalités » sous différents avatars. Le postulat d'optimalité, trace d'un finalisme méthodologique sans doute inévitable en biologie, y est souvent théorique et simplificateur au premier abord. Ainsi, il cède régulièrement la place à des modélisations plus complexes et plus réalistes dans le détail. Cette relégation cyclique des modèles d'optimalité se produit souvent face à un progrès dans les formalismes, dans l'instrumentation, dans l'expérimentation. Mais, de manière assez paradoxale, le recours à la notion d'« optimalité » ne disparaît pas pour autant. Un fragment d'histoire des modélisations au cours du 20ème siècle nous enseigne ainsi que c'est une idée régulatrice persistante. Elle ne disparaît pas, mais se transforme en se subtilisant[1]. Il y a donc une tendance de fond, constante, derrière ces appels variés et renouvelés à l'optimalité.

En conséquence, nous ferons ici l'hypothèse que ces appels récurrents à des modèles d'optimalité remplissent une fonction relativement stable au-delà des formes variées qu'ils peuvent prendre. D'où notre question centrale : **quelle est la nature de cette fonction scientifique ? C'est-à-dire : quel est le statut épistémique de la notion d'optimalité qui lui est associée ?** Le postulat selon lequel il y aurait des « optimalités » dans les phénomènes vivants ne renvoie-t-il qu'au reflux d'une « idéologie » au sens d'Althusser (1974) et qui serait rémanente dans ces sciences encore faiblement théorisées que sont les sciences du vivant ou, encore, manifeste-t-il cette tendance persistante en biologie à produire de la « science prématurée » au sens de Canguilhem (1977) ? En quel cas, la fonction de ces appels à l'optimalité serait essentiellement négative[2] : celle d'un frein au réel progrès de la connaissance. Afin de proposer un complément à cette lecture déjà ancienne, nous aimerions montrer que l'appel récurrent aux modèles d'optimalité ne relève pas tant (ou pas exclusivement) d'une idéologie de réaction à l'œuvre dans les sciences du vivant, mais qu'il est peut-être le signe positif d'un **vrai travail de la biologie sur ses formalisations**, comme la physique sut s'y livrer en son temps.

On le sait : la physique a finalement interprété la magie téléologique de ses principes d'extremums comme la formulation en termes purement mathématiques d'un principe d'invariance[3]. La physique a donc rendu plus neutres, d'un point de vue métaphysique, ses propres recours aux optimisations dans le calcul et les a rendu ainsi plus recevables. Ainsi Suzanne Bachelard, en restituant cette histoire, décrit-elle le passage d'une « téléologie métaphysique » (Maupertuis) à une « téléologie positiviste » (Lagrange) puis à une « téléologie

[1] Voir notre travail de thèse : [Varenne, F., 2004].
[2] Bien que Canguilhem n'ait pas été aussi catégorique en ce sens.
[3] Voir le récit circonstancié de [Lanczos, S., 1949, 1970]. Voir également [Bachelard, S., 1958], pp. 100*sqq*.

du calcul » (Cartan)[4] où l'instrument de calcul (le symbole algébrique) se met « à penser tout seul », indépendamment de toute référence à un substrat intuitif réputé jusque là opaque à la pensée mathématique. C'est l'accroissement de cette transparence mathématique du monde physique liée à la forte théorisation de la physique au début du 20ème siècle et l'indépendance corrélative de ces mathématisations à l'égard de tout repère d'espace et de temps et donc à l'égard de toute expérience vécue, qui, en physique, libère le principe d'optimalité de toute référence anthropomorphique, métaphysique ou théologique[5].

Or, si, comme nous le croyons, le recours à l'optimalité n'est pas seulement idéologique en biologie, ses formalisations peuvent-elles pour autant s'abstraire du substrat et être aussi indépendantes de la référence intuitive qu'en physique théorique[6] ? Cela paraît peu probable dans l'immédiat. Comme on le voit, derrière cette question entre en jeu celle, plus massive, de la possibilité même d'une biologie théorique et mathématisée. En ce qui concerne le recours à l'optimalité, en tout cas, nous semblons donc placé devant une alternative stricte : idéologie *OU* première étape d'une théorisation mathématique de la biologie… Au moyen d'une enquête historique, nous tâcherons de soulever de nouveau ici cette vaste question pour la livrer aux auditeurs de cet exposé. Pour notre part, nous suggérerons l'idée que le recours persistant à l'optimalité dans le cas des modèles de morphogenèse végétale ne nous oblige pas à ce choix étroit et qu'une autre interprétation reste possible.

Trois interprétations contemporaines des principes d'optimalité en philosophie de la mécanique

Il nous semble qu'il y a au moins trois positions philosophiques et ontologiques distinctes au sujet des principes d'*extrema* (ou principes variationnels) en mécanique à partir des années 1940-1950 : - 1) soit, comme Mach, on reste (schématiquement) positiviste et on ne conçoit le principe du travail virtuel que comme une reformulation mathématique des lois de Newton : l'avancée n'est donc conçue ici que comme strictement interne au **langage et aux techniques formelles** d'expression de la théorie ; ici, les « soi-disant » principes d'extremum ne servent qu'à reformuler de manière tautologique mais plus « commode » les invariants mathématiques ; - 2) soit, dans un cadre néo-rationaliste, on réhabilite une pensée a aprioriste, rationaliste, théorétique et fondée sur **la foi restaurée en une unité « cosmique »** (C. Lanczos) **des principes** en arguant du fait qu'on ne peut plus être pour autant taxé de physicaliste grossier du fait même de l'abstraction nouvelle des principes unitaires (exemple : Einstein) : ce mathématisme nouveau conserve mais subtilise le physicalisme et le mécanicisme unitaires d'antan ; - 3) soit, dans un cadre néo-rationaliste, mathématiste mais dialecticiste (post-hégélien *via* K. Marx, F. Engels, G. Bachelard, L. Althusser), on considère que l'on est en présence d'une sorte d'efficacité, de **travail du langage en tant que tel** : le langage mathématique n'est pas pur reflet mais **il travaille ce qu'il représente en en modifiant les représentations**. Le langage mathématique est une représentation vivante sans conscience particulière pour se la représenter. Mais il **révèle** les invariants restés non manifestés dans les formulations précédentes, ces dernières étant encore polluées par l'expérience immédiate, non médiatisée, de l'intuition sensible (idéaliste). Incarnant l'Esprit ou la conscience (impersonnelle) à l'œuvre au cœur de la représentation de la matière physique, il est l'élément privilégié des **dialectiques idéalo-matérielles** auxquelles les progrès de la science sont censés avoir inévitablement conduit la science contemporaine (voir également J. Cavaillès, S. Bachelard). D'où un mathématisme dialectique dans l'épistémologie (spécifiquement française) des formalisations qui peut se présenter comme une épistémologie pratique, « orienté-concret » et non plus théorétique (ce qui serait idéaliste), cela même si ce dialecticisme, comme les positivismes, reste fasciné par le langage mathématique et son pouvoir propre. Dans cette perspective, c'est l'idée de **« langage qui pense tout seul »** (héritée de Leibniz) qui indique la différence d'avec le positivisme anglo-saxon : le dialecticiste pense l'évolution de la mathématisation de la physique en termes (quasi-religieux mais sans plus de Dieu transcendant ; seule la Raison « vivante » et ses figures sont divinisées) de **révélation** immanente au langage, alors que le positiviste l'interprète en termes de **commodité pragmatique**. Ce pragmatisme est en fait conditionné par des valeurs humaines et anthropocentristes (ou capitalistes selon Althusser ou Badiou (années 1970)). Ces valeurs ont la particularité d'être extérieures à la science, ce qui en fait justement des conditionnements idéologiques typiques, selon les dialecticistes français.

[4] [Bachelard, S., 1958], p. 101.

[5] Certains auteurs (dont Cornelius Lanczos) considèrent ainsi que la Théorie de la relativité générale met en échec l'approche couramment positiviste du 19ème siècle (dont celle d'Ernst Mach) selon laquelle les théories de la mécanique sont des résumés économiques et pratiques d'observations et d'expériences.

[6] Voir l'encadré.

Méthode et plan : Pour lever un coin du voile, nous proposons une approche des sciences de type « histoire épistémologique ». Sans nous livrer à une restitution historique très fine, nous jetterons quelques coups de projecteur sur un cas de métamorphose, reflux et subtilisation du principe d'optimalité dans les sciences du vivant : le cas des modèles mathématiques de la morphogenèse des plantes supérieures. Retenons que l'on peut, dans ce domaine, discerner au moins deux grandes périodes (brossées ici à gros traits[7]) et qui s'étendent du début des années 1910 aux années les plus contemporaines :

I– Du physicalisme au mathématisme

II– Logicisme, constructivisme et simulation informatique

En rappelant quelques enjeux techniques et épistémologiques de chacune de ces périodes, nous essaierons de voir si une autre interprétation du rôle épistémique du recours à l'optimalité peut se révéler dans ce cas précis des plantes.

I- DU PHYSICALISME AU MATHEMATISME

Au début du 20ème siècle, la recherche de principes d'optimalité en morphogenèse du vivant nous semble relever d'une double tendance ; 1) tout d'abord une tendance traditionnelle (d'origine antique mais vraiment explicite depuis le 18ème siècle) à refuser les explications vitalistes grâce à cette nouvelle réduction, « intelligente » (« *purposeful* »), aux phénomènes physiques que permet le recours aux principes mécanistes et analytiques d'optimalité ; 2) ensuite une tendance, plus récente et inédite, à refuser les nouvelles explications de la morphogenèse par la théorie de l'évolution et donc par le seul aléa censé y avoir œuvré au cours de la phylogenèse.

1- Le « principe mécanique du travail minimal » (1917, 1942) chez D'Arcy-Thompson :

L'approche délibérément éthérée, spéculative, voire pythagoricienne[8], de d'Arcy Thompson (1860-1948) a souvent été conçue comme une curiosité parce que s'inscrivant nettement en déphasage avec les travaux plus physiologiques et surtout plus statistiques de son temps[9]. D'Arcy Thompson est ainsi connu pour avoir rappelé, contre la vision qu'il jugeait en son temps trop exclusivement axée sur l'explication « facile »[10] par la sélection naturelle, la pertinence d'une approche physico-mathématique dans les problèmes de morphogenèse. Pour ces questions-là en effet, le problème nouveau que pose la théorie de l'évolution n'est pas tant le hasard qu'elle introduit mais le fait qu'elle supprime en même temps l'idée d'**une cause**

[7] Pour un travail plus fin, je me permets de renvoyer à ma thèse [Varenne, F., 2004].

[8] « Ce ne sont pas seulement les mouvements des hôtes de la voûte céleste qui doivent être déterminés par l'observation, et élucidés par la voie des mathématiques, mais également tout ce qui peut s'exprimer par des nombres et être défini par une loi naturelle. C'est l'enseignement de Platon et de Pythagore, le message de la sagesse grecque à l'humanité. Ainsi, le vivant et l'inanimé, nous les occupants de ce monde, et ce monde que nous occupons, [passage en grec traduit ainsi : *et certes toutes les choses inconnues*], sommes tous soumis aux lois physiques et mathématiques », [Thompson, d'Arcy (Sir), 1917, 1961, 1994], p. 320.

[9] Voir par exemple la préface de 1961 au livre de d'Arcy Thompson écrite par Stephen Jay Gould en 1961, [Thompson, d'Arcy (Sir), 1917, 1961, 1994], p. 8.

[10] En pastichant et en recombinant des morceaux de phrase qu'il reprend explicitement à un passage de Francis Bacon et dans lequel ce dernier fustigeait l'excès du recours aux causes finales aux dépens des « causes physiques », d'Arcy Thompson écrit pour sa part : « Aussi longtemps que resteront ancrés des concepts tels que celui de 'variation accidentelle' et de 'survie des mieux adaptés' et que ces hypothèses de base contenteront les philosophes de la biologie, ces 'causes satisfaisantes et trompeuses' empêcheront 'une quête rigoureuse et assidue […] faisant le plus grand tort aux découvertes futures' », [Thompson, d'Arcy (Sir), 1917, 1961, 1994], p. 33. On trouve ailleurs d'autres pages visant également l'hégémonie de la théorie de l'évolution. L'argument principal de d'Arcy Thompson consiste à dire qu'il faudra bien un jour ou l'autre que le biologiste se penche sur les causes *actuelles* et *anhistoriques* de la mise en forme des vivants. En toute rigueur, on ne devrait pas prendre en compte l'historicité de ses formes, même si elle existe. Elle n'est pas déterminante : « le ptérodactyle ne volait pas moins bien que l'albatros », *ibid.*, pp. 207-208.

actuellement agissante dans la matière vivante et qu'elle n'explique donc plus la morphogenèse au niveau de l'ontogenèse qui intervient pourtant visiblement de manière à chaque fois actuelle et particulière. Donc, pour certains, elle menace la vision causaliste chèrement conquise à l'époque moderne (17ème siècle). Et, déplaçant le centre d'intérêt vers l'évolution, elle risque d'autoriser la réintroduction (en fraude) de causes finales antiques, purement verbales et satisfaisant à bon compte.

Pour combattre cela, d'Arcy Thompson a essentiellement eu recours, en mathématiques, à ce qu'il a appelé la théorie des transformations[11], et en physique, au **principe du travail minimal**, pour décrire et proposer de partielles et lointaines explications pour la mise en place des formes inertes ou vivantes, cela au gré des analogies mécaniques que sa grande culture lui faisait venir à l'esprit. On ne peut cependant réduire l'épistémologie de d'Arcy Thompson à un mécanicisme parce que la notion de « force » ne recouvre pas chez lui une authentique et ultime réalité. Nous ne pouvons le montrer ici, mais il faut retenir que cette notion de « force » incarne ponctuellement des rapports qui sont d'abord de nature essentiellement mathématiques. D'Arcy Thompon est accidentellement un mécaniciste mais essentiellement un mathématiste. Il a la foi en l'unité et en la simplicité **mathématiques** du monde naturel. Ce sont ses faibles connaissances en mathématiques contemporaines qui nous le représentent comme un tenant du continuisme, de l'équation différentielle et donc de la référence d'apparence physicaliste à la « mécanique analytique ». Mais il a foi en l'essence mathématique cachée des phénomènes de morphogenèse qui généralisent, simplifient, quintessencient, règlent et harmonisent non seulement les êtres vivants pris un à un dans leur ontogenèse particulière (ce que nous pouvons appeler l'« harmonie mathématique longitudinale ») mais aussi les transformations des espèces dans leurs phylogenèses, que ces espèces soient biologiquement apparentées ou non (resp. « harmonie mathématique transversale »). La nature est un « tissu » (avec une trame et une chaîne) ou un « texte » harmonique et donc mathématique.

A ce titre, le « principe mécanique du travail minimal » a chez lui pour fonction de rendre actuelles les causes de la croissance et de la mise en forme des êtres vivants pour éviter l'écueil du finalisme possiblement réactivé par la théorie de l'évolution. S'appuyant sur **l'efficacité <u>actuelle</u> du « travail virtuel »** telle qu'elle est supposée et employée dans les principes variationnels de la mécanique analytique[12], la biologie des formes de d'Arcy Thompson peut donc bien sembler pouvoir se passer de « causes finales », comme naguère la mécanique analytique.

En fait, ce réservoir de formes mathématiques que constitue la théorie de la mécanique analytique trouve bientôt ses limites. Et d'Arcy Thompson lui-même en a partiellement conscience lorsque, dans les éditions qui ont suivi celle de 1917, il complimente les travaux d'optimisation biologique d'apparence plus complexes mais plus réalistes de Cecil D. Murray.

<u>2- Le « principe physiologique du travail minimum » (1926) en physiologie morphologique : Cecil D. Murray (1897-1935)</u>

Dans les années 1920, le physiologiste Cecil D. Murray (1897-1935) est en poste au Département de physiologie de l'Université de Columbia, à New York. Il travaille sur le terrain, notamment aux côtés des médecins de cette même université. A travers la construction de la « loi de Murray », la biologie formalisée des formes va recourir non plus à la mécanique générale mais à la **mécanique des fluides** : il s'agira de mathématiser les formes vivantes (en l'espèce la ramification vasculaire) *via* une science d'ingénieur et d'utiliser une physique plus appliquée de manière à mieux appliquer les mathématiques à la biologie des formes. En effet, il s'avère que les phénomènes mécaniques que connaissent les êtres vivants ramifiés ne sont pas toujours aussi simples ni aussi séparables, puis analytiquement combinables en leur manifestation, que d'Arcy Thompson voulait bien l'admettre au départ. La combinaison que promettent les mathématiques nécessiterait que les éléments entrant dans le formalisme aient été auparavant davantage rapprochés des éléments hétérogènes et en interaction dans le phénomène réel. Il faut donc décomposer le phénomène en une

[11] Cette « théorie » est une arme contre toute tentative de réduction du problème des formes aux seuls hasards de la sélection naturelle. Elle vise à rendre compte rigoureusement des surprenantes parentés de formes entre des espèces génétiquement éloignées : ce qui prouverait que la sélection naturelle, ayant eu à inventer *plusieurs fois* la même forme globale, reste fortement contrainte par la physique des corps et les problèmes *physiques, mécaniques et, au final, mathématiques* que leur structure a à résoudre. Cette « théorie » consiste à représenter géométriquement les déformations continues du réseau de coordonnées (dans un repère cartésien classique) correspondant à la déformation d'une forme naturelle typique (ex : un type de feuille ou un type de poisson) en une forme d'un autre type voire d'une autre espèce. Voir [Thompson, d'Arcy (Sir), 1917, 1961, 1994], chapitre 9. Les déformations des êtres y sont donc *désincarnées* et *déplacées* sur autre chose. Elles sont en effet géométriquement représentées par les seules transformations correspondantes des systèmes de coordonnées (coordonnées curvilignes).

[12] Voir [Lanczos, C., 1949, 1970, 1986], pp. 74-77.

série de différents facteurs concourants. En ce sens, Murray adopte dès le départ une perspective de type « physiologie physique ». Il reprend les travaux déjà anciens du médecin français Poiseuille (1799-1869) sur la circulation sanguine mais aussi ceux, plus récents et qualitatifs, de l'embryologiste allemand Wilhelm Roux (1850-1924) sur l'angle de ramification des artères.

S'appuyant sur la loi approchée (de mécanique des fluides) de Poiseuille qui exprime le débit d'un fluide de viscosité donnée dans un tube de rayon et de longueur donnés, Murray part de l'hypothèse selon laquelle les sections et les angles des ramifications des vaisseaux sanguins, mais aussi des branches des arbres, sont tels que la circulation qui s'y produit obéit au « principe du travail minimal »[13]. Le **travail** qu'il faut selon lui minimiser est celui qui est **nécessaire au maintien de ce flux (de sang ou de sève) à travers les vaisseaux : ce maintien s'oppose lui-même à la fois à une contrainte mécanique (de type mécanique des fluides) et à une contrainte métabolique**[14]. En partant de cette hypothèse d'optimalité mixte ou généralisée, qu'il qualifie de **« Principe physiologique du travail minimum »**, Murray arrive à exprimer ce que l'on a appelé plus tard la « loi de Murray » pour les rayons des vaisseaux et pour les angles de ramification (pour les rayons a, lors d'une ramification, elle s'exprime par exemple ainsi : $a_0^3 = a_1^3 + a_2^3$). Par rapport aux premiers travaux de Poiseuille sur la vitesse de la circulation sanguine et sur les forces qui lui font obstacle, l'hypothèse novatrice de Murray est donc double : d'une part, il faut selon lui attribuer en partie au fonctionnement physiologique la morphogenèse des ramifications vasculaires, d'autre part, il faut supposer qu'un principe d'optimalité préside à ce mécanisme comme on le suppose selon lui d'ordinaire dans les autres mécanismes physiologiques[15].

En fait, pour former ce **travail total du flux de sang** dans les vaisseaux, **Murray additionne une composante mécanique et une composante métabolique** en s'appuyant sur l'équivalence (ou homogénéité) reconnue précédemment par les physiologistes entre joules, calories ou ergs. Comme l'a montré Canguilhem, la conquête de cette équivalence a elle-même une histoire qui coïncide quasiment avec celle de la physiologie du milieu du 19ème siècle[16]. Ce qu'il faut noter, c'est que, par rapport aux propositions de d'Arcy Thompson, l'optimalité ne concerne plus seulement ici l'aspect mécanique de la morphogenèse des vivants. Elle concerne une prise en compte de la nature mixte des êtres vivants en croissance : ils manifestent constamment des phénomènes dont on peut dire qu'ils sont tout à la fois mécaniques et physiologiques. Par l'**horizon d'homogénéisation** que lui fournit la notion pivot d'**« énergie »**, Murray met sur le même plan travail mécanique et travail physiologique. Par ce pont ou point de contact et de transfert entre sciences de l'inerte et sciences du vivant, il peut **faire glisser le principe d'optimalité physique (travail minimum) vers la physiologie** pour le faire servir à une explication physico-physiologique (non finaliste) de la morphogenèse.

D'un point de vue quantitatif, Murray arrivait à quelques confirmations empiriques approximatives. Mais suite à une critique véhémente du physicien Paul S. Bauer, du *Fatigue Laboratory* d'Harvard, Murray fut sommé de préciser son point de vue. Dans son court article de 1930, entièrement à charge, Bauer répute nul et non avenu le recours de Murray à un prétendu **« principe physiologique d'optimalité »** au motif que, dès lors qu'il s'agit d'êtres vivants, on n'a pas affaire à **un système physique conservatif (non-ouvert du point de vue énergétique)** et qu'en conséquence aucun principe de moindre action ne peut y être *a priori* appliqué[17]. Murray se voit dans l'obligation de répondre en levant l'ambiguïté des premiers articles. Dans sa réponse, il choisit de nier tout appui direct sur un quelconque principe issu de la physique[18]. Cédant aux arguments du physicien, il fait reposer la validité de son principe sur une simple « consistance » phénoménologique avec les observations courantes. En aucun cas, malgré l'ambiguïté des travaux du début, ce principe ne devra être conçu pour lui comme une continuation ou une généralisation des principes de moindre action valant en physique. C'est dans ce dernier travail que nous avons de lui que Murray renonce à tout fondement direct sur un authentique principe d'optimisation physicaliste et généralisé. Mais il ne poursuivra pas davantage ses recherches car il décédera prématurément en 1935.

---

[13] [Murray, C. D., 1926], p. 836. Dans l'article de 1927 sur la circonférence et les angles de ramification des arbres, Murray le traduit en un principe du « moindre volume de bois » ["*least volume of wood"*]. Voir [Murray, C. D., 1927], p. 727.

[14] Comme le précise d'Arcy Thompson, il s'agit ici du coût de fonctionnement du système physiologique « circulation » exprimé en calories ou en erg. Or, ces unités sont traduisibles en celles qui valent pour la mesure du travail physique et qui sont des joules. Voir [Thompson, d'Arcy (Sir), 1917, 1961, 1994], p. 141.

[15] Selon d'Arcy Thompson, Cecil D. Murray érige en principe biologique fondamental et en « unique critère de toute organisation » l'idée selon laquelle la physiologie tout entière doit être « considérée comme un problème de minima et de maxima ». Voir [Thompson, d'Arcy (Sir), 1917, 1961, 1994], p. 140.

[16] Voir le chapitre « bioénergétique » de [Canguilhem, G., 1968, 1994], pp. 259-262.

[17] [Bauer, P. S., 1930], p. 617: "This work, in addition to being formally an error by neglecting the gravitational effect on Poiseuille's law of capillary flow, has an inherent fallacy which arises from an improper use of reasoning by analogy".

[18] [Murray, C. D., 1931], p. 445.

3- Le « principe de la configuration optimale » (1948) de Nicholas Rashevsky (1899-1972)

Nous ne reviendrons pas ici sur l'évolution précise des idées de ce biologiste théoricien qu'était Rashevsky[19]. Nous renvoyons par exemple aux quelques traits de son parcours tels qu'ils sont rapportés dans la publication récente de la biologiste et épistémologue américaine Evelyn Fox-Keller[20].

Pour ce qui nous concerne ici, notons qu'au cours de ses premières recherches sur le développement et la division de la cellule, passablement inspiré par d'Arcy Thompson (entre autres), Rashevsky avait privilégié une approche mécanico-métabolique centrée autour des **effets mécaniques** (et non énergétiques) occasionnés par les flux de métabolites à travers la paroi de la cellule. C'était donc, là aussi, un moyen de faire émerger un dimensionnement géométrique d'un **fonctionnement métabolique optimal**, un peu différent de celui de Murray, il est vrai. Dans les années 1930, avec ce mécanicisme, Rashevsky avait retrouvé ainsi des ordres de grandeur réalistes pour la cellule en division. Encouragé par ces premiers résultats « vérifiés » à l'échelle cellulaire, Rashevsky entreprit d'employer la même approche métabolique pour la morphogenèse des pluricellulaires. Mais il dut bien vite y renoncer : aucune approche analytique n'est alors suffisamment puissante pour rendre compte de l'hétérogénéité interne des organismes en croissance. Pour rendre compte de la différenciation cellulaire, il ne suffit pas d'une approche intégro-différentielle qui, pour se construire, ne peut s'appuyer que sur des micro-comportements moyens et standardisés.

C'est en se frottant en particulier à la question de la morphogenèse des plantes que Rashevsky décide alors de partir « du haut » et non de la cellule (approche *top-down* en quelque sorte) et de prendre en compte les diverses **« fonctions »**[21] remplies par un organisme pour tenter d'expliquer et de quantifier *a priori* son dimensionnement et sa configuration spatiale. L'intérêt de cette notion ambiguë de **« fonction »** qu'il introduit à ce stade est que, comme celle d'« énergie » ou de « travail » précédemment, elle semble pouvoir traverser les frontières entre disciplines. Issue d'une vision explicitement inspirée de l'ingénierie (les « organismes sont regardés comme des machines conçues par la nature pour remplir des fonctions »)[22], elle généralise en quelque sorte le mécanicisme d'un Descartes (par exemple) en prenant acte de l'existence de nouveaux domaines de la physico-chimie auxquels cette approche par la « conception » ou « configuration » (« *design* » en anglais) peut être étendue.

Ainsi la plante remplit, entre autres, une fonction (1) biochimique par ses assimilations diverses, (2) mécanique (résistance des matériaux) par son port et la nécessaire résistance à son propre poids, (3) mécanique (des fluides) par le flux des substances qu'elle organise... Rashevsky propose alors de formuler autant de « modèles ultrasimplifiés » que nécessaire (entendez par « modèles » ici des fonctions mathématiques explicites, classiques et solubles : polynomes, transcendantes…) pour ces « fonctions » de la plante et d'y faire intervenir comme inconnues les dimensions moyennes de la plante en « fonction ». La résolution de ce système d'équations algébriques hétérogènes conduit à la quantification dite **« optimale »** des dimensions (puisque remplissant correctement et en même temps **toutes** les diverses « fonctions » de la plante). D'où l'énoncé du **« principe de configuration optimale » (« *principle of optimal design* »):**

« Pour un ensemble de fonctions biologiques prescrites, et d'intensité prescrites, un organisme possède une configuration optimale quant à l'économie en matériau utilisé et quant à l'énergie consommée servant à remplir les fonctions prescrites. »[23]

En fait, Rashevsky ne peut donner que l'allure de quelques plantes et admet qu'aucune calibration précise n'est possible avec ce système de fonctions mathématiques à valeur sur des moyennes. Cela reste une biologie très théorique… De plus, les variables qui interviennent dans ces formules mathématiques, pour pouvoir se coupler, s'échanger et former un vrai système d'équations soluble, ont toutes un support physique ou physico-chimique. Elles n'ont pas un sens biologique différencié, lié à une connaissance botanique précise. Cette théorie mathématiste de la morphogenèse fait donc encore fi de la signification biologique des organes différenciés en croissance car elle pense pouvoir la retrouver en en faisant d'abord abstraction à l'échelle physique. Mais pour Rashevsky, comme pour la plupart des biologistes théoriciens qui le suivent, cette approche théorique a le mérite d'expliquer et de ne pas se contenter de décrire la forme en croissance.

[19] Nous y revenons en détail dans [Varenne, F., 2004] aux chapitres 5, 6, 12 et 13.
[20] [Keller, E. F., 2002].
[21] [Rashevsky, N., 1961], p. 50.
[22] [Rashevsky, N., 1961], p. 48.
[23] [Rashevsky, N., 1961], p. 48.

Rashevsky quitte ainsi son pur mécanicisme et son réductionnisme des débuts pour s'orienter vers un mathématisme et un finalisme méthodologique. Mais son approche reste toujours physicaliste sur le fond.

Bilan à mi-parcours :

Finalement, on constate que le recours aux principes d'« optimalité » est souvent légitimé par la recherche d'une véritable compréhension ou d'une explication actuelle des phénomènes gouvernant la morphogenèse aux dépens des détails morphologiques. Mais, comme l'avait déjà signalé Waddington dès les années 1930, toutes ces approches physicalistes ne parviennent pas, avec leur outillage mathématique d'alors, à représenter l'accroissement en complexité (= accroissement en dimensions spatiales, en nombre de types d'organes, en degrés de liberté, en différences cellulaires…) de la morphogenèse d'un pluricellulaire. Et l'adage vitaliste de Hans Driesch selon lequel il faut une force vitale pour que le « degré de multiplicité » d'un organisme augmente semblait bien encore valoir à l'époque. Il faudra attendre un moment avant que les formalismes puissent rendre précisément compte d'une morphogenèse végétale supérieure.

II- LOGICISME, CONSTRUCTIVISME ET SIMULATION PLURIFOMALISEE

1- Faible pertinence des approches « informationnelles »

Pourtant, avec la notion d' « information » (dont les biologistes théoriciens useront et abuseront) telle qu'elle se déploie de manière polymorphe dans l'après-guerre, on aurait pu s'attendre à ce qu'un nouvel « horizon d'homogénéisation » concerne au premier chef la morphogenèse et l'aide à régler ce problème de complexification ou d'auto-organisation en nivelant les frontières en biologie et physique des optimalités, du côté de la « thermodynamique » de l'information, cette fois-ci. Or, mise à part une loi analogique (loi de Horton et nombres de Strahler), issue de l'hydrogéologie et portant sur la répartition des ramifications d'un arbre optimal, au contraire des modélisations en physiologie et neurologie, les modélisations mathématiques de la morphogenèse ont été très peu touchées par les vagues « informatistes » ou cybernétiques successives[24]. C'est que la forme d'une plante est très loin d'être assimilable à un discours ou une information. Son hétérogénéité, sa spatialité dynamique, son caractère pluridimensionnel résiste à toute réduction simpliste à un code linéaire, à un phrasé codifiable dont la néguentropie (ou information) complexe serait une simple fonction linéaire de néguentropies atomiques. La forme des plantes ne semble pas être un discours, encore moins la forme se formant et se déformant. C'est en ce sens qu'il n'y a pas d'optimisation simple sur un horizon « informationnel » pour la morphogenèse d'une plante.

A l'époque où ce nouvel échec intervient, les premiers botanistes de formation vont réellement s'intéresser au problème préalable de la réplication réaliste de la morphogenèse en partant de plantes réelles, réellement mesurées sur le terrain et non de simples allures moyennes. A la différence peut-être des biologistes théoriciens, les botanistes n'oublient pas que, s'il y a sans doute des optimalités dans une plante, elles sont vraisemblablement polymorphes et évolutives. Malgré ses déterminismes, notamment génétique, la morphogenèse d'une plante reste en effet une histoire au sens fort, au sens où il s'y trouve aussi des événements surgissant de la rencontre entre deux séries de causes indépendantes (= définition du hasard selon Cournot). Dans ce contexte, l'approche biométrique de la biologie appliquée des années 1920-1930 a été une leçon contre la fascination pour la normalité ou pour la moyenne issue de la physiologie. La question devient celle-ci : s'il y a certes des optimalités locales et évolutives, comme il y a aussi une structure en évolution constante, **y a-t-il en revanche matière à exprimer une optimalité globale et à la formulation invariable pour une ontogenèse donnée ?** Certains botanistes en doutent dès les années 1960. Ils vont dans un premier temps renoncer aux théories *a priori*, qu'elles soient physicalistes *bottom-up* ou mathématistes *top-down*. Et ils vont se laisser séduire par une nouvelle manière, logiciste, pas à pas et donc constructiviste, de mathématiser la forme en devenir. Comme on le verra, cette manière de faire prend d'abord le contre-pied des entreprises de recherche d'optimalités, mais elle finit assez rapidement par s'y soumettre elle aussi.

[24] L'étude du compartiment « phyllotaxie » de la morphogenèse végétale, avec sa célèbre genèse des motifs spiralés, est une notable exception. Pour l'exposé d'une approche thermodynamique de la phyllotaxie et pour avoir également une idée de l'histoire des approches physicalistes apparentées, nous renvoyons à [Jean, R. V., 1978] et [Jean, R. V., 1994, 1995].

2- Langages formels, logicisme et constructivisme de la forme : Joseph Henry Woodger (1894-1981)

Dès 1937, il y avait eu une approche concurrente de celle, plutôt biophysique, de Rashevsky et qui s'était attachée à suivre plus fidèlement la mise en place des assemblées de cellules et des organes. Dès le début des années 1930, l'embryologiste et philosophe Joseph Henry Woodger, membre du *Theoretical Biology Club* de Londres (aux côtés des embryologistes Joseph N. Needham et Conrad H. Waddington, du physico-chimiste John D. Bernal et de la mathématicienne Dorothy Wrinch[25]), s'intéresse de près aux productions mathématiques et philosophiques de Whitehead et Russell. Ce groupe se donne pour mission de fonder la continuité entre sciences physiques et biologiques[26]. Et Woodger pense de son côté que l'on peut utiliser la nouvelle manière de mathématiser introduite par les mathématiciens logicistes. Il est à remarquer que, dans ce contexte organiciste, Waddington conserve longtemps le rêve d'employer la formalisation différentielle *via* les réseaux de gènes auto-catalytiques (notion de « paysages épigénétiques » en 1957…), alors que Woodger l'abandonne dès le départ.

En 1937, avec une approche axiomatique complexe reprenant notamment la symbolique « atomistique » des *Principa Mathematica* (1910-1913), Woodger arrive à montrer que l'on pourrait formaliser l'accroissement en complexité des organismes au cours de la morphogenèse en utilisant la « théorie des types » des *Principia*. Cette restriction logique pour les théories mathématiques avait été introduites par Russell pour contrer la survenue de paradoxes de l'autoréférence de type « cette phrase est fausse »[27].

Même s'il prétend ainsi dépasser vitalisme et mécanisme en produisant une axiomatique *ad hoc* susceptible de régler les passages d'un niveau de complexité à un autre, Woodger reste en fait victime de cette approche par construction et computation pas à pas. Et, même s'il avait souhaité au départ construire une théorie biologique sur une telle axiomatisation, il ne développe finalement **aucun moyen d'y retrouver des techniques d'optimisation, c'est-à-dire de désignation *a priori* de ce que l'on pourrait appeler le « possible préféré par la nature » ou l'« optimal ».** Il ne peut que formaliser *a posteriori* certaines formes existantes en tant qu'elles sont conçues comme des hiérarchies logiques, hiérarchies elles mêmes issues des rapports de filiation entre cellules tels qu'ils se sont manifestés au cours de l'ontogenèse. Une telle computation discrète et axiomatisée réplique mais ne devance donc pas la nature. Elle ne désigne pas de chemins morphogénétiques préférentiels ni donc de formes optimales *a priori*.

3- L-système et retour du refoulé : le langage formel optimal.

C'est plutôt la focalisation sur les rapports de filiation entre cellules que le botaniste Lindenmayer (1925-1989) retiendra de son maître Woodger et non le rêve d'une axiomatisation intégrale de la biologie. Pour une présentation des systèmes de Lindenmayer ou L-systèmes, nous renvoyons ici à l'exposé de Bruno Andrieu[28]. Qu'il nous suffise de dire que Lindenmayer, botaniste de terrain, a repris mais considérablement allégé l'axiomatisation woodgerienne de ces rapports hiérarchiques entre cellules de manière à représenter le scénario de croissance de certains organismes filamenteux (donc unidimensionnels le plus souvent) comme le sont certaines algues. Lorsqu'il y a croissance ou ramification, le système formel à la fois réaliste (à l'échelle cellulaire) et logiciste de Lindenmayer procède à une **réécriture** : la case de la cellule mère est supprimée et on la **remplace** par deux cases de cellules filles que l'on trace ensuite sur le papier (ou sur l'écran de l'ordinateur), soit bout à bout, soit côte à côte.

A chaque pas de temps, toutes les réécritures peuvent se faire **en parallèle sur toutes les cellules déjà existantes**. Ce système de réécriture permanente et parallèle (et non localisé en bout de chaîne ou de « phrase » linéaire comme dans les « théories » de l'information) donne une **épaisseur** au formalisme logiciste : **il le spatialise**. Et il lui permet de rendre compte de la **morphogenèse simultanée et différenciée** de toutes les parties de l'organisme en genèse, et donc de l'accroissement de la complexité et du nombre de dimensions de l'organisme. D'où le grand intérêt des L-systèmes pour les biologistes de terrain. Mais, là encore, le caractère constructiviste de cette formalisation ne semble pas pouvoir donner immédiatement d'outil de désignation du « préférentiel », à savoir un outil d'optimisation *a priori*. Et Brian Carey Goodwin (né en 1931, élève de Waddington et promoteur des réseaux de gènes représentés par des équations

[25] Ce groupe se réunissait régulièrement le week-end à Oxford ou Cambridge ou bien encore dans un cottage du Norfolk.
[26] Voir les études historiques et sociologiques sur ce groupe : [Ruse, M., 1975], [Roll-Hansen, N., 1984] et [Abir-Am, P., 1987].
[27] Nous ne rentrerons pas ici dans le détail de considérations délicates et techniques. Voir [Varenne, F., 2004], chapitre 7, *in extenso*.
[28] Voir [Varenne, F., 2004], chapitres 18 et 19, *in extenso.*

différentielles couplées) a alors beau jeu d'accuser Lindenmayer de ne pas se livrer à une « modélisation naturelle ». Il la trouve lointaine, peu réaliste (quant aux phénomènes métaboliques et physico-chimiques impliqués dans la division et la différenciation cellulaires) et donc purement analogique[29]. Il y oppose sa formalisation différentielle, plus naturelle selon lui, et, surtout, susceptible de désigner des points de fonctionnement optimaux.

Il est clair que, par son souci de réplication du scénario de croissance à l'échelle cellulaire, Lindenmayer semble en effet renoncer au rêve des théoriciens (qui reste donc en revanche celui des organicistes continuistes de l'école de Waddington dont s'inspirera René Thom) d'utiliser les mathématiques pour **expliquer <u>en même temps</u> que pour représenter** le scénario de développement de l'organisme.

Lindenmayer rencontrera d'abord un faible écho chez ses collègues biologistes. Il sera au contraire rapidement happé par des théoriciens des formalismes, notamment à cause de la fécondité propre de son système formel. Les spécialistes de la computation, des langages formels et de l'informatique théorique vont s'emparer de ce nouveau formalisme pour l'utiliser à des fins algorithmiques et le comparer systématiquement, de leur point de vue, à d'autres systèmes formels proches, comme ceux des grammaires génératives du linguiste Chomsky (1957). Cette récupération, d'abord théorique, des L-systèmes a beaucoup fait pour leur popularité. D'un système de formalisation, les L-systèmes deviennent un langage formel avec ses potentialités computationnelles. C'est cette récupération théorique qui va inciter Lindenmayer et ses collègues à développer des variantes, puis à retrouver **la problématique de l'optimalité, mais transformée cette fois-ci en une question d'optimalité d'un langage** par rapport à une fonction computationnelle attendue de lui (puissance d'expressivité du langage, générativité, complétude…)[30]. Lindenmayer semble ainsi espérer (mais sans nette conviction) qu'une certaine **« optimalité computationnelle »** et *a priori* se manifestera dans la morphogenèse des organismes filamenteux, **cette nouvelle optimalité prenant ainsi la place, dans cette problématique de la morphogenèse des plantes, d'une optimalité tour à tour conçue sur une plan physicaliste puis mathématiste**, ainsi qu'on l'a vu. N'ayant plus comme interlocuteurs, sauf exceptions[31], que des logiciens et des informaticiens, il est de toute façon obligé d'abandonner les calibrations de terrain au cours des années 1970.

C'est sa rencontre avec l'informaticien et infographiste canadien Prusinkiewicz (au début des années 1980) qui va permettre à Lindenmayer de réinfléchir les L-systèmes vers leur source d'inspiration originelle : une approche de formalisation de la forme vivante qui se veut à la fois constructiviste et réaliste. Prusinkiewicz, qui a une approche d'infographiste, se moque du réalisme biologique à l'échelle cellulaire et conseille à Lindenmayer d'appliquer ses L-systèmes à des représentations à échelle macroscopique de végétaux en croissance. Les différents organes (végétatifs, floraux…) seront simplement codifiés à part dans les axiomes du système formel. Ce système sera ainsi un peu plus complexe, mais guère plus, que le L-système originel qui ne valait qu'à échelle cellulaire et pour les organismes filamenteux. Ce virage infographique voit donc de nouveau les L-systèmes quitter la recherche directe d'optimalités. Pourtant certains pensent bien vite à faire fonctionner ces maquettes infographiques de plantes virtuelles.

<u>4- Simulation pluriformalisée et modélisation sur simulation</u>

Mais pour en passer sérieusement au stade des végétaux supérieurs, le savoir botanique et agronomique fait en fait cruellement défaut à cette école d'infographie. Chez les biologistes et les agronomes, notamment français, elle sera doublée puis inspirée par une approche de modélisation fragmentée et de simulation pluriformalisée plus ancienne, mais bien plus fidèle à la réalité botanique des plantes supérieures.

Cette approche est née en 1974, dans les premiers travaux de Philippe de Reffye qui était alors jeune ingénieur agronome au CIRAD, en poste en Côte-d'Ivoire. De Reffye connaissait bien les statistiques et les mathématiques. Dans un premier temps (1973-1974), afin de prédire la production en café d'un caféier, conforté par la parenté entre biométrie et économétrie, il a essayé d'appliquer à la croissance d'un caféier les méthodes d'**optimisation sous contrainte** perfectionnées par l'économétrie récente. Ce genre d'optimisation est moins théorique, plus souple et plus opérationnelle que celles qui sont issues des mathématiques non

[29] Voir [Varenne, F., 2004], chapitre 19.

[30] Pour des systèmes formels un peu compliqués, ces problèmes sont non triviaux et rejoignent des questions complexes de logique mathématique.

[31] Dont celle, tout à fait notable, des biologiste français Hermann et Jacqueline Lück (Marseille) qui ont abandonné la biométrie statistique des formes dès le début des années 1970 pour épouser l'approche de Lindenmayer. Ils ont ensuite proposé un prolongement bidimensionnel de ce système formel à réécriture pour le faire exprimer la croissance des tissus et non seulement celle des rameaux. Voir leurs interventions aux Colloques de Biologie Théorique de Solignac dans les années 1980.

descriptives (comme celle que nous avons en revanche rapportées précédemment). Elle fonctionne assez souvent dans des problématiques complexes de recherche opérationnelle (flux, logistique, sciences de l'ingénieur, sciences humaines…).

Mais ce premier essai est un échec. De Reffye se rend compte que l'histoire morphogénétique d'un caféier est plus complexe que ce que peuvent saisir les indicateurs de la biométrie statistique. En 1976, il décide alors de renoncer à l'approche par analyse de données et par optimisation, en tâchant au contraire de suivre, de **synthétiser et de répliquer** le plus fidèlement possible toute l'histoire probable d'un caféier. Il inaugure ainsi ce que nous avons appelé une forme de **« modélisation fragmentée »** : chaque organe dispose de son sous-modèle mathématique calibré sur le terrain. Et c'est le programme informatique qui se charge de faire vivre ensemble ces sous-modèles et de les agréger pour produire, pas à pas, une représentation virtuelle de la plante en totalité. A la différence de ce que fera Prusinkiewicz dix ans plus tard, ces sous-modèles reflètent une connaissance biologique et botanique précise de chaque organe, y compris dans leurs lois de probabilité.

Dans ce modèle de simulation de de Reffye, il n'y a donc pas un modèle mathématique ou algorithmique unique, surplombant et gérant toute la croissance en toutes ses parties : il est donc **vain d'espérer un calcul d'optimisation direct**. Cette approche de la morphogenèse est bien synthétique et pas à pas. En ce sens, elle s'apparente aux approches constructivistes dont nous avons parlé. Mais elle s'en distingue nettement du fait qu'elle n'a pas même d'*a priori* formel et axiomatiste et qu'elle fait flèche de tout bois. Aucune axiomatique n'est préférée à une autre. A la différence de l'approche axiomatiste par L-systèmes, la simulation de de Reffye est pluriaxiomatisée comme pluriformalisée.

Les premiers temps, ces simulations furent calibrées très précisément à partir de très nombreuses données de terrain, au contraire de tous les formalismes précédents (mis à part les modèles mathématiques de phyllotaxie théorique qui ne concernent toutefois qu'un compartiment très étroit de la morphogenèse). Répliquant d'une manière singulière et synthétique toute l'histoire probable d'un arbre, avec sa floraison et sa fructification, elles permettaient ainsi de prédire quantitativement la production en café des caféiers.

Dans ces simulations, l'approche n'est pas explicative et abréviative. En ce sens, le calcul effectué sur l'ordinateur **ne donne plus les formes optimales** si l'on fixe des conditions environnementales différentes de celles qui sont déjà connues pour être relativement optimales et qui ont justement servi à la fixation des paramètres des sous-modèles mathématiques. Il faut donc réinjecter du fonctionnel (divers processus physiologiques, croissance secondaire, sensibilité à l'ensoleillement …) dans ces modèles de réplication structurelle si l'on veut voir un effet en retour de certaines modifications environnementales virtuelles sur la morphogenèse de la plante virtuelle.

Mais l'approche « tout-simulation » semble justement n'avoir été qu'une étape. C'est depuis une dizaine d'années que l'équipe de de Reffye (AMAP = Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes) se penche sur une intégration de modules physiologiques dans ses maquettes virtuelles de plantes. Mais le coût en temps de calcul et en complexité est considérable. Or, l'équipe s'aperçoit depuis peu qu'il est possible de simplifier certaines fonctionnalités qui étaient autrefois entièrement simulées en les modélisant par des sous-modèles de niveau plus élevé. Les modèles de l'AMAP sont aujourd'hui multi-échelle. Ils s'orientent vers des représentations issues de l'automatique. En se simplifiant et en agrégeant certains de leurs modules, ils rejoignent par certains de leurs aspects les modèles par L-systèmes infographiques qui, entre-temps, avec le chercheur allemand Winfried Kurth (1994) mais aussi avec Bruno Andrieu et Christian Fournier de l'INRA (1999), ont fini par se complexifier. Ces travaux ont notamment pris en compte les événements aléatoires et ils permettent également un plongement des L-systèmes dans un espace géométrique convenant aux dimensions variées des plantes herbacées comme le maïs. Les L-systèmes sont ainsi plus proches de la réalité botanique et agronomique que chez Prusinkiewicz. Et c'est donc à une sorte de convergence entre méthodes pluriformalisées autour de solutions informatiques intégratives, et inspirées de la programmation objet, que l'on assiste depuis quelques années, même si les philosophies des laboratoires diffèrent souvent encore par tradition[32].

En intégrant le fonctionnement dans la structure et en s'aidant des nouvelles techniques d'optimisation des automaticiens, de Reffye espère aujourd'hui continuer à rematématiser ses simulations en trouvant des **algorithmes de recherche de comportements optimaux** pour la croissance des parties de la plante qui auraient le bon goût de remplacer les computations pas à pas. Il part donc de ses simulations réalistes en tâchant de ne rien abandonner de la diversité botanique réelle qu'elles sont déjà capables de prédire. Et son équipe procède à des recherches de modèles sur simulations en les doublant toutefois de mesures complémentaires sur le terrain.

[32] Nous soutenons cette idée d'une convergence récente des modèles de plantes (physiologiques, agronomiques, botaniques…) dans la troisième partie de notre thèse.

CONCLUSION :

A l'issue de ce parcours nécessairement très sélectif et schématique, nous en savons peut-être un peu plus sur le statut et **la fonction du recours cyclique à des calculs d'optimalité** dans le domaine de la morphogenèse de la plante. Il reste à savoir si les conclusions, provisoires, que nous allons tenter de tirer à partir de l'observation de ce secteur particulier de la biologie peuvent être appliquées à d'autres secteurs et généralisées. Nous soumettons cette question à la sagacité et à la compétence propre de notre lecteur ou de notre auditeur.

Ce que l'on peut dire en tout cas au vu de ce coup de projecteur rapide, c'est d'abord que le recours à l'optimalité est souvent lié à une vision de la biologie de la forme qui veut pouvoir se passer du vitalisme. Ce qui semble une sorte d'automatisme bien réglé dans la mise en place d'une forme optimale est délégué ainsi sans magie à l'automatisme d'un calcul qui se déroule selon des règles strictes et totalement explicites. Mais ces règles elles-même nécessitent d'être rapportées à des référents matériels pour justifier le fait qu'elle reflètent bien une **efficacité actuelle (d'un travail virtuel) à l'œuvre dans l'organisme vivant**. Dans cette approche analytique, la forme actuelle ne se présente pas alors comme tirée vers un but, la forme finale, mais bien poussée par des forces infinitésimales qui l'orientent opportunément vers cette forme. Le physicalisme a semblé pour cela une solution de choix, qu'il se soit appuyé sur la référence mécanique (le choc des matières dures) ou énergétique (le travail à la fois mécanique et métabolique) dans la mesure où certaines lois physiques elle-même avaient franchi ce pas du travail virtuel et en acte.

Il est à remarquer que Rashevsky ne s'occupe guère d'optimalité avant que son approche mécaniciste n'achoppe sur la morphogenèse des pluricellulaires. Un tel recours lui paraît ensuite nécessaire pour des **raisons purement heuristiques**. Mais comme nous l'avons montré ailleurs[33], à partir de cette première entorse au mécanicisme, son épistémologie évoluera encore vers un mathématisme recherchant des principes d'optimisation (ou d'existence, c'est-à-dire de désignation *a priori* de la forme des êtres vivants possibles) inspirés de la topologie algébrique. Ce que Rashevsky recherche alors, ce n'est pas exactement une optimisation, mais c'est une **compréhension** du vivant conçu comme un tout. **Le retour à des grands principes finalistes joue ainsi ce rôle d'offrir une sorte de compréhension générale du phénomène vivant.** La généricité mathématique du phénomène « vie » sera pourtant très tôt contestée par son disciple et collègue Robert Rosen (mais c'est une autre histoire !).

Le travail théorique sur le formalisme que présente les L-systèmes a manifesté, lui aussi, pendant un temps, la tendance à chercher de manière spéculative le meilleur formalisme pour le vivant en croissance. Il est remarquable que les informaticiens ou les biologistes théoriciens n'aient pu d'abord s'empêcher de penser que **ce « meilleur formalisme » ne soit en même temps le « formalisme du meilleur »**, c'est-à-dire de la forme optimale, comme s'il y avait une harmonie préétablie entre le fonctionnement d'un certain système formel (donc une axiomatique reine !) et les phénomènes réels. C'est de ce genre d'**optimisation axiomatique** dont Chomsky s'était lui aussi occupé un peu plus tôt. Il le fit pour des raisons philosophiques qui lui étaient propres : montrer l'existence d'une sorte de préformation d'atomes linguistiques fournissant sa matière aux grammaires génératives et donnant ainsi consistance à son néo-cartésianisme. Les informaticiens rencontraient ici la faveur d'une époque qui pensait encore qu'une logique générative toute simple pouvait animer le vivant dans ses manifestations linguistiques ou morphologiques.

En réalité, la dernière occurrence de l'optimisation dans les modèles de simulation de plantes effectivement calibrés (modélisations par modèles multi-échelles (AMAP), ou par des L-systèmes paramétriques (INRA)), donc non purement théoriques, intervient surtout pour une raison de **simplification des calculs qui sont effectués de toute manière par l'ordinateur**. La récente remathématisation des modèles de l'AMAP permet ainsi l'application de techniques d'optimisation discrètes éprouvées par ailleurs en automatique.

On voit alors rétrospectivement et de manière plus prosaïque ce que signifie « comprendre », dès lors qu'il finit aussi par être utile à l'ordinateur qu'on lui fasse « comprendre » ce qu'il calcule. Pour l'homme, comme pour la machine qui compute, comprendre signifie « unifier », « uniformiser », « simplifier », « embrasser du regard avec une seule grille de lecture », bref, **chercher une « monoformalisation », une formalisation qui soit unique et désigne d'un même geste l'état optimal de ce qu'il est chargé de représenter**. Ce qui ne veut pas dire que le monde vivant soit d'emblée compréhensible, mais ce qui veut dire que, dans l'histoire des sciences en train de se faire, les simulations sur ordinateur ont, elles aussi, périodiquement besoin, qu'on leur substitue des simplifications et qu'on recherche sur elles (et non plus seulement sur le terrain : là est la nouveauté peut-être) des modèles mathématiques condensants, simplificateurs et désignant de fait l'optimal.

[33] [Varenne, F., 2005].

Bibliographie :

[Abir-Am, P., 1987], "The Biotheoretical Gathering, Transdisciplinary Authority and the Incipient Legitimation of Molecular Biology in the 1930's : New Perspective on the Historical Sociology of Science", *History of Science*, 1987, vol. 25, pp. 1-70.

[Althusser, L., 1974], *Philosophie et philosophie spontanée des savants (1967),* Paris, Maspero, 1974, série de cours donnés à l'ENS en 1967, 157p.

[Andrieu, B., 1997], « Modélisation architecturale du fonctionnement des cultures : Orientations de l'équipe de Bioclimatologie de Grignon », *Modélisation architecturale*, éd. par Andrieu, B., Actes du séminaire des 10-12 mars 1997, département de Bioclimatologie, INRA-Grignon.

[Bachelard, S., 1958], *La conscience de rationalité*, Paris, PUF, 1958, 217p.

[Bauer, P. S., 1930], "The validity of minimal principles in physiology", *The Journal of General Physiology*, July 1930, vol. 13, pp. 617-619.

[Canguilhem, G., 1968, 1994], *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences concernant les vivants et la vie*, Paris, Vrin, 1968, réimpression : 1994.

[Canguilhem, G., 1977, 2000], *Idéologie et rationalité*, Paris, Vrin, 1977 ; réédition : Paris, Vrin, 2000, 145p.

[Jean, R. V., 1978], *Phytomathématique*, Montréal, 1978, 271p.

[Jean, R. V., 1994, 1995], *Phyllotaxis – A Systemic Study in Plant Morphogenesis*, Cambridge University Press, 1994 ; reprinted : 1995, 386p.

[Keller, E. F., 2002, 2003], *Making Sense of Life. Explaining Biological Development with Models, Metaphors and Machines*, Cambridge Mass., Harvard University Press, 2002, 2nde édition : 2003, 388p.

[Kurt, W., 1994], "Morphological models of plant growth : possibilities and ecological relevance", *Ecological modelling*, 75/76, pp. 299-308.

[Lanczos, C., 1949, 1970, 1986], *The Variational Principle of Mechanics*, New York, Dover Publication Inc., 1949, 4th edition: 1986, 418p.

[Lindenmayer, A., 1968], "Mathematical models for cellular interactions in development. I. Filaments with one-sided inputs", *Journal of Theoretical Biology*, 18, pp. 280-299 ; "Mathematical models for cellular interactions in development. II. Simple and branching filaments with two-sided inputs", *Journal of Theoretical Biology*, 18, pp. 300-315.

[Murray, C. D., 1926], "The physiological principle of minimum work applied to the angle of branching arteries", *The Journal of General Physiology*, July 1926, vol. 9, pp. 835-841.

[Murray, C. D., 1927], "A relationship between circumference and weight in trees and its bearing on branching angles", *The Journal of General Physiology*, May 1927, vol. 10, pp. 725-729.

[Murray, C. D., 1931], "The physiological principle of minimum work – A reply", *The Journal of General Physiology*, March 1931, vol. 14, p. 445.

[Prusinkiewicz, P. et Lindenmayer, A., 1990], *The algorithmic beauty of plants*, New York, Springer Verlag, 1990, 228p.

[Rashevsky, N., 1960a], *Mathematical Biophysics – Physico-mathematical Foundations of Biology* (2 vol.), Chicago, University of Chicago Press, 1938, 3rd edition : 1960.

[Rashevsky, N., 1960b], "Mathematical Models and General Mathematical Principles in Biology", *Nuovo Cimento, supplemento al volume XVIII*, série X, n°2, 4ème trimestre, pp. 140-148.

[Rashevsky, N., 1961], *Mathematical Principles in Biology and their Applications*, Springfield – Illinois, Charles C. Thomas Publisher, 1961, 128p.

[Reffye (de), Ph., 1979], *Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur*. Application au *Coffea Robusta*. Th. Doct. Etat, Université Paris-Sud, Orsay, France, 195p.

[Reffye (de), Ph., Goursat, M., Quadrat, J. P. et Hu, B. G., 2003], "The dynamic equations of the tree morphogenesis GreenLab Model", *Plant Growth Modeling and Applications*, Hu B. G. and Jaeger, M. eds, Proc. of 2003' International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and their Applications (PMA03) held at Beijing, China, October 2003, 2003, Hardcover, pp. 108-116.

[Roll-Hansen, N., 1984], "E. S. Russel and J. H. Woodger : The Failure of Two Twentieth-Century Opponents of Mechanistic Biology", *Journal of the History of Biology*, 1984, vol. 17, n°3, pp. 399-428.

[Rosen, R., 2000], *Essays on Life Itself*, New York, Columbia University Press, 2000, 361p.

[Ruse, M., 1975], "Woodger on Genetics – A Critical Evaluation", *Acta Biotheoretica*, 1975, vol. 24, n°1-2, pp. 1-13.

[Thompson, d'Arcy (Sir), 1917, 1961, 1994], *On Growth and Form*, Cambridge University Press, 1917, nouv. éd., 1942, abrégée en 1961 par John Tyler Bonner ; traduction par Dominique Teyssié : Paris, Seuil, collection « Sources du savoir », 1994, 336p.

[Varenne, F., 2003a], « La simulation conçue comme expérience concrète », Actes des 10èmes journées de rencontres interdisciplinaires sur les systèmes complexes naturels et artificiels (Rochebrune, janvier 2003) portant sur *Le statut épistémologique de la simulation*, organisées par l'European Conference on Artificial Life (ECAL) et par l'Association pour la Recherche Cognitive (ARCO), éditions de l'Ecole Nationale des Télécommunications de Paris (ENST), pp. 299-313. Accessible sur le site HAL.

[Varenne, F., 2003b], « La simulation informatique face à la méthode des modèles », *Natures Sciences Sociétés*, vol. 11, 2003, n°1, pp. 16-28.

[Varenne, F., 2004], « Le destin des formalismes : à propos de la forme des plantes – Pratiques et épistémologies des modèles face à l'ordinateur », Thèse de doctorat de l'Université de Lyon 2, Histoire des sciences, Directeur : Girolamo Ramunni, soutenue le 29 novembre 2004 à Lyon, 836p., accessible en mode consultation sur le site « thèses en ligne » du CNRS.

[Varenne, F., 2005], « Nicholas Rashevsky (1899-1972) : de la biophysique à la biotopologie », *Actes du Congrès National d'Histoire des Sciences et des Techniques* (organisé par la Société Française d'Histoire des Sciences et des Techniques), Poitiers, 20-22 mai 2004, à paraître.

[Woodger, J. H., 1937], *The Axiomatic Method in Biology*, London, Cambridge University Press, 1937, 174p.

[Zhan, Z. G., Reffye (de), Ph., Houllier, F. et Hu, B. G., 2003], "Fitting a Structural-Functional Model with Plant Architectural Data", *Plant Growth Modeling and Applications*, Hu B. G. and Jaeger, M. eds, Proc. of 2003' International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and their Applications (PMA03)" held at Beijing, China, October 2003, 2003, Hardcover, pp. 236-243.

[Zhao, X., Reffye (de), Ph., Barthélémy, D. et Hu, B. G., 2003], "Interactive Simulation of Plant Architecture Based on a Dual-Scale Automaton Model", *Plant Growth Modeling and Applications*, Hu B. G. and Jaeger, M. eds, Proc. of 2003' International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and their Applications (PMA03)" held at Beijing, China, October 2003, 2003, Hardcover, pp. 144-153.