



HAL
open science

Préformation et épigénèse en développement. Naissance de l'embryologie expérimentale

Ghyslain Bolduc

► **To cite this version:**

Ghyslain Bolduc. Préformation et épigénèse en développement. Naissance de l'embryologie expérimentale. Préformation et épigénèse en développement. Naissance de l'embryologie expérimentale, Presses de l'Université de Montréal; Vrin, pp.9-27, 2021, 978-2-7606-4413-7. hal-03161502

HAL Id: hal-03161502

<https://hal.science/hal-03161502>

Submitted on 22 Jun 2021

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.



Ghyslain **BOLDUC**

Préformation et épigenèse en développement

Naissance de l'embryologie expérimentale

Les Presses de l'Université de Montréal
VRIN

TABLE DES MATIÈRES

Citation des ouvrages	7
Remerciements	8
Introduction	9

PREMIÈRE PARTIE

LA RÉFORME DARWINIENNE DE L'ENTWICKLUNGSGESCHICHTE: UN TRIOMPHE MÉCANISTE ?

1. Heuristique mécaniste et métaphysique des programmes darwiniens	31
1.1 Rudolph Virchow, représentant du néocriticisme prédarwinien	33
1.2 Réceptions matérialiste et néokantienne de la Descendenztheorie	36
a) <i>La téléologie, un anthropomorphisme!</i>	36
b) <i>Darwinisme et idéalisme</i>	38
c) <i>Le matérialisme moniste de Haeckel</i>	42
d) <i>Le mécanisme causal et la métaphysique</i>	44
1.3 Anton Dohrn: la théorie des annélides est-elle néokantienne ?	44
a) <i>La théorie des ascidies et la morphologie évolutionnaire</i>	45
b) <i>Vers une morphologie fonctionnelle</i>	46
c) <i>Le principe de changement de fonction et la théorie des annélides</i>	47
d) <i>La théorie des annélides n'est pas le fruit d'une ontologie néokantienne</i>	51
2. Palingenèse et cænogenèse: Haeckel et la nouvelle problématique du développement	55
2.1 Haeckel héritier de Karl von Baer: intégration d'une typologie du développement	57
a) <i>Haeckel: préformationniste ou épigénétiste?</i>	57
b) <i>Karl von Baer et l'épigénèse typologique</i>	60
c) <i>Haeckel et l'historicisation de la typologie baérienne</i>	63

2.2 La constitution de la séquence morphologique : de Darwin à Haeckel	66
a) <i>Darwin: la récapitulation comme produit de la sélection naturelle</i>	66
b) <i>Haeckel: la récapitulation comme architectonique de l'ontogenèse</i>	69
c) <i>F. Müller, récapitulation et condensation: correction darwinienne des anomalies</i>	72
d) <i>L'érection de la récapitulation en loi: Haeckel et l'approche déductiviste</i>	77
2.3 La projection de la séquence au sein d'individus physiologiques	79
a) <i>La tectologie haeckelienne: le développement des individus biologiques</i>	80
b) <i>L'action mécanique de la phylogenèse: réduction et adaptation</i>	85
c) <i>Palingenèse et cœnogenèse</i>	92

DEUXIÈME PARTIE

DE HIS À ROUX : VERS L'ÉTABLISSEMENT D'UNE PHYSIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

3. L'<i>Entwicklungsgeschichte</i> physiologique de Wilhelm His : une physique du développement	105
3.1 L'embryogenèse en trois dimensions: déduction mécanique et expérimentation	113
a) <i>Précisions embryographiques: microtome, méthode projective et modèles de cire</i>	115
b) <i>La reproduction artificielle en tant qu'exercice de synthèse</i>	118
c) <i>Les expériences simples et la déduction de paradigmes mécaniques</i>	121
3.2 Le renouveau du préstructuralisme par une histoire physiologique du développement	124
a) <i>His et la théorie de la préstructuration du disque germinal</i>	126
b) <i>L'épigenèse parablastique: obstacle d'une physique du développement?</i>	132
c) <i>Scientificité et représentation théorique: le problème de l'hérédité</i>	135
3.3 His contre Haeckel: explications historique et mécanique de l'ontogenèse	137
a) <i>W. His, critique du programme haeckelien</i>	138
b) <i>Causes historiques ou causes prochaines? L'embryologie en mutation</i>	142
c) <i>Ontogenèse et mémoire: défendre la méthode historique</i>	146
d) <i>Complémentarité méthodologique et incompatibilités théoriques</i>	149
4. La lutte des parties dans l'organisme (1881): une synthèse physiologique du darwinisme	157
4.1 L'adaptation fonctionnelle comme complément à la sélection naturelle	163

4.2	La dimension téléologique : la structuration des individus biologiques	169
	a) <i>Milieu intérieur et individualité cellulaire</i>	169
	b) <i>Du pathologique au physiologique : analogie parasitaire et surcroissance</i>	172
	c) <i>La tectologie haeckelienne et l'organisation systémique de la lutte</i>	176
4.3	La lutte des parties comme mécanisme ontogénétique et homéostatique	177
	a) <i>Une lutte interne aux individus emboîtés, des plastidules aux organes</i>	177
	b) <i>Le développement, un mouvement en équilibre : autoformation et autorégulation</i>	182

TROISIÈME PARTIE

L'ENTWICKLUNGSMECHANIK À LA CONQUÊTE DE L'INVISIBLE

5.	La révolution karyokinétique : le développement du préformationnisme idioplasmique	193
5.1	De la théorie protoplasmique à la karyokinèse : l'amorce d'une révolution	195
	a) <i>Réductionnisme et organicisme au sein de la théorie protoplasmique</i>	195
	b) <i>Le tournant karyologique de la théorie cellulaire (1873-1884)</i>	198
	c) <i>La promesse d'une morphologie de l'hérédité</i>	204
5.2	Le sens de la division indirecte	205
	a) <i>La méthode morphologique et la déduction fonctionnelle</i>	205
	b) <i>Weismann et la différenciation : l'invention de la mort somatique</i>	209
	c) <i>Le sens d'une (hypothétique) division inégale des qualités</i>	211
	d) <i>L'isolement nucléaire des qualités et le développement héréditaire</i>	213
5.3	La théorie idioplasmique de Carl von Nägeli (1884)	215
	a) <i>L'analyse moléculaire du grain d'amidon : de la micelle à l'idioplasme</i>	217
	b) <i>Le système idioplasmique aux fondements d'une biologie générale</i>	219
	d) <i>Le legs de Nägeli : la norme idioplasmique et ses modalités épigénétiques</i>	224
5.4	L'appropriation de la théorie idioplasmique par August Weismann	227
	a) <i>La lignée germinale chez les hydrozoaires</i>	229
	b) <i>Le dédoublement idioplasmique et la division inégale des plasmas</i>	230
	c) <i>La désagrégation des Anlagen comme mécanisme invisible de la différenciation</i>	232
	d) <i>Le préformationnisme weismannien et le néodarwinisme</i>	236

6. La mécanique du développement interprétée : de l'autodifférenciation à la mosaïque	241
6.1 E. Pflüger et l'isotropie de l'œuf: premier acte d'une embryologie expérimentale	241
a) <i>La démonstration expérimentale de l'isotropie relative de l'œuf</i>	242
b) <i>L'isotropie absolue et la spéculation épigénétiste: être à la merci de la gravité</i>	244
c) <i>La réinterprétation des résultats de Pflüger: Born, Roux et O. Hertwig</i>	245
d) <i>L'isotropie relative et la détermination promorphologique de l'œuf</i>	248
6.2 <i>L'Entwicklungsmechanik</i> : la naissance d'un programme de recherche	250
a) <i>Causalité, mouvement et énergie: le cadre heuristique de l'Entwicklungsmechanik</i>	250
b) <i>Entre le visible et l'invisible: méthode et concepts de l'Entwicklungsmechanik</i>	252
c) <i>La méthode directe et l'analogie industrielle</i>	254
6.3 Mosaïcisme et post-génération: retour à une typologie du développement	256
a) <i>La production de demi-embryons et la normalisation de la mosaïque</i>	257
b) <i>La post-génération</i>	261
c) <i>Du développement anormal au développement typique</i>	263
6.4 Laurent Chabry et la tératologie expérimentale	266
a) <i>La tératologie en devenir: du transformisme expérimental à la méthode directe</i>	266
b) <i>Laurent Chabry et l'inauguration d'une tératologie du développement</i>	270
c) <i>Phylogénie cellulaire et déterminisme: l'heuristique de la préformation</i>	273
d) <i>La génération de fractions d'individus par sphacèles spontanées et artificielles</i>	275
e) <i>Chabry, idéologue? Défendre la rationalité scientifique</i>	277
f) <i>Les succès de Roux et Chabry: la consolidation de la thèse mosaïciste</i>	279
7. L'Umdifferenzierung: l'obstacle épigénétique des modèles mécaniques	283
7.1 De la post-génération à la <i>Theilbildung</i> : Driesch et la démonstration épigénétique	284
a) <i>La science selon Driesch: la justification néokantienne de l'Entwicklungsmechanik</i>	286
b) <i>La Teilbildung et l'effet de pression: la réfutation de la thèse Roux- Weismann</i>	288

7.2 Roux et la sauvegarde de la théorie mosaïciste	293
a) <i>Préformation et épigénèse: de problème à modes opératoires du développement</i>	293
b) <i>L'Umdifferenzierung en tant que post-génération complexe</i>	295
c) <i>L'axiome drieschéen et la généralisation de la différenciation corrélative</i>	299
7.3 L'hérédité en mosaïque (1892): Weismann et la nature intime du plasma germinal	299
a) <i>La théorie pangénétique de De Vries</i>	300
b) <i>La pangénèse idioplasmique: la nouvelle synthèse de Weismann</i>	305
c) <i>Le néopréformationnisme</i>	308
d) <i>La schématisation mécanique des phénomènes régénératifs</i>	311
e) <i>La multiplication des généraux mécaniques: les lacunes du modèle weismannien</i>	314
f) <i>La réception weismannienne des résultats de Driesch: la menace de la Teilbildung</i>	316
7.4 Driesch: de l'épigénèse causale à l'épigénèse vitaliste	318
a) <i>De Herbst à Driesch: la modélisation de l'induction embryonnaire</i>	319
b) <i>La dimension prospective de la problématique du développement</i>	324
c) <i>La régulation secondaire et le tournant vitaliste</i>	326
d) <i>La justification idéaliste du vitalisme critique</i>	330
e) <i>Le néovitalisme affirme la prédétermination formelle du développement</i>	331
f) <i>Vitalisme et évolution</i>	333
g) <i>La valeur heuristique et épistémologique du tournant vitaliste de Driesch</i>	333
7.5 Oscar Hertwig et la critique du mécanisme: la revanche de l'organisme élémentaire	335
a) <i>O. Hertwig, critique de la dérive machinale de l'heuristique mécaniste</i>	337
b) <i>Les deux visages de Janus de la pensée essentialiste</i>	341
c) <i>La théorie biogénétique et la communication des organismes cellulaires</i>	343
d) <i>La synthèse entre la préformation et l'épigénèse</i>	349
Conclusion	355
Bibliographie	377
Liste des figures	393

INTRODUCTION

Au début des années 1970, la philosophie de la biologie s'établit comme discipline dans le monde anglo-saxon en remplissant une fonction intellectuelle particulière : la défense de l'autonomie de la biologie face à l'idéal réductionniste d'une science unifiée par le modèle de la physique. C'est notamment par l'accomplissement de cette tâche qu'elle émerge de la philosophie des sciences et procède à la différenciation de ses propres analyses théoriques, problématiques et controverses. Si le vivant est traditionnellement un thème porteur de la philosophie occidentale, la philosophie de la biologie se distingue de l'épistémologie des sciences de la vie, dont l'approche historique est caractéristique d'une tradition française (et plus largement continentale) qui, marquée par les travaux de Gaston Bachelard et de Georges Canguilhem, s'était jusqu'à récemment développée de manière plus ou moins autonome.

Certains épistémologues de la biologie, tels Jean Gayon, François Duchesneau et Philippe Huneman, ont érigé des ponts disciplinaires entre ces deux traditions. Plus ou moins privée de la construction historique de son objet, la philosophie de la biologie comblerait par ces rapprochements une lacune manifeste, ne serait-ce qu'en éclairant l'analyse de ses concepts et de ses problématiques par une trame thématique historiquement constituée. Or, les bénéfices d'une telle alliance seraient réciproques ; la présente étude, qui s'inscrit en continuité avec l'épistémologie historique, se munit de certaines innovations philosophiques pour approfondir l'analyse de ses objets, notamment sur la question des fonctions, de l'émergence, du réductionnisme et de la causalité. Ces deux approches apparaissent donc complémentaires, car la constitution des systèmes théoriques de la connaissance biologique est analogue à celle des systèmes organiques. En leur dimension synchronique, ces systèmes font entre autres l'objet d'une décomposition analytique de leur architecture fonctionnelle ; mais seule une perspective diachronique donne

accès à leur architectonique fondatrice, qui organise et institue, dans sa progression temporelle et empirique, un réseau logique composé de principes, d'axiomes, de modèles, d'analogies et de concepts. Par ce regard rétrospectif, l'épistémologue appréhende les modalités rationnelles de structuration du savoir positif, y décèle les problèmes fondamentaux qui sont toujours à l'œuvre et projette, de manière prospective, des pistes de solution actuelles qui s'avèrent cohérentes et adaptées au rassemblement contextuel de ces modalités.

Tandis qu'un dialogue persistant entre ces deux traditions devrait favoriser un métissage disciplinaire souhaitable, la valeur de l'histoire des sciences semble pourtant remise en cause dans un contexte d'éclatement de la méthodologie historiographique en l'absence d'un programme de recherche solidement institutionnalisé qui afficherait clairement ses ambitions épistémologiques. Comme les anciennes divisions programmatiques de l'histoire des sciences – représentées par les écoles philosophique, sociologique et historienne¹ – faisaient obstacle aux symbioses méthodologiques possibles, leur dépassement aurait laissé place à un pluralisme qui possède assurément ses vertus, mais au prix d'une hétéronomie en mal d'une réflexion éclairée sur la nature rationnelle de l'objet scientifique².

Ramenée aujourd'hui sous l'étiquette inclusive d'« histoire des sciences et des techniques », l'épistémologie historique peine à démontrer sa légitimité face aux exigences historiques de l'historiographie qui, dans un souci d'épuration préalable des présupposés dogmatiques, compte élaborer ses méthodes en fonction des particularités locales des objets à l'étude³. Nous partageons à cet égard la thèse d'Imre Lakatos, selon laquelle « des présupposés méthodologiques conditionnent toujours la saisie d'une relative "logique interne" de l'histoire ». L'ambition d'une détermination strictement *a posteriori* de la méthode aurait comme conséquence « de refouler à notre insu l'action latente de présupposés non assumés ». Dans sa quête de scientificité, l'histoire des sciences ne saurait se dispenser d'« une quête épistémologique préalable et continue

1. Voir C. Grimoult, *Histoire de l'histoire des sciences. Historiographie de l'évolutionnisme dans le monde francophone*, Genève, Droz, 2003.

2. Sur cette question, voir notamment F. Duchesneau, « Histoire et philosophie des sciences : une stratégie de convergence », *History and Philosophy of the Life Sciences*, vol. 23, n° 1, 2001, p. 87-103.

3. Ce projet est entre autres exprimé par A.-L. Rey, « Introduction », dans A.-L. Rey (dir.), *Méthode et histoire. Quelle histoire font les historiens des sciences et des techniques?* (p. 15-24), Paris, Classiques Garnier, 2013.

sur la spécificité de la rationalité scientifique et de son développement historique⁴».

La source profonde des divergences entre les différentes tendances méthodologiques en histoire des sciences ressortit, croyons-nous, à l'adoption de différents statuts ontologiques pour l'argumentation scientifique et ses éléments théoriques. Rarement assumée de manière explicite, cette adoption conditionne néanmoins la perspective épistémologique sur la chose épistémique : la connaissance positive est-elle formée d'un ensemble de *croyances* jugées vraies par une communauté d'experts conditionnée par des matrices psycho-sociales, ou est-elle plutôt une *structure symbolique* émergente, dont l'évolution s'accomplirait, en vertu des normes rationnelles inhérentes à sa finalité épistémique, de manière plus ou moins indépendante des individus qui y prennent part ? Ce questionnement ne doit pas faire figure de faux dilemme et y répondre n'est pas chose simple. Mentionnons tout au plus que les choix conceptuels de l'épistémologue – parlant de « structures théoriques », de leur « architectonique » ou de leur « genèse » – s'inscrivent sans doute dans un jeu de métaphores, mais dénotent, par cette médiation analogique, des objets sémantiques dont sont postulés, d'abord l'existence dans un certain « espace » d'intelligibilité, ensuite un développement historiquement et rationnellement organisé. La valeur épistémologique de l'histoire des sciences résiderait ainsi tant dans la schématisation concrète de ces objets à partir d'un matériau historique composé de diverses sources documentaires (articles scientifiques, essais théoriques, monographies, manuscrits, correspondances, etc.) que dans la confrontation empirique d'approches et de modèles issus de la philosophie des sciences. Ensemble, la philosophie des sciences et l'épistémologie historique ont le projet commun de retracer les parcours logiques menant à la découverte, l'une mettant surtout en relief ce qu'ils ont de spécifique, voire d'universel, l'autre relevant également leurs particularités contextuelles. À cet égard, nous partageons avec François Duchesneau la conviction qu'on ne saurait « se donner une représentation philosophique de la science qui ne s'articule à une compréhension historiquement instruite de l'émergence et de la structuration des connaissances et pratiques scientifiques en leur diversité même⁵ ». L'histoire des sciences est donc le « laboratoire de l'épistémologie ». C'est d'ailleurs en vertu de cette étroite collaboration disciplinaire que l'épistémologie assurerait

4. G. Bolduc, « Mirko Grmek face à Karl Popper : défendre la valeur épistémologique de l'histoire des sciences », dans P.-O. Méthot (dir.), *Médecine, science, histoire. Le legs de Mirko Grmek* (p. 79-110), Paris, Matériologiques, 2019, p. 110.

5. F. Duchesneau, *loc. cit.*, p. 92.

son statut non pas de « métascience », mais de science objective du savoir positif, car elle confronterait ses propres constructions théoriques à une source empirique qui lui serait extérieure, soit les développements passés de la connaissance scientifique.

Pour notre part, nous adhérons globalement à la définition programmatique du domaine spécifique de l'histoire des sciences telle que formulée par Mirko Grmek : « le domaine spécifique de l'histoire des sciences est l'étude et l'explication de la genèse et des transformations des structures du savoir scientifique⁶ ». Le présent ouvrage, dédié à l'étude de la genèse de l'embryologie expérimentale, s'inscrit pleinement dans ce champ d'investigation. Il part de l'hypothèse selon laquelle le renouvellement de la problématique classique du développement par Wilhelm Roux (1885), problématique prenant typiquement la forme d'une opposition conceptuelle entre la préformation et l'épigenèse, est une condition épistémologique de possibilité de l'émergence de l'embryologie expérimentale. Or, notre étude possède également une dimension proprement philosophique. Dans la mesure où cette opposition historiquement récurrente semble façonner les théories de la génération depuis Aristote et, plus récemment, la biologie développementale dans sa problématisation constituante, elle serait susceptible de contenir des modes d'intelligibilité antinomiques qui, appliqués à un nouveau champ spécifique de phénomènes, orienteraient la théorisation du développement dans des voies antagonistes, toutes deux étant plus ou moins cohérentes avec les faits empiriques privilégiés. Inhérents aux modalités de la rationalité biologique, ces modes alimentaient une dialectique parente de celle que l'on retrouve entre la téléologie et le mécanisme, s'avérant ainsi un élément clé de la découverte en biologie. Abordons d'abord cette thématique et son institution dans le cadre de l'*Entwicklungsmechanik*, programme de recherche principal d'embryologie expérimentale.

Préformation et épigenèse

La persistance historique du débat entourant la nature préformée ou épigénétique du développement, en plus de la variété phénoménale de ses projections schématiques sur des problèmes analogues (psychologiques, anthropologiques, éthiques, etc.), confère certainement à cette dualité le

6. M. Grmek, « Définition du domaine propre de l'histoire des sciences et considérations sur ses rapports avec la philosophie des sciences », *History and Philosophy of the Life Sciences*, vol. 1, n° 1, 1979, p. 4.

statut de problème philosophique classique. La reconnaissance de son universalité doit être aussitôt pondérée par une contextualisation accrue de chaque champ particulier d'occurrence sémantique, car le couple *préformation et épigénèse* partage le sort de tous les grands concepts : redéfinitions logiques, transports analogiques, équivoques récurrentes, manipulations rhétoriques et sophistiques. Si un concept ne se transmet qu'au prix d'un malentendu, il y a, au-delà de la continuité superficielle du signifiant et de ses manifestations discursives, des réseaux logiques et sémantiques submergés qui déterminent son rôle épistémologique au sein de théories historiquement situées. Il s'agit donc de cerner les modalités régionales de leurs manifestations et d'en analyser les fonctions rationnelles avant de correctement rendre compte de ce caractère universel.

D'emblée s'impose une distinction majeure entre deux problèmes qui, bien qu'intimement liés par la nature même du développement, sont, de manière globale, théoriquement et historiquement discernables : le problème de la *structure* du germe et celui de la *détermination causale* du développement. Trouvant ses origines dans les théories antiques de la génération, mais qui fut remis à l'ordre du jour par le succès croissant des modèles mécanistes d'explication, le premier occupa intensément les philosophes et naturalistes des xvii^e et xviii^e siècles. Globalement, il s'agissait de déterminer si l'organisme était plus ou moins formé *ab initio* dans le germe (si tel est le cas, s'ajoute le problème de l'origine d'une telle structure initiale), ou s'il n'acquerrait sa structure anatomique visible qu'à partir d'une matière germinale plus ou moins homogène, par le biais de transformations morphologiques. Deux pôles théoriques définissaient les hypothèses répondant à cette problématique, soit celui de la préformation complète d'un germe⁷ miniature et celui de sa formation *de novo*.

À des fins de clarification conceptuelle, nous désignons ce premier pôle comme la thèse de la *préstructuration* (non pas comme action structurante, mais comme façon d'être structurée). Pour nous référer à cette thèse, nous écartons intentionnellement le terme de « préformation », d'abord parce que nous lui réservons, à l'instar de W. Roux, un sens « profond », soit l'*antériorité (en acte ou en puissance) de la forme*. Si

7. Un enjeu considérable était l'origine sexuelle du germe. Ce dernier provenait-il d'un « vers spermatique » ou de l'œuf ? Pour une analyse des interprétations spermatistes et ovistes et les considérations philosophiques qui les motivaient, voir C. Pinto-Correia, *The Ovary of Eve. Egg and Sperm and Preformation*, University of Chicago Press, 1997.

nous n'empruntons pas davantage le terme « préexistence des germes⁸ », c'est d'abord parce que la théorie de l'emboîtement originel n'est, selon l'analyse de Jacques Roger, qu'une solution théorique philosophiquement contingente et extrinsèque au problème de l'origine de la structure de l'organisme en tant que tel. Par ailleurs, nous nommons l'alternative à la préstructuration *épigénèse structurale*, dans le but de la distinguer de sa thèse homonyme appartenant à la problématique de la détermination causale. Cette dernière, qui s'imposa à l'occasion de l'émergence de l'*Entwicklungsmechanik* dans les années 1880, opposait également deux pôles théoriques : d'une part, celui de la prédétermination causale et « interne » des transformations morphogénétiques, auquel nous nous référerons donc comme à la thèse de la *prédétermination* ou encore au « néopréformationnisme » (terme du zoologiste Oscar Hertwig) ; d'autre part, celui de la détermination multifactorielle de ces transformations – notamment sous l'influence qualitative des conditions ambiantes et de la corrélation cellulaire – que nous nommons *épigénèse causale*. Cette distinction conceptuelle s'avérera nécessaire afin d'élucider les nombreux amalgames conceptuels et théoriques, dont l'histoire des sciences du vivant fut à la fois actrice et témoin.

Chez Aristote, inventeur du modèle de l'*épigénèse*⁹, les questions morphologiques et causales allaient en effet de pair. Si Aristote est en mesure de réfuter la thèse préstructuraliste d'Empédocle¹⁰, c'est entre autres en offrant un modèle explicatif qui rende mieux compte des observations embryologiques et zoologiques qu'il a menées. Généralement par le biais du mouvement spermatique communiqué lors de la reproduction, le mâle transmettrait ainsi avec plus ou moins de difficulté sa forme (*eidos*) à la matière germinale de la femelle, assurant, dans un cycle perpétuel de génération et de corruption, l'actualisation éternelle des formes spécifiques. Devant la qualité des observations du préstructuraliste Albrecht von Haller, le pionnier de l'embryologie moderne Caspar Friedrich Wolff

8. J. Roger, *Les sciences de la vie dans la pensée française du XVIII^e siècle. La génération des animaux de Descartes à l'Encyclopédie*, Paris, Albin Michel, 1993, p. 325-384.

9. Héritier d'Aristote, William Harvey aurait été le premier à faire usage, dans *Exercitationes de generatione animalium* (1651), du terme *epigenesis* (du grec ancien, « au-dessus de la génération »), afin de signifier que le développement consiste en la formation croissante de nouvelles entités à partir d'un matériel germinal non structuré. G. B. Müller et L. Olsson, « Epigenesis and epigenetics », dans B. K. Hall et W. M. Olson (dir.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology* (p. 114-123), Cambridge (MA), Harvard University Press, 2003, p. 115.

10. D. J. Depew, « Consequence etiology and biological teleology in Aristotle and Darwin », *Studies in History and Philosophy of Biology and Biomedical Sciences*, vol. 39, n° 4, 2008, p. 383.

vit pour sa part le besoin de démontrer empiriquement l'épigenèse structurale – par une description détaillée de la formation des intestins, notamment – tout en suspendant temporairement son jugement quant à ses causes, tel qu'exprimé dans sa *Dissertatio* (1766-1768) :

[...] On peut assurément conclure que les parties du corps n'ont pas toujours existé mais qu'elles ont été produites successivement, quelle que soit d'ailleurs la manière dont cette production est réalisée. En effet, je ne dis pas que ces parties sont produites par une rencontre de particules, par une fermentation, par des causes et des raisons mécaniques, ou par des forces de l'âme; je dis seulement qu'elles sont produites¹¹.

Alors que la précision morphologique et la théorie cellulaire ont amené dans la seconde moitié du XIX^e siècle un consensus presque généralisé autour d'une certaine épigenèse structurale, c'est bien Wilhelm Roux, le fondateur de l'*Entwicklungsmechanik*, qui est à l'origine de la toute première récupération analogique du débat classique entre préformationnistes et épigénétistes, dans le but d'y associer la problématique centrale de son propre programme de recherche.

C'est donc à l'occasion de son premier *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo* (*Contributions à la mécanique du développement de l'embryon*, 1885)¹² que Roux s'affichera en continuité avec cette grande tradition embryologique. Selon lui, les victoires de l'embryologie descriptive (*Entwicklungsgeschichte*) ont rendu possible l'élaboration d'une véritable *cinématique* du développement, c'est-à-dire l'étude des mouvements morphogénétiques indépendamment des causes qui les produisent. Or, l'objectif du programme rouxien d'embryologie expérimentale est précisément l'établissement d'une *cinétique*, c'est-à-dire une théorie causale de ces mouvements. Devant l'énigme du rôle des déterminants héréditaires du développement, l'embryologiste doit établir une discrimination conceptuelle primaire entre les causes internes, c'est-à-dire héréditaires, et les causes externes, source de variations adaptatives. Appliquée de manière rationnelle et ciblée, la méthode expérimentale permettra donc d'appréhender ces causes, de les catégoriser convenablement et finalement de déterminer si le développement s'avère une production de variations réelles ou seulement apparentes.

11. C. F. Wolff, « Le rôle des feuillettes dans la formation des intestins [1766-1768] », traduit par J.-C. Dupont et S. Schmitt, dans J.-C. Dupont et S. Schmitt (dir.), *Du feuillet au gène. Une histoire de l'embryologie moderne fin XVIII^e/XX^e siècle* (p. 7-9), Paris, Rue d'Ulm, 2004, p. 8.

12. W. Roux, « Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo », *Zeitschrift für Biologie*, vol. 9, n° 3, 1885, p. 411-526.

Cette nouvelle problématique à laquelle les zoologistes sont confrontés n'est donc pas sans rappeler, nous dit Roux, l'opposition classique entre l'épigénèse (*Epigenese*) et l'« évolution » (*Evolution*, c'est-à-dire la préformation¹³). Roux reconnaissait naturellement les résultats probants des analyses embryologiques de Christian Pander, favorables à l'épigénèse structurale, mais l'étude approfondie des causes du développement permettait désormais de saisir cette opposition classique dans un « sens plus profond¹⁴ », comme en témoigne ce passage capital :

[...] l'épigénèse ne signifie pas seulement la production [*Bildung*] de formes diverses par les forces d'un substrat *formellement* simple, mais [qui est] peut-être d'une extraordinaire complexité interne: [il s'agit] plutôt de la *néoformation de la diversité* au sens le plus strict, l'augmentation réelle d'une diversité effective. En revanche, l'évolution est le simple *devenir perceptible de différences latentes préexistantes*¹⁵.

En soulevant l'inachèvement de la problématique « profonde » du développement, c'est-à-dire celle de sa possible *prédestination*, Roux réévalue donc le potentiel *générateur* du développement. Cette question renvoie d'ailleurs à des problèmes d'ontologie classique: celui de la nécessité et de la contingence, celui de la permanence et du devenir. L'activité philosophique et savante avait longtemps été associée à la capacité de saisir la nécessité nomologique ultime derrière l'apparence de contingence à l'origine des variations irrégulières du phénomène vital. Même au sein de plusieurs théories épigénétistes structurales, soit le devenir morphogénétique ne laisse aucune place à la contingence en obéissant à une stricte prédétermination des puissances en formation (J. T. Needham)¹⁶, soit il est étroitement contenu dans des balises typologiques spécifiques (Karl Ernst von Baer) dont la sortie ne peut être provoquée que par une perturbation accidentelle des conditions d'exercice. C'est d'ailleurs en ce sens que Bernard Balan souligne que l'un des fondateurs de l'embryologie moderne et héritier du schéma aristotélicien, Karl E. von Baer, « exclut du développement par différenciation toute néoformation, et réintroduit par ce biais dans l'épigénèse un préformationnisme de l'Idée¹⁷ ». La plupart

13. P. J. Bowler, « The changing meaning of “evolution” », *Journal of the History of Ideas*, vol. 36, n° 1, 1975, p. 96.

14. W. Roux, *loc. cit.*, p. 414.

15. *Ibid.* Souligné par Roux.

16. F. Duchesneau, *La physiologie des Lumières. Empirisme, modèles et théories*, Paris, Classiques Garnier, 2012, p. 422-429.

17. B. Balan, *L'ordre et le temps. L'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIX^e siècle*, Paris, Vrin, 1979, p. 17.

des commentateurs récents d'Aristote contestent cependant l'attribution d'un « préformationnisme formel¹⁸ » (en opposition à un « préformationnisme matériel ») à la théorie aristotélicienne de la génération. Or qu'elle soit « néoplatonisante¹⁹ » ou non, l'interprétation essentialiste de la pensée zoologique d'Aristote depuis Porphyre²⁰, caractérisée par l'association de la forme à l'espèce, était pourtant celle dont avaient hérité les théories épigénétiques²¹ successives. Au sein d'une réflexion spéculative élaborée dans *De conceptione* (1651), William Harvey renouvelle en ce sens l'analogie aristotélicienne de l'artisan ; tel le cerveau de l'artisan, qui est l'instrument de la production préalable de l'idée de l'objet particulier à fabriquer, l'utérus serait d'abord le lieu de la conception par le mâle géniteur d'une *idée* immatérielle de l'animal en puissance qui guiderait le développement vers son incarnation finale²². Que l'*eidōs* soit essentiellement spécifique ou individuelle, son antériorité théorique signifie tout de même, si elle prescrit des traits anatomiques fixes, un certain préformationnisme « profond » au sein de la tradition épigénétique. En définitive, comme l'épigénèse structurale ne signifiait dans certains cas qu'une actualisation d'une forme préexistante se trouvant en puissance dans un substrat matériel, il est quelque peu ironique qu'une potentielle victoire du préformationnisme causal confirmerait certains fondements de théories épigénétistes de jadis.

18. A. Kosman, « Male and female in Aristotle's *Generation of Animals* », dans J. G. Lennox et R. Bolton (dir.), *Being, Nature, and Life in Aristotle. Essays in honor of Allan Gotthelf* (p. 147-167), Cambridge University Press, 2010, p. 155. Contre Henry (2018), Kosman se range donc aux côtés de Depew (2008) et de Leunissen (2011) dans la dénonciation de l'idée qu'il y aurait une « crypto-actualité » (la formule est de Depew) de la forme animale en puissance chez Aristote. Il plaide ainsi « pour la reconnaissance de l'épigénèse formelle d'Aristote, un rappel que, selon le point de vue d'Aristote, la forme ou l'âme de l'animal généré doit venir au monde graduellement au cours du développement embryonnaire, tout comme son corps », *ibid.*

19. D. J. Depew, *loc. cit.*, p. 389.

20. D. M. Balme, « Aristotle's biology was not essentialist », dans A. Gotthelf et J. G. Lennox (dir.), *Philosophical Issues in Aristotle's Biology* (p. 291-312), Cambridge University Press, 1987, p. 296.

21. En témoigne la préface de Jules Barthélemy-Saint-Hilaire à *La génération des animaux* d'Aristote, traité qu'il a d'ailleurs traduit : « le nouvel être qui reçoit la forme spécifique, est uniquement le résidu matériel de l'excrétion qui est dans la femelle [...] on pourrait dire aussi que le mâle, qui est le dépositaire de l'espèce et de l'essence, a quelque chose de plus divin et de moins matériel que la femelle ». J. Barthélemy-Saint-Hilaire, « Préface », dans Aristote, *Traité de la génération des animaux* (p. 1-CCXLI), Paris, Hachette, 1887, p. CXX-CXXIV.

22. J. G. Lennox, « The comparative study of animal development: William Harvey's Aristotelianism », dans J. E. H. Smith (dir.), *The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy* (p. 21-46), Cambridge University Press, 2006, p. 43, 44.

La méthode expérimentale de Roux est quant à elle portée par une heuristique mécaniste vers la recherche analytique de la détermination causale, recherche qui doit ultimement mener à un plan topographique des causes efficientes du développement. Si cette carte révèle que « l'énergie²³ » déterminante provient de sources « internes » et donc héréditaires, alors nous n'aurons affaire qu'à une *apparence d'épigénèse* (en accord avec la racine étymologique d'« épigénèse » : *formation externe*), de manière analogue aux métamorphoses « apparentes » postulées par les préstructuralistes qui ont précédé l'ascension de l'*Entwicklungsgeschichte* (« histoire [morphologique] du développement »). En effet, une détermination strictement héréditaire et « indépendante » signifierait que les potentialités totales de l'œuf sont égales, et non pas supérieures, à celles réalisées²⁴. Seule une formation « dépendante » d'une adaptation fonctionnelle aux fluctuations des conditions « extérieures » mènerait à la conclusion inverse. Roux n'envisage pas, au point culminant de ses recherches, la confirmation d'une configuration causale unilatéralement épigénétique, ce qui livrerait le développement à la merci des irrégularités circonstancielles du milieu. Sa tâche est plutôt de déterminer le partage actuel des deux principes formateurs, c'est-à-dire l'*hérité* conservatrice et l'*adaptation* innovatrice. En vertu de la complémentarité anticipée de ces principes – dont le programme rouxien aurait directement hérité du morphologiste darwinien Ernst Haeckel – une résolution synthétique est donc envisageable à l'horizon. Prédétermination et épigénèse causales représenteraient donc les extrémités du spectre théorique de l'*Entwicklungsmechanik*, plutôt que deux positions strictement irréconciliables.

De nombreuses réactivations de l'opposition entre préformation et épigénèse au sein de programmes de recherche émergents ont eu lieu au cours de l'histoire de la biologie. Elles s'opéraient toujours en vertu d'une redéfinition plus ou moins explicite des concepts empruntés et suggéraient parfois l'existence de la permanence trans-théorique de principes heuristiques, voire métaphysiques, *essentiellement* préformationnistes et épigénétistes. C'est d'ailleurs sur cette permanence que se fondait la légitimité de telles appropriations symboliques dans de nouveaux contextes de problématisation. La croyance en l'existence de telles préconceptions transhistoriques à l'origine des théorisations particulières du développement s'est ainsi peu à peu implantée, au point où une

23. W. Roux, *loc. cit.*, p. 423.

24. L'embryologiste Hans Driesch parlait de « puissance prospective » (potentialités totales) et de « valeur prospective » (potentialités réalisées). H. Driesch, *Analytische Theorie der organischen Entwicklung*, Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1894.

stratégie de réfutation d'une théorie du développement peut s'appuyer sur la dénonciation de ces préjugés métathéoriques sous-jacents, alors que les infirmations empiriques y jouent un rôle secondaire. Par exemple, ce commentaire de Richard Lewontin en avant-propos d'un ouvrage programmatique de la DST (*Developmental Systems Theory*) illustre parfaitement cette stratégie :

Comme le relève Oyama, dans la lutte entre préformationnistes et épigénésistes, ce sont véritablement les préformationnistes qui ont gagné, bien que nous ne croyions pas qu'il y ait un homme minuscule dans chaque cellule spermatique. On soutient plutôt qu'il existe le « plan directeur » [*blueprint*] ou le « programme informatique », ou encore l'« information » nécessaire pour spécifier l'organisme déjà présent dans l'œuf fécondé. Mais quelle différence importante y a-t-il, hormis des détails mécaniques, entre un individu préformé et toute l'information nécessaire pour spécifier cet individu ? La métaphore du « développement » règle notre problématique²⁵.

En étudiant la fondation de l'*Entwicklungsmechanik*, on se rend compte d'abord que ces réanimations successives – ici dans le cadre des théories cybernétiques de l'expression génétique – répondent à la problématique *profonde* dégagée par Roux en 1885 dans ses *Contributions*. Suivant cet exemple, si « l'information nécessaire à la précision de l'organisme » se trouve déjà dans l'œuf fécondé, alors le développement n'implique aucune « augmentation réelle d'une diversité effective » et n'est donc que « le simple devenir perceptible de différences latentes préexistantes ». Enfin, l'épistémologie historique révèle toutefois qu'une hypothèse préformationniste ou épigénétiste dépend largement de ces « détails mécaniques », c'est-à-dire de la découverte de mécanismes, comme la mitose et la séparation de la ligne germinale, ou encore de résultats expérimentaux, tel l'engendrement de larves complètes à partir de moitiés isolées d'embryon. Ces hypothèses scientifiques s'élaborent donc généralement à la lumière de nouvelles données empiriques, et non pas uniquement à partir de présupposés idéologiques auxquels une explication *ad hoc* rendrait l'expérience conforme.

Considérant les succès contemporains de la discipline nommée « l'épigénétique » (*epigenetics*) et ses larges répercussions dans les sciences biologiques et médicales, soulignons au passage que la création théorique de cette dernière, à laquelle l'embryologiste et généticien Conrad

25. R. C. Lewontin, « Foreword », dans S. Oyama, *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution* (2^e éd.) (p. vii-xv), Durham (NC), Duke University Press, 2000, p. xii.

Waddington (1905-1975) a grandement contribué, avait initialement comme objectif de trouver une solution synthétique à la problématique de l'*Entwicklungsmechanik*:

Nous savons qu'un œuf fécondé contient *certain*s éléments préformés – c'est-à-dire les gènes et un certain nombre de régions différentes du cytoplasme – et nous savons qu'au cours du développement, ceux-ci interagissent dans des processus épigénétiques pour produire des caractères adultes finaux et des traits qui ne sont pas individuellement représentés dans l'œuf. Nous voyons donc que la préformation et l'épigénèse sont toutes deux impliquées dans le développement embryonnaire [...]²⁶.

Convaincu de l'importance des progrès de la génétique pour notre compréhension de l'embryogenèse, Waddington conçoit l'épigénétique comme la jonction de la génétique et de l'« épigénèse », celle-ci étant la génération de traits nouveaux et non « représentés » dans le germe par une interaction particulière des éléments préformés²⁷. Conçue initialement par Waddington comme la nouvelle embryologie causale, l'épigénétique excède la génétique, mais n'en est pas moins dépendante, car son objet d'étude appelé « l'épigénotype », c'est-à-dire l'ensemble des relations organisatrices entre ces éléments hérités et l'environnement, est limité par les possibilités combinatoires des gènes et de leurs produits ; ces relations sont notamment représentées par le modèle notoire du « paysage épigénétique²⁸ ». Suivant ce modèle, le développement n'en produirait pas moins une diversité supérieure à celle qui se retrouverait dans ses éléments initiaux, et posséderait donc une dimension créatrice, « épigénétique » dans le sens rouxien du terme : cette dimension aurait ainsi exigé cette invention programmatique. Généralement définie comme « l'étude de changements dans la fonction génique qui sont héréditaires par la voie mitotique et/ou par la voie méiotique et qui ne peuvent pas être expliqués par des changements dans la séquence de l'ADN²⁹ », l'épigénétique telle que pratiquée aujourd'hui se restreint

26. C. H. Waddington, *Principles of Development and Differentiation*, New York, Macmillan, 1966, p. 15. Souligné par Waddington.

27. L. van Speybroeck, « From epigenesis to epigenetics: The case of C. H. Waddington », *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 981, n° 1, 2002, p. 67, 68.

28. C. H. Waddington, *The Strategy of the Genes: A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*, Londres, Allen & Unwin, 1957. Voir également E. Jablonka et M. J. Lamb, *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral and Symbolic Variation in the History of Life*, Cambridge (MA), MIT Press, 2005.

29. Russo *et al.* cités par M. Morange, « The relations between genetics and epigenetics. A historical point of view », *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 981, n° 1, 2002, p. 56.

essentiellement, il est vrai, à l'étude de mécanismes affectant l'expression génétique comme la méthylation de l'ADN et la modification des histones. Mais chez la plupart des eucaryotes, ces études révèlent que la combinaison de ces deux facteurs constitue un vaste réseau épigénétique mémorisé, un « épigénome » qui « assure une interface entre la constitution génétique d'un organisme et son environnement³⁰ ». C'est en vertu de l'étude de l'ampleur de cette interface et de ses possibilités créatrices que l'épigénétique contemporaine s'inscrit toujours dans l'horizon de la problématique « profonde » du développement posée par Roux en 1885.

Particulièrement dans la troisième partie de cet ouvrage, une analyse approfondie de la trajectoire des concepts de préformation et d'épigénèse au sein de l'*Entwicklungsmechanik* permettra d'élucider ce que nous avons appelé une *logique antinomique de la découverte*. Lorsqu'elle débouche sur une solution synthétique, celle-ci n'y parviendrait de manière intelligible qu'à l'intérieur d'un contexte de justification formé par l'accès à de nouvelles falsifications et corroborations empiriques, ainsi qu'à de nouveaux outils théoriques permettant de désamorcer l'aporie inhérente à ce mode binaire de formulation. D'entrée de jeu, le cas du couple préformation/épigénèse apparaît particulièrement digne d'intérêt, car il se serait métamorphosé au cours de nombreux reports analogiques dans le but de recréer une telle logique au sein de nouvelles stratégies épistémiques, tout en préservant un fond problématique essentiel : le rapport entre le développement et ses conditions initiales, définissant par le fait même sa nature. Signe qu'il constituera un enjeu théorique important, il prendra également part à une rhétorique dans le but d'associer, à des fins promotionnelles, un programme de recherche à une tradition respectée, ou encore un adversaire aux acteurs considérés comme les « perdants » de l'histoire. Notre tâche sera donc de discriminer ces différents usages pour retracer la rationalité scientifique qui, dans son propre développement théorique, reconstruit perpétuellement le développement des êtres vivants.

* * *

Le renouvellement de la problématique du développement dans le cadre de l'*Entwicklungsmechanik* a fait l'objet, de près ou de loin, de quelques

30. V. Brahmachari et S. Jain, « Epigenetics », dans W. Dubitzky, O. Wolkenhauer, H. Yokota et K.-H. Cho (dir.), *Encyclopedia of Systems Biology* (vol. 2, p. 665-669), New York, Springer Reference, 2013, p. 665.

recherches historiographiques remarquables³¹. Les travaux de Frederick B. Churchill, Jane Maienschein, Jean-Louis Fischer, Lynn Nyhart et Klaus Sander nous ont entre autres été d'un précieux ressort. Concernant les développements de l'*Entwicklungsgeschichte* de Karl von Baer à Wilhelm His desquels émergea l'*Entwicklungsmechanik* – les travaux de Bernard Balan, Sander Gliboff, Nick Hopwood, Stéphane Schmitt et Robert Richards se démarquent par leur qualité et leur pertinence. Mais la naissance de l'embryologie expérimentale n'a, en général, pas su retenir l'attention des philosophes et des épistémologues. Il s'agissait donc pour nous d'une terre à défricher. À notre connaissance, un seul philosophe, Reinhard Mocek, lui a réservé un essai et, bien qu'elle soit limitée par une idéologie marxiste, sa contribution demeure importante. Contemporains des biologistes dont il est question dans cette étude, Yves Delage, Edmund B. Wilson et Edward S. Russell se démarquent enfin par la profondeur de leurs analyses et leur érudition en la matière. Ils ont été pour nous de véritables phares sur les voies herméneutiques parfois houleuses de la connaissance.

Sur le plan méthodologique, notre enquête est principalement informée par le modèle épistémologique d'Imre Lakatos³². En effet, ce dernier nous semble porter, comme l'ont démontré Jean Gayon³³ et François Duchesneau³⁴, un éclairage épistémologique conforme à la structuration de la connaissance biologique. Ce modèle est fondé sur la notion de *programme de recherche*. Il s'agit d'abord d'un ensemble de théories réunies par une stratégie épistémique en vue d'une explication programmée de la base empirique concernée. Dans un processus de transformation qui serait analogue à l'évolution darwinienne, ces ensembles seraient engagés dans une lutte pour l'existence avec les programmes rivaux qui prendrait la forme d'une course à l'explication de nouveaux faits et à leur prédiction corroborée. Les programmes de recherche passeraient, de manière analogue à des organismes ou des

31. Voir l'indication de ces divers travaux en Bibliographie.

32. I. Lakatos, « Falsification and the methodology of scientific research programmes », dans I. Lakatos et A. Musgrave (dir.), *Criticism and the Growth of Knowledge* (p. 91-196), Cambridge University Press, 1970 ; I. Lakatos, « History of science and its rational reconstructions », *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, vol. 1970, 1970, p. 91-136.

33. Gayon fait référence au modèle de Lakatos dans J. Gayon, *Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, traduit par M. Cobb, Cambridge University Press, 1998.

34. Duchesneau fait un usage étendu mais adapté de ce modèle dans F. Duchesneau, *Genèse de la théorie cellulaire*, Montréal et Paris, Bellarmin et Vrin, 1987. Voir les pages 14-16 pour une justification méthodologique.

espèces, par les phases générales du développement: naissance, croissance et fécondité, dégénérescence et extinction.

L'épistémologie de Lakatos permet de rendre compte d'une progression en apparence paradoxale de ces programmes: celle d'une élaboration théorique alimentée par la falsification empirique de ses modèles et de ses généralisations. Déterminant son identité spécifique, un programme de recherche se construit d'abord autour d'un noyau (*hard core*) incommensurable de présupposés métaphysiques et méthodologiques; ces éléments nucléaires constituent une heuristique qui détermine l'élaboration du cadre explicatif, celui-ci fournissant la schématisation empirique immédiate et la généralisation inférentielle. Ces heuristiques possèdent, selon les cas, une fonction négative et une fonction positive³⁵. La première consiste à enrayer toute application du *modus tollens* à ces postulats nucléaires, la redirigeant plutôt vers les postulats auxiliaires dont la modification ne remet pas en cause l'intégrité du programme. La seconde oriente plutôt la construction périphérique du cadre explicatif et de ses postulats auxiliaires de manière à anticiper et à intégrer les réfutations éventuelles. Caractérisés par leur commensurabilité distinctive, ces développements périphériques – modèles, hypothèses auxiliaires, concepts, schèmes – sont donc disposés à des révisions constantes, formant un cadre explicatif plastique qui transforme dans ses ajustements les « anomalies », c'est-à-dire les données infirmatives, en instances corroboratives. Ce cadre élargit ainsi la synthèse théorique et protège son noyau d'une falsification qui serait autrement fatale au programme de recherche.

Un autre avantage du modèle de Lakatos est qu'il reconnaît certains principes métaphysiques, autrefois considérés comme « irrationnels » ou « métathéoriques », comme des ingrédients fondamentaux de la réalisation épistémique. Il ne s'agit pourtant pas d'un passe-droit; d'autres, dépourvus d'un rôle heuristique significatif, se manifesteraient surtout lors de la justification *ad hoc* des explications récusées, signalant l'impuissance du système théorique à démontrer sa pertinence par ses moyens internes. Or, le statut épistémologique d'un présupposé métaphysique ne peut être attribué qu'à la suite d'une analyse historique préalable. Dans le cadre de cette étude, nous allons ainsi démontrer que la valeur épistémique des représentations de types matérialiste et idéaliste se limite la plupart du temps à leur compatibilité commune avec un *mécanisme causal* qui possède, au sein des programmes biologiques

35. I. Lakatos, « Falsification... », *loc. cit.*, p. 191-195.

darwinien, un rôle heuristique double : dans sa fonction négative, l'*heuristique mécaniste* prohibe l'insertion d'un principe téléologique transcendant ou vitaliste³⁶ dans la trame explicative du phénomène ; dans sa fonction positive, elle prédispose à la recherche d'une explication analytique probante ou provisoire des régularités observées à partir de régularités plus élémentaires que nous offrent entre autres la physiologie d'abord, la chimie et la physique ensuite et, surtout, leurs applications techniques. Au sein de l'*Entwicklungsgeschichte* d'Ernst Haeckel, elle se joint par exemple à la théorie darwinienne et à la loi biogénétique de la récapitulation pour former le noyau du programme de recherche, dont la reconstruction phylogénique constitue le champ d'activité³⁷.

Enfin, un aspect du modèle de Lakatos nous apparaît trop rigide, voire archaïque : la séparation absolue entre les éléments rationnels et « irrationnels » de la constitution historique de la science. Suivant cette dichotomie, seraient écartées de manière *a priori* les déterminations sociales, psychologiques et biographiques qui, meublant le contexte de la découverte, prennent pourtant part à la rationalité scientifique à une échelle individuelle et communautaire d'émergence³⁸. Motivé par ce principe, Lakatos prône même une véritable réécriture idéale de l'histoire qui épurerait de ses déraisons le devenir historiquement incarné de la science. Ainsi, bien que les programmes de recherche soient pour Lakatos d'abord associés à des communautés de chercheurs plus ou moins circonscrites, ils se détachent rapidement de leurs conditions individuelles et sociales d'apparition pour épouser un parcours de justification dans un espace rationnel fortement autonome. Dans cette optique, Lakatos n'hésite pas à se référer, par exemple, à un « proto-programme de recherche » platonicien chez Copernic³⁹. Un tel déracinement de la notion de *programme de recherche* priverait celle-ci de son substrat psychosocial d'émergence, alors qu'en réalité la détermination réciproque de cette émergence n'est jamais restreinte à un moment fondateur, mais reste toujours inhérente à

36. Il s'agit bien ici d'exclure un « vitalisme substantiel », selon lequel l'essence de la vie repose sur une substance immatérielle, comme l'âme de G. Stahl, contrairement au « vitalisme fonctionnel », fondé sur l'idée d'organisation particulière des parties d'un tout. Concernant cette distinction, C. Wolfe, *La philosophie de la biologie avant la biologie. Une histoire du vitalisme*, Paris, Classiques Garnier, 2019.

37. Voir le chapitre 2.

38. Sur ce point, la critique de M. Grmek envers l'épistémologie poppérienne est révélatrice de la valeur épistémologique du contexte de la découverte. G. Bolduc, *loc.cit.*

39. I. Lakatos, « Pourquoi le programme de recherche de Copernic a-t-il supplanté celui de Ptolémée ? [1973] », traduit par C. Malamoud et J.-F. Spitz sous la dir. de L. Giard, dans I. Lakatos, *Histoire et méthodologie des sciences. Programmes de recherche et reconstruction rationnelle* (p. 147-184), Paris, Presses universitaires de France, 1994, p. 166.

leur unité constituante. À cet égard, nous préférons la définition des programmes de recherche que propose François Duchesneau, qui seraient des « entreprises empiriques-conceptuelles requérant l'interrelation des individus, sinon en travail d'équipe, du moins en un ajustement progressif des hypothèses à vérifier, en une extension raisonnée du champ d'exploration⁴⁰ ». Cette délimitation conceptuelle permet l'étude des théories scientifiques sans qu'elles soient entièrement abstraites de leurs milieux sociaux et institutionnels d'exercice. De plus, elle permet d'y inclure, en tant qu'outils programmés, les innovations méthodologiques et techniques à l'origine des nouvelles modalités de production du phénomène. Dans cette étude, nous traiterons notamment des techniques de représentation tridimensionnelle de l'embryogenèse et de nombreux instruments qui ont permis d'adapter la méthode expérimentale à l'objet embryologique.

* * *

La première partie de cet ouvrage visera à déterminer la nature des transformations des programmes de recherche embryologiques dans le contexte de la révolution darwinienne. Certains historiens de la biologie, comme E. S. Russell, ont souligné un tournant « matérialiste » des sciences morphologiques sous l'influence de Darwin. D'autres, dont Peter Bowler, ont plutôt insisté sur le maintien du paradigme typologique qui gouvernait traditionnellement les disciplines anatomiques malgré la nouvelle adoption d'une rhétorique de style « mécaniste ». Ce tournant « mécaniste » a-t-il une quelconque valeur épistémologique ? Il fallait d'abord retracer les justifications matérialistes et néokantiennes de l'heuristique mécaniste dans la période prédarwinienne. Nous avons concentré notre analyse sur les formulations de Rudolph Virchow et de Ludwig Büchner qui, en dépit de représentations métaphysiques discordantes, favorisaient déjà la véritable implantation d'une heuristique mécaniste au sein des programmes biologiques. À défaut d'initier l'institution définitive de celle-ci comme critère de scientificité, l'avènement de la théorie darwinienne l'aurait-il catalysée et consolidée ? Le deuxième chapitre sera consacré à l'étude du tout premier programme d'embryologie évolutionnaire, soit une *Entwicklungs-geschichte* spécialement adaptée par Ernst Haeckel aux exigences de la théorie darwinienne. Son interprétation historique reste jusqu'à ce jour source de divergence,

40. F. Duchesneau, *Genèse...*, *op. cit.*, p. 13.

notamment en raison de la cohabitation, en apparence paradoxale, du darwinisme et d'une typologie du développement héritée de son programme ancestral, l'embryologie de Karl von Baer. À l'aide du principe d'une récapitulation de la phylogenèse (le développement évolutionnaire d'une lignée généalogique) dans l'ontogenèse (le développement d'un organisme) et des mécanismes héréditaires et adaptatifs postulés, Haeckel parvient néanmoins à réaliser une synthèse darwinienne cohérente et féconde dont le succès institutionnel témoigne de l'ampleur de la portée explicative. Reposant sur plusieurs bases déductives et spéculatives, cette association entre la typologie et le mécanisme sera pourtant remise en cause par la physiologie réductionniste dans son embranchement embryologique inauguré par Wilhelm His dans les années 1870.

La deuxième partie traitera, au troisième chapitre, de la fondation méthodologique d'une *physiologische Entwicklungsgeschichte* (« histoire du développement physiologique ») qui, sans être parvenue au stade de physiologie développementale, élabore une nouvelle théorie préstructuraliste par la mise en application de certaines prémisses du programme réductionniste, dont l'innovation technique, l'utilisation de modèles mécanistes et la reproduction artificielle de phénomènes embryologiques. La dénonciation des aspects dogmatiques de la pensée typologique et de l'insuffisance de l'approche phylogénique était centrale dans la promotion de ce nouveau programme. L'intérêt qui sera porté à la polémique entre Ernst Haeckel et Wilhelm His tiendra principalement à ses enjeux épistémologiques ; ceux-ci relèvent de l'articulation entre une explication causale historiquement médiatisée et une explication qui se veut strictement fidèle à la physique mécanique. Au quatrième chapitre, nous traiterons de *Der Kampf der Theile im Organismus* (*La lutte des parties dans l'organisme*, 1881), ouvrage principalement théorique de Wilhelm Roux qui jette les bases épistémologiques pour la future édification de l'*Entwicklungsmechanik*. Cette synthèse physiologique du darwinisme regrouperait d'ailleurs tant l'approche biomécaniste de His que la théorie haeckelienne de l'individualité biologique, et ce, dans une réhabilitation mécaniste d'une téléologie émergente telle qu'on la retrouve au sein de la théorie cellulaire virchowienne. La reconnaissance de l'ontogenèse en tant que milieu intérieur organisé conditionnerait-elle l'émergence d'un épigénétisme causal ?

Dans la troisième partie, notre analyse portera sur les différentes possibilités d'intellection du développement – celui-ci étant conçu par l'*Entwicklungsmechanik* comme la manifestation de la diversité structuro-fonctionnelle perceptible – selon les modélisations diver-

gentes de ses déterminations imperceptibles. À la suite de la découverte de la mitose qui s'est confirmée au début des années 1880, plusieurs biologistes identifient le noyau comme le substrat héréditaire d'une architecture complexe qui contiendrait l'ensemble des « qualités » nécessaires au développement de l'organisme (*Anlagen*), architecture nommée *idioplasme* en référence à la théorie du botaniste Carl von Nägeli. L'*Entwicklungsmechanik* se construit sur les ruines de la théorie pré-structuraliste de W. His; la démonstration expérimentale de l'isotropie relative de l'œuf par E. Pflüger, qui invalide l'idée d'une stricte prélocalisation d'ébauches organogénétiques dans le germe, est conjuguée à la théorie nucléo-idioplasmique dans l'élaboration de l'hypothèse d'un développement « en mosaïque », c'est-à-dire l'autodifférenciation de l'embryon et de chacune de ses parties. Cette hypothèse est rapidement associée à la théorie d'August Weismann: stimulé par la fécondation, l'idioplasme accomplirait une microarchitectonique dont le déploiement mécanique, opéré par la distribution inégale des qualités héréditaires aux cellules-filles lors de la mitose, se chargerait de la différenciation préprogrammée des cellules somatiques. Les premiers résultats de l'embryologie expérimentale semblent plaider en faveur de la thèse mosaïciste et de son explication weismannienne; Roux (1888, chez la grenouille) et Chabry (1887, chez l'ascidie) parviennent à produire, en détruisant un blastomère après la première division, des demi-embryons, prouvant leur indépendance factuelle à l'égard de la moitié détruite. Mais les résultats de Driesch (1892) créeront un revirement crucial. La production d'une larve d'oursin de taille réduite à partir d'un seul blastomère révèle la réorganisation complète des destins morphogénétiques des cellules. Cette découverte motivera la création de modèles alternatifs fondés sur la différenciation corrélative. Or, le dévoilement de nouvelles capacités épigénétiques de régulation réanimera l'opposition entre les rationalités mécanique et téléologique dans leur appréhension des phénomènes vitaux. Réaffirmant les principes heuristiques de la théorie cellulaire, le zoologiste Oscar Hertwig parviendra-t-il à désamorcer l'aporie entre la prédétermination mécanique et l'épigenèse vitaliste et surtout, à dévoiler les obstacles épistémologiques à sa source ?

La forme vitale est-elle virtuellement fixée dans le germe ou se détermine-t-elle au cours du devenir embryonnaire? Dans les années 1880, Wilhelm Roux cherche à résoudre ce problème par la création de l'embryologie expérimentale. Au moyen d'une reconstruction rationnelle des étapes historiques de cette discipline, cet ouvrage montre l'importance des concepts de préformation et d'épigenèse aux origines de celle-ci. L'analyse porte sur trois périodes charnières: la réforme mécaniste et darwinienne de l'embryologie morphologique par Ernst Haeckel (1866); l'avènement d'une physiologie réductionniste du développement avec Wilhelm His (1874); et la création d'une « mécanique du développement » par Roux ainsi que les interprétations néo-darwinienne, néo-vitaliste et organiciste de ses résultats les plus significatifs (1888-1908). L'auteur y soutient que ces développements suivent une logique de la découverte, selon laquelle les modèles mécaniques d'explication doivent être renouvelés lorsque leur examen empirique engendre la découverte de nouveaux phénomènes de régulation.

Ce livre traite donc d'un enjeu fondamental de la philosophie des sciences: le rapport entre la rationalité scientifique et la découverte. Il offre aussi un éclairage sur une question très actuelle de la philosophie de la biologie, soit les transformations du concept d'épigenèse en rapport avec les théories épigénétiques contemporaines. La méthodologie adoptée ici s'inscrit dans la tradition de l'épistémologie historique, consacrée à l'étude des transformations du savoir scientifique, fondée sur l'analyse historique de diverses sources documentaires. Un éclairage théorique constitué de modèles provenant de la philosophie des sciences et de connaissances scientifiques demeure ici indispensable.

Ghyslain Bolduc est postdoctorant à l'Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques (IHPST) de Paris.

ISBN 978-2-7606-4413-7



ISBN 978-2-7116-8421-2



39,95 \$

Les Presses de l'Université de Montréal
www.pum.umontreal.ca

36 €

VRIN
www.vrin.fr