

Les organismes et leur environnement : la construction de niche, l'hypothèse Gaïa et la sélection naturelle

Sébastien Dutreuil, Arnaud Pocheville

▶ **To cite this version:**

Sébastien Dutreuil, Arnaud Pocheville. Les organismes et leur environnement : la construction de niche, l'hypothèse Gaïa et la sélection naturelle. Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie , 2015, 22 (1). hal-01227499

HAL Id: hal-01227499
https://hal.science/hal-01227499

Submitted on 11 Nov 2015

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.

Merci de citer la version définitive de cet article, publiée au Bulletin de la SHESVIE (Société d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie), Volume 22, Numéro 1.

Les organismes et leur environnement : la construction de niche, l'hypothèse Gaïa et la sélection naturelle

Dutreuil[1,*] Sébastien et Pocheville[2,*] Arnaud,

* *ordre alphabétique*,

1. Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne, IHPST UMR8590,

2. Department of Philosophy and Charles Perkins Centre, University of Sydney

Résumé

Cet article s'intéresse à la manière dont sont considérées les interactions entre les organismes et leur environnement dans deux champs scientifiques contemporains : l'hypothèse Gaïa et la théorie de la construction de niche, car ce sont eux qui ont ces dernières décennies le plus œuvré à proposer des approches théoriques nouvelles mettant en avant l'existence de relations dialectiques entre les organismes et leur environnement.

Nous pensons que des ambiguïtés conceptuelles importantes sont à l'œuvre dans ces théories à propos des termes d'organisme et d'environnement. Plus précisément, le concept d'environnement étant un concept relationnel, nous montrons que des difficultés conceptuelles et théoriques importantes résultent d'un manque d'attention porté au statut des entités biologiques en jeu : de *qui* l'environnement est-il l'environnement? Le cœur de l'article s'attache à souligner et résoudre partiellement ces difficultés.

Un rappel en première section de plusieurs thèses historiques à propos de la constitution des concepts de milieu et d'environnement au 18e et 19e siècle nous permet premièrement de rappeler l'importance du rôle joué par l'entité biologique considérée, deuxièmement de souligner l'originalité historique de l'hypothèse Gaïa et de la théorie de la construction de niche. Il nous permettra enfin, après l'analyse de la manière dont sont considérées les interactions organisme-environnement dans l'hypothèse Gaïa et dans la théorie de la construction de niche (sections 2, 3 et 4), de repérer des déplacements conceptuels importants ayant été opérés ces dernières décennies à propos des concepts de milieu ou d'environnement.

Cet article s'intéresse à la manière dont sont considérées les relations entre les vivants et leur milieu, ou entre les organismes et leur environnement, dans les théories scientifiques contemporaines (de l'écologie, de l'évolution, des sciences de la Terre). Plus précisément il s'intéresse à deux champs[1] - l'hypothèse Gaïa[2] (HG) et la théorie de la construction de niche[3] (NC) - car ce sont ceux-ci qui ont, au cours des quatre dernières décennies, le plus contribué à mettre en avant le rôle actif que les organismes avaient vis-à-vis de leur environnement et à proposer des théories nouvelles sur ces questions.

Un survol historique de la manière dont ont été pensées les relations entre les vivants et leur milieu depuis l'introduction du concept de milieu (première section) nous permet d'une part de souligner l'originalité des deux champs considérés dans cette étude, d'autre part de faire un premier repérage à partir duquel nous pourrons montrer, en conclusion, certains déplacement conceptuels qui ont été opérés depuis dans les théories écologiques contemporaines. Ces rappels historiques nous permettent également de rappeler le caractère éminemment relationnel du concept de milieu ou d'environnement (l'environnement est l'environnement *d'* un organisme ou *d'*une population).

Dans les sections 2, 3, 4, et 5, nous rentrons dans le détail de l'analyse de ces deux champs (HG et NC) pour pouvoir y repérer les ambiguïtés conceptuelles et souligner la manière dont y est considéré le concept d'environnement, par-delà les affirmations générales que les auteurs de ces deux champs peuvent faire dans les introductions et définitions de leurs programmes. Nous montrerons que la diversité des objets d'étude considérés (des bactéries à la biosphère, de la chimie océanique aux nids d'oiseaux), la diversité des entreprises de modélisation déployées et des considérations théoriques avancées n'ont pas été accompagnées des progrès conceptuels nécessaires à leurs prises en charge : une attention insuffisante a été portée au statut des entités désignées par les termes d'"environnement", et, surtout, "d'organisme".

1 Le vivant et son milieu

La constitution du concept d'organisme à la fin du 18e siècle a corrélativement permis l'instauration d'une réflexion sur ce qui est extérieur à l'organisme : son milieu ou ses conditions d'existence, ainsi que l'a montré Philippe Huneman[4]. L'ouverture de l'organisme vers ce qui lui est extérieur s'est d'abord faite au sein de l'économie animale puis a été poursuivie à la fin du 18e siècle par les réflexions de Buffon sur le concept d'espèce dans les *Epoques de la nature* et celles de Kant sur l'organisme[5]. Suivant Huneman toujours[6], on peut enfin penser que la formulation du principe des conditions d'existence par Cuvier s'inscrit dans la continuité de ces considérations sur l'organisme.

---

[1] Nous préférons parler de "champ" plutôt que de théorie, d'hypothèse ou de disciplines dans la mesure où ce terme rend mieux compte à la fois de l'hétérogénéité des *explanandum* - que cet article contribue à souligner - et de la diversité des contenus publiés sous l'un ou l'autre des labels - modèles de genres différents, exemples empiriques, arguments verbaux, discussions théoriques, etc.

[2] J.E. Lovelock et L. Margulis, L. "Atmospheric homeostasis by and for the biosphere : the Gaia hypothesis" 1974, *Tellus*, 26(1-2), 2–10; J.E. Lovelock, *A new look at life on earth*. Oxford University Press, Oxford, 1979.

[3] F.J. Odling-Smee, "Niche-constructing phenotypes", *in* H. C. Plotkin (Ed.), *The role of behavior in evolution*, The MIT Press, 1988, pp. 73-132; F. Odling-Smee, K. Laland, et M. Feldman, *Niche construction : the neglected process in evolution*. Princeton Univ Pr, 2003.

[4] P. Huneman, *Métaphysique et biologie : Kant et la constitution du concept d'organisme*. Kimé, Paris, 2008.

[5] *Ibid.,* respectivement p. 76 et pp. 198-199.

[6] *Ibid.,* pp. 341-355.

Par ailleurs, Trevor Pearce[7] a défendu l'idée que l'introduction du terme d' "environnement" par Spencer a contribué, au sein de la biologie et de l'anthropologie anglo-saxonne, à l'instauration de deux termes - l'organisme et son environnement - autorisant dès lors une réflexion sur les interactions existant entre ces deux termes. En outre, au moment même où se dessine en Angleterre les contours de la biologie contemporaine de l'évolution et de l'écologie, un autre courant entreprend une réflexion générale sur la notion de milieu, ainsi que la thèse de Ferhat Taylan[8] l'a récemment démontré. Ce courant prend ses racines dans les développements importants que Comte a fait du concept de milieu, s'inspirant de Cuvier et surtout de Lamarck, et se prolonge dans la mésologie (ou science du milieu) de Bertillon[9].

Ferhat Taylan n'a pas seulement montré l'existence de deux traditions (l'écologie anglo-saxonne, la mésologie française), il a par ailleurs souligné deux différences épistémologiques centrales entre ces deux courants. La première tient au niveau biologique d'analyse : alors que la biologie darwinienne est centrée sur les populations, le niveau focal d'analyse de la mésologie est l'organisme et son type normal[10] (l'idée de "type normal" étant empruntée à Broussais). La seconde différence tient à la place qu'occupe une réflexion sur le milieu ou l'environnement dans les deux entreprises. Une théorie générale des milieux constitue pour Comte le socle épistémologique central assurant le fondement et l'unité de l'ensemble des disciplines positives. Par ailleurs, milieu y est pris comme un tout physique, biologique et social[11]. Par contraste, l'environnement chez Darwin semble occuper une place secondaire si l'on se rappelle que les rapports qui priment chez Darwin sont d'abord des rapports (intra ou interspécifiques) entre organismes, et seulement secondairement des rapports avec le milieu physique, ainsi que Canguilhem avait eu l'occasion de le montrer dans son article célèbre sur le vivant et son milieu[12].

De la fin du 18e siècle au début du 20e siècle les relations envisagées entre un organisme (ou une population) et son milieu (ou son environnement) sont pour l'essentiel des relations unidirectionnelles du milieu vers l'organisme (et non bi-directionnelles ou dialectiques entre les deux termes de la relation). Dans les théories médicales, anthropologiques, géographiques et biologiques plus généralement, les circonstances environnantes et conditions d'existence d'alors sont ainsi considérées selon la manière dont elles influencent, conditionnent ou déterminent des propriétés biologiques, médicales, sociales, psychologiques des vivants qu'elles environnent. Sans doute l'homme pourrait-il faire exception à cette règle au cœur du 19e siècle ainsi que Canguilhem, lecteur de Comte, le suggérait[13] et ainsi que Taylan a eu l'occasion de le développer[14]. Sans doute également certains travaux de Darwin lui-même, e.g. ceux sur l'influence des vers de terre sur la composition du sol[15], laissent entrevoir les possibilités d'une relation bi-directionnelle entre la vie et son milieu. Par ailleurs, le caractère "interactionniste" de la conception à l'œuvre chez Darwin et Spencer a été

---

[7] T. Pearce, "From circumstances to environment : Herbert spencer and the origins of the idea of organism–environment interaction", 2010, *Studies in History and Philosophy of Science Part C : Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 41(3), 241–252.

[8] F. Taylan, *La rationalité mésologique, connaissance et gouvervenement des milieux de vie (1750-1900)*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux Montaigne, 2014.

[9] *Ibid.,* voir en particulier l'introduction et la troisième partie.

[10] *Ibid.*, p.375 sq.

[11] *Ibid.*, partie 3.2.

[12] G. Canguilhem, « Le vivant et son milieu. », *in La connaissance de la vie*. Vrin, 1965. Voir également Taylan, *Ibid.*, p.377 sq. sur ce point.

[13] Canguilhem, 1965, p.170.

[14] Taylan, 2014, pp. 332-375.

[15] C. Darwin, *The formation of vegetable mould through the action of worms : with observations on their habits*. Appleton, 1892.

souligné par plusieurs historiens[16]. Mais ces aspects ont ensuite été en grande partie passés sous silence; la théorie synthétique de l'évolution des années 1930 a en effet inscrit de manière durable une perspective externaliste, pour reprendre les mots de Godfrey-Smith[17], perspective qui entend expliquer les traits des organismes et populations biologiques à partir des propriétés de leur environnement.
Dans la première moitié du 20e siècle un courant qui va de Uexküll à Canguilhem en passant par Goldstein a contribué à mettre en avant un second type de relations : le rôle actif que les vivants avaient vis-à-vis de leur milieu. On peut certainement considérer que cette tradition, même si elle ne poursuit pas directement l'entreprise de Comte ou de Bertillon visant à établir une théorie générale des milieux, s'inscrit néanmoins davantage dans le prolongement de la tradition française que dans celle de l'écologie anglo-saxonne au moins dans la mesure où cette tradition médicale, physiologique et philosophique conserve l'unité d'analyse qui était celle de Cuvier, de Comte et de Bertillon : l'organisme (et son type normal).

Si l'on regarde désormais ce qu'il en est dans l'écologie et la biologie évolutionnaire, il semble que les débuts d'une réflexion sur l'existence d'une relation dialectique entre les organismes et leur environnement sont plus tardives et sont précisément à chercher au sein de l'hypothèse Gaïa (HG) et de la théorie de la construction de niche (NC). Dans la suite nous examinons en détail ces deux hypothèses sous l'angle de la question des rapports entre les vivants et leur milieu.

2 L'hypothèse Gaïa et la construction de niche

Au cours des quatre dernières décennies, diverses hypothèses formulées dans des cadres théoriques distincts (la biologie de l'évolution, l'écologie, la physiologie, la cybernétique, les géosciences) ont mis en avant l'importante influence que les vivants avaient sur leur environnement à différentes échelles de temps. Dans l'ordre chronologique : l'hypothèse Gaïa[18], la perspective du phénotype étendu[19], la théorie de la construction de niche[20], l'idée que les organismes sont des ingénieurs des écosystèmes[21], la perspective de l'organisme étendu[22].

HG et NC, à la différence des autres mentionnées, présentent deux caractéristiques intéressantes : elles ont souligné l'existence de *bénéfices* que les vivants pouvaient retirer de leur propre influence sur l'environnement d'une part, elles ont d'autre part été considérées comme profondément problématiques, quoi que dans des proportions

---

[16] Pearce, 2010, Taylan, 2014.

[17] P. Godfrey-Smith, *Complexity and the Function of Mind in Nature*. Cambridge University Press, 1998.

[18] J.E. Lovelock, "Gaia as seen through the atmosphere.", 1972, *Atmospheric Environment*, 6(8), 579–580; Lovelock & Margulis, 1974 ; Lovelock, 1979.

[19] R. Dawkins, R. *The extended phenotype : The gene as the unit of selection.* Oxford University Press, USA, 1982.

[20] Odling-Smee, 1988 ; F. Odling-Smee et M. Feldman, "The evolutionary consequences of niche construction : a theoretical investigation using two-locus theory", 1996, *Journal of Evolutionary Biology*, 9(3), 293–316; Odling-Smee et al., 2003.

[21] C. Jones, J. Lawton et M. Shachak, "Organisms as ecosystem engineers", 1994, *Oikos*, 69(3), 373–386; C. Jones, J. Lawton et M. Shachak, "Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers", 1997, *Ecology*, 78(7), 1946–1957.

[22] S. Turner, *The Extended Organism : The physiology of animal-built structures*. Harvard Univ Press, 2000; S. Turner, "Extended phenotypes and extended organisms", 2004, *Biology and Philosophy*, 19(3), 327–352.

différentes. NC parce qu'elle était conceptuellement ambigüe[23]; HG parce qu'aucun mécanisme plausible ne semblait pouvoir permettre une régulation planétaire[24].

Les affirmations structurant le programme de recherche de NC ressemblent à s'y méprendre à des affirmations que l'on trouve également dans HG.

Dans NC :

> "Les organismes ne s'adaptent pas à leurs environnements, ils le construisent à partir des morceaux et des pièces du monde extérieur[25].",
>
> "Les organismes interagissent également avec les environnements, prennent de l'énergie et des ressources des environnements, (...), construisent des artefacts, émettent des détritus et meurent dans les environnements, et ce faisant, modifient au moins certaines des pressions de sélection naturelle présentes dans leurs environnements locaux propres et dans ceux des autres. Ce second rôle pour les phénotypes dans l'évolution n'est pas bien décrit ou bien compris par les biologistes de l'évolution et n'a pas été l'objet d'un nombre important d'études[26]."

Et dans HG :

> "'Tout changement des conditions chimiques et physiques s'écartant de ces conditions [favorables à la vie] ne mènera pas seulement à de l'adaptation mais aussi à la sélection des organismes dont la croissance modifie l'environnement de manière à s'opposer à ce changement défavorable[27]",
>
> "L'adaptation est une notion suspecte, parce que dans le monde réel, l'environnement auquel les organismes s'adaptent est déterminé par l'activité de leurs voisins, plutôt que par les forces aveugles de la chimie et de la physique seules. Dans un tel monde, changer l'environnement peut faire partie du jeu[28]."

Un bref aperçu des deux hypothèses laisserait par ailleurs entrevoir des similarités frappantes qui concernent les affirmations principales des deux hypothèses (1. les organismes influencent massivement leur environnement, 2. potentiellement pour leur propre bénéfice), l'usage de concepts apparemment identiques (*feedbacks*, adaptation, produit dérivé de la sélection), l'existence d'ennemis intellectuels communs (e.g. Richard Dawkins et George C. Williams). Pourtant, en dépit de deux

---

[23] K. Sterelny, "Niche construction, developmental systems, and the extended replicator", *In* S. Oyama, P. Griffith, & R. Gray (Eds.), *Cycles of contingency : developmental systems and evolution*, MIT PRESS, Cambridge, MA, 2001, pp. 333–349; R. Dawkins, "Extended phenotype–but not too extended. A reply to Laland, Turner and Jablonka", 2004, *Biology and Philosophy*, 19(3), 377–396; S. Okasha, "On niche construction and extended evolutionary theory", 2005, *Biology and Philosophy*, 20(1), 1–10; A. Pocheville, *La niche écologique : concepts, modèles, applications*. Thèse de Doctorat, Ecole Normale Supérieure, Ecole doctorale Frontières du Vivant, 2010.

[24] F. Doolittle, "Is nature really motherly", 1981, *CoEvolution Quarterly*, 29, 58–63; Dawkins 1982; S. Dutreuil, " L'hypothèse Gaia: pourquoi s'y intéresser même si l'on pense que la Terre n'est pas un organisme? ", 2012, *Le Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 19(2).

[25] R.C. Lewontin, "Gene, organism and environment", in D.S. Bendall (Ed.), *Evolution from molecules to men*, 1983, pp. 273–285.

[26] Odling-Smee *et al.* (2003).

[27] J.E. Lovelock, "Daisy world - a cybernetic proof of the gaia hypothesis", 1983, *Coevol. Quarterly*, Summer 1983(38), 66–72.

[28] J.E. Lovelock, "Geophysiology, the science of Gaia", 1989, *Reviews of Geophysics*, 27(2), 215–222.

exceptions[29], les deux littératures ne se sont croisées que récemment[30], et lorsqu'elles se sont mêlées dans des travaux de modélisation[31].

Cependant, en dépit de ces similarités apparentes, un examen approfondi révèle des différences importantes entre ces deux littératures, comme nous allons le montrer dans cette section.

2.1 Première affirmation : les organismes influencent leur environnement

NC et HG ont toutes les deux contribué à faire accepter l'idée que les organismes influencent effectivement leur environnement à des échelles variées, c'est-à-dire l'idée que les organismes ont un rôle actif, et non pas seulement passif, face à leur environnement.

Dans les deux littératures, cette idée a premièrement été défendue sur la base d'une longue liste d'exemples empiriques. HG s'est essentiellement concentrée sur des effets qui sont d'échelle spatiale *planétaire* et qui couvrent des échelles temporelles qui peuvent aller jusqu'à plusieurs milliards d'années (soit un âge proche de celui de la Terre) ; e.g. les êtres vivants ont influencé l'érosion des silicates et ainsi le climat à échelle de l'histoire de la Terre[32]. On trouve également parfois des exemples plus régionaux, comme l'influence des forêts tropicales sur le climat régional[33] (et global).

Par contraste, NC s'est concentrée sur des effets beaucoup plus locaux : les animaux construisent des nids, des terriers, des cocons, les castors construisent des barrages, les vers modifient la composition chimique des sols (autant d'effets que la littérature sur HG n'a jamais cité, ou alors de manière tout à fait marginale[34]). De manière occasionnelle, on trouve des mentions d'effets planétaires dans la littérature sur NC (e.g. l'oxygène de l'atmosphère) ; mais ceci a toujours été fait dans un contexte argumentatif particulier, à savoir, la mise en avant de la *diversité* des échelles spatiales et temporelles des effets qu'ont les organismes sur leur environnement[35] - dit

---

[29] Odling-Smee et al., 2003 ; G.C. Williams, "Gaia, nature worship and biocentric fallacies", 1992, *Quarterly Review of Biology*, 67(4), 479–486.

[30] D.M.Wilkinson, *Fundamental processes in ecology : an earth systems approach*, Oxford University Press, 2006; A. Free, et N. Barton, "Do evolution and ecology need the Gaia hypothesis?", 2007, *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 611–619.

[31] J. McDonald-Gibson, J. Dyke, E. Di Paolo et I. Harvey, "Environmental regulation can arise under minimal assumptions", 2008, *Journal of theoretical biology*, 251(4), 653–666; H. Williams et T. Lenton, "The flask model : emergence of nutrient-recycling microbial ecosystems and their disruption by environment-altering 'rebel' organisms", 2007, *Oikos*, 116(7), 1087–1105; H. Williams et T.Lenton, "Environmental regulation in a network of simulated microbial ecosystems", 2008, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(30), 10432; H. Williams et T. Lenton, "Evolutionary regime shifts in simulated ecosystems", 2010, *Oikos*, 119(12), 1887–1899; J-L.Torres, O.Pérez-Maqueo, M. Equihua et L. Torres, "Quantitative assessment of organism–environment couplings", 2009, *Biology & Philosophy*, 24(1), 107–117.

[32] J. E. Lovelock et M. Whitfield, "Life span of the biosphere", 1982, *Nature*, 296, 561–563. D. Schwartzman et T. Volk, "Biotic enhancement of weathering and the habitability of Earth", 1989, *Nature*, 340, 457–460; T. Lenton, et W. Von Bloh, "Biotic feedback extends the life span of the biosphere", 2001, *Geophys. Res. Lett*, 28(9), 1715–1718.

[33] T. Lenton, "Gaia and natural selection", 1998, *Nature*, 394(6692), 439–447.

[34] L. Margulis et J.E. Lovelock, "Biological modulation of the Earth's atmosphere", 1974, *Icarus*, 21(4), 471–489.

[35] Odling-Smee *et al.,* 2003; N.J. Boogert, D.M. Paterson et K.N. Laland, "The implications of niche construction and ecosystem engineering for conservation biology", 2006, *Bioscience*, 56(7), 570–578; K. Laland et N. Boogert, "Niche construction, co-evolution and biodiversity", 2010, *Ecological Economics*, 69(4), 731–736.

autrement, les effets planétaires n'ont jamais été vraiment centraux dans l'analyse de NC.

L'idée que les organismes influencent leur environnement a deuxièmement été défendue à partir d'un argument théorique : les organismes, *qua* systèmes thermodynamiques ouverts, influencent *nécessairement* leur environnement. Cette conception thermodynamique de la vie, remontant à Schrödinger[36], a en fait été le point de départ de HG[37] et a ensuite été activement développée dans cette littérature[38]. On y trouve entre autres une évaluation quantitative de l'influence totale des effets des vivants sur le budget énergétique terrestre[39]. Dans la littérature sur NC, par contraste, l'argument est resté purement théorique et abstrait[40], ce qui empêche évidemment les auteurs de montrer que les organismes (même en tant que systèmes thermodynamiques ouverts) influencent leur environnement *de manière significative*[41] (relativement, par exemple, aux forces abiotiques ou externes).

Il faut enfin souligner la différence de communautés auxquelles s'adressent NC et HG. NC a été formulée *au sein* du cadre de la biologie évolutive et s'est élevée contre la position alors dominante selon laquelle les vivants n'avaient qu'un rôle passif face à un environnement considéré comme indépendant de leurs actions dans les modèles et théories d'alors. Si, comme suggéré plus haut, on trouve plusieurs remarques dans HG dont la similarités avec celles que l'on trouve dans NC est frappante, Lovelock s'élevant contre le concept darwinien "d'adaptation", il est important de souligner deux choses. D'abord, Lovelock s'est également (et certainement avant tout) affirmé contre une conception qu'il tenait pour dominante dans une autre communauté scientifique, celle des sciences de la Terre de son époque : l'idée que seules des forces abiotiques sont à l'œuvre dans l'évolution de l'environnement géologique (l'*explanandum* concernant ici davantage les propriétés de l'environnement abiotique terrestre que des propriétés biologiques des organismes). Ensuite, la littérature de HG s'ancre dans l'exobiologie, la cybernétique et la chimie de l'atmosphère et non dans la biologie de l'évolution ; i.e. les prises de position en biologie de l'évolution sont tardives et doivent être comprises comme une *réaction* aux critiques qui ont été faites de HG par Dawkins.

Pour résumer : par-delà une similarité apparente (l'affirmation principale selon laquelle les "organismes" influencent leur "environnement") et une similarité de la structure argumentative (liste d'exemples, argument thermodynamique, etc.), il faut bien voir les différences radicales qui séparent ces littératures (e.g. différence de communauté scientifique : géosciences vs. biologie de l'évolution) et les différences de référence des concepts (environnement abiotique à grande échelle d'un côté,

---

[36] E. Schrödinger, *What is life*. Cambridge University Press, 1944.

[37] J.E. Lovelock, "A physical basis for life detection experiments", 1965, *Nature*, 207, 568–570; D. Hitchcock et J.E. Lovelock, "Life detection by atmospheric analysis. *Icarus"*, 1967, 7(1-3), 149–159; Lovelock 1972.

[38] A. Kleidon, "Testing the effect of life on Earth s functioning : How gaian is the Earth system?", 2002, *Climatic Change*, 52(4), 383–389; A. Kleidon, "Beyond Gaia : thermodynamics of life and Earth system functioning", 2004, *Climatic Change*, 66(3), 271–319; T.Volk, "The properties of organisms are not tunable parameters selected because they create maximum entropy production on the biosphere scale : A by-product framework in response to Kleidon", 2007, *Climatic Change*, 85(3), 251–258.

[39] A. Kleidon, "Life, hierarchy, and the thermodynamic machinery of planet earth", 2010, *Physics of life reviews*, 7(4), 424–460; J. Dyke, F. Gans et A. Kleidon, "Assessing life's effects on the interior dynamics of planet earth using non-equilibrium thermodynamics", 2010 *Earth System Dynamics Discussions*, 1(1), 191–246.

[40] Odling-Smee *et al.,* 2003 ; K. Laland J. Odling-Smee et M. Feldman, "On the breadth and significance of niche construction : a reply to Griffiths, Okasha and Sterelny", 2005, *Biology and Philosophy*, 20(1), 37–55.

[41] Pocheville, 2010.

environnement biotique et abiotique local de l'autre ; pour les différences de références du terme "organisme", voir *infra*).

2.2 Seconde affirmation : Les organismes influencent leur environnement, potentiellement pour leur propre bénéfice

Dans les deux littératures la seconde affirmation, l'idée selon laquelle les organismes pourraient retirer un bénéfice de leur influence sur l'environnement, a été controversée, mais pour des raisons différentes.

NC a été critiquée dans la mesure où elle a souvent confondu deux effets très différents que les organismes peuvent avoir sur leur environnement : une altération de l'environnement qui pourrait être adaptative (effets sélectionnés) et des produits dérivés (*by-products*) des organismes[42]. Cette distinction faite, cela soulève la question de la nouveauté théorique de NC si l'on se souvient que Dawkins avait publié *Le Phénotype Etendu* en 1982 (nous proposons une réponse, basée sur des travaux précédents[43], dans la section 3). Les auteurs de NC ont reconnu la distinction entre effets dérivés et effets sélectionnés, mais ils ont essayé de remettre en question l'idée que cette distinction devait être tranchée. Ils ont affirmé que les "simples effets" (*mere effects*) ou les produits dérivés pouvaient être importants en évolution ; notre ambition est de spécifier précisément - ce qui n'a pas été fait - les conditions restreintes dans lesquelles ce peut être le cas (section 4).

En ce qui concerne HG, Dawkins[44] a pointé l'absence de mécanisme théorique rendant compte d'une régulation de l'environnement planétaire par les organismes. Il a par ailleurs envisagé deux scénarios : ou bien la sélection naturelle agit à l'échelle de la planète (mais la "Terre" ne se reproduit pas), ou bien il faut rendre compte d'une régulation globale à partir d'un comportement altruiste de la part de nivaux inférieurs de la hiérarchie (mais alors des "tricheurs" pourront envahir le système et ruiner la régulation, bien que cela ne puisse se produire si les effets environnementaux sont des produits dérivés des organismes, comme Dawkins lui-même le suggère). En réponse, un mécanisme a ensuite été proposé montrant qu'un bénéfice *global* pouvaient émerger de la somme d'effets adaptatifs *locaux*[45]. Plus tardivement il a été souligné que l'ensemble des effets auxquels HG s'intéressait étaient en réalité des effets dérivés du métabolisme des organismes[46]. Il est important ici de souligner que ce point a ensuite servi à abriter HG des critiques classiques à propos de l'altruisme en biologie (HG ne s'intéressant qu'aux *déchets* ou produits dérivés des organismes, et non à des effets coûteux sur le plan évolutif, le problème des tricheurs ne devrait pas se poser). Nous remettons en partie en question cet argument dans la section 4. Et, plutôt que d'évaluer en détail les *mécanismes* (ou *explanans*) proposés pour rendre compte d'une régulation à partir de produits dérivés[47], nous préférons nous concentrer sur les

[42] Sterelny, 2001 ; Dawkins, 2004 ; Okasha, 2005 ; Pocheville, 2010.
[43] Pocheville, 2010.
[44] Dawkins, 1982.
[45] A. Watson et J. Lovelock, "Biological homeostasis of the global environment : the parable of Daisyworld.", 1983, *Tellus B*, 35(4), 284–289. Pour une synthèse sur le modèle Daisyworld nous renvoyons à A. Wood, G. Ackland, J.Dyke, H. Williams et T. Lenton, "Daisyworld : A review", 2008, *Reviews of Geophysics*, 46(1), ainsi qu'à S. Dutreuil, « Comment le modèle daisyworld peut-il contribuer à l'hypothèse gaia? », *in* Varenne & Silberstein (Eds.), *Modéliser et simuler*. Editions matériologiques, 2013. Pour une analyse épistémologique du mécanisme proposé, voir S. Dutreuil, "What good are abstract and what-if models? lessons from the gaïa hypothesis", 2014, *History and philosophy of the Life Sciences*, 36(1), 16–41.
[46] T. Volk, *Gaia's body*. Copernicus, 1998.
[47] Lenton, 1998 ; R. Betts et T. Lenton, "Second Chances For Lucky Gaia : A Hypothesis Of

difficultés conceptuelles soulevées par l'*explanandum* en montrant que dans la littérature sur HG une "régulation de l'environnement" peut être dite "bénéfique" en des sens très différents et peut bénéficier à différentes sortes d'entités biologiques (section 5).

3 Les effets sélectionnables : l'importance des échelles de temps

Une des critiques émises à l'encontre de NC concernait son absence de nouveauté théorique (cf. section 2) : nous introduisons ici une distinction entre effets sélectionnables et effets non sélectionnables à partir d'une analyse des échelles de temps respectives des processus en jeu[48]; ceci nous permet ensuite de souligner la nouveauté théorique de NC.

La description mathématique des interactions entre les deux termes d'une relation (les organismes O, leur environnement E) est le plus souvent faite à l'aide d'équations différentielles ordinaires couplées :

$$dO/dt = f(O,E) \quad (1)$$
$$dE/dt = g(O,E) \quad (2)$$

C'est ainsi qu'a été posé le problème aussi bien par Lewontin[49] (NC) que, la même année et de manière indépendante, par Watson et Lovelock dans leur modèle Daisyworld[50] (HG).

Ces équations peuvent être simplifiées en mettant le couplage de côté quand l'un des deux processus est rapide devant l'autre, autrement dit, lorsque les échelles de temps caractéristiques des deux variables sont séparables. Dans ce cas, il est possible de résoudre le système d'équations en résolvant le système pour la variable rapide après avoir fixé la variable lente, puis en injectant la solution obtenue dans l'équation régissant la variable lente et en résolvant celle-ci à son tour.

NC et HG ont toutes les deux mis en avant des exemples dans lesquels les modifications de l'environnement peuvent durer plus longtemps que le temps de génération de l'ingénieur[51]. Ces modifications peuvent être considérées comme des "phénotypes posthumes"[52]. L'existence de phénotypes posthumes peut rendre plus délicate notre appréhension de la manière dont sont couplées les relations O-E. En ce qui concerne les échelles de temps respectives des processus sélectifs et des modifications environnementales, il y a alors trois possibilités :

Sequential Selection", 2007, *Gaia Circular*, (pp. 4–6); Williams & Lenton, 2008 ; McDonald-Gibson et al., 2008 ; Boyle et al., 2012 ; J. Dyke et I. Weaver, "The emergence of environmental homeostasis in complex ecosystems", 2013, *PLoS computational biology*, 9(5); F. Doolittle, "Natural selection through survival alone, and the possibility of gaia", 2013, *Biology & Philosophy*, (pp. 1–9).

[48] Pocheville, 2010.

[49] Lewontin, 1983.

[50] Watson et Lovelock 1983.

[51] Plutôt que le terme "d'organisme" nous utilisons le terme d'"ingénieur" pour désigner l'entité biologique qui influence l'environnement dans la mesure où l'analyse est censée, par la suite, s'appliquer à des cas où l'ingénieur est un organisme aussi bien qu'à des cas où c'est une entité biologique située à d'autres niveaux de la hiérarchie biologique.

[52] L. Lehmann, "The adaptive dynamics of niche constructing traits in spatially subdivided populations : evolving posthumous extended phenotypes", 2008, *Evolution*, 62(3), 549–566.

– C1 - Les modifications environnementales (phénotypes étendus ou posthumes) sont suffisamment brèves pour être considérées comme instantanées sur une échelle de temps sélective (sélection faible),

– C2 - Les modifications environnementales ont une dynamique comparable à celle des processus sélectifs,

– C3 - Les modifications environnementales sont lentes devant la dynamique sélective s'appliquant à l'ingénieur (effet faible).

Dans le cas de C1 et C3, les échelles de temps des processus en jeu sont bien séparables. C1 correspond à la situation qui a été typiquement décrite par les partisans de NC et leurs discutants comme une situation de "construction de niche" ou "d'effet sélectionnable" ou "d'effet adaptatif" : un phénotype posthume de ce genre peut (mais ne le fait pas nécessairement) mener à des adaptations standards (e.g. une toile d'araignée). C3 regroupe les cas où une modification de l'environnement mène à des effets à long terme qui ne peuvent être sélectionnés au niveau de l'ingénieur considéré (e.g. des bactéries photosynthétiques qui modifient lentement la concentration en oxygène de l'atmosphère). C3 correspond ainsi à ce qui a été décrit dans la littérature comme "simple effet", "influence pure sur l'environnement", "changement environnemental", "altération de niche". C2, quant à lui, regroupe des cas où les dynamiques des modifications environnementales et celles des processus sélectifs ne sont *pas* séparables. Nous pensons que cette situation correspond à une nouveauté théorique authentique de NC[53], bien que les auteurs de cette littérature n'aient pas formulé les choses ainsi. Ici l'explication des dynamiques évolutives impliquerait des interactions dynamiques entre les modifications environnementales des ingénieurs et les processus sélectifs. Dans la mesure où c'est le cas qui, selon notre point de vue, correspond vraiment à une situation "interactionniste" (*sensu* Godfrey-Smith), nous proposons de l'appeler "interaction de niche" (la question de savoir quels cas ou exemples tombent sous cette nouvelle catégorie est une question empirique, encore non résolue car non abordée).

Enfin, notons que dans le cas de C3, si l'ingénieur considéré a un effet trop faible sur son environnement pour mener à des conséquences sélectives (pour l'ingénieur), on peut néanmoins reprendre le raisonnement en redimensionnant les équations (lorsque cela est possible) via un changement de la focale d'intérêt et la considération d'une entité étendue dans le temps, par exemple un lignage d'ingénieurs[54]. Ce point est mobilisé dans la section qui suit.

4 Qu'est-ce qu'un produit dérivé de la sélection et de qui un produit-dérivé est-il le produit?

La section précédente montrait l'importance qu'il y a à bien caractériser, au cas par cas, les entités auxquelles font référence les termes abstraits d'"organisme" et d'"environnement" dans la mesure où les relations entre les échelles de temps caractéristiques des entités en jeu contraignent les possibilités de sélection. Cette section, complémentaire de la précédente, vise à apporter une clarification conceptuelle sur un concept central aux deux littératures (pour des raisons explicitées dans la section 2) : celui de produit dérivé de la sélection.

[53] (Pocheville, 2010)
[54] *Ibid.*

4.1 Remarques préliminaires

La distinction fameuse entre "sélection *de*" et "sélection *pour*" introduite par Sober[55] peut être utile pour fournir une définition générale du concept. La production d'oxygène par les organismes photosynthétiques est un produit dérivé de la photosynthèse oxygénique : il y a eu (et il y a) une sélection *de* la production d'oxygène mais *pour* l'autonomie en énergie que la photosynthèse oxygénique permet. Ici la production d'oxygène n'offre supposément aucune prise à la sélection naturelle en tant que telle (ou une prise faible) mais celle-ci se maintient néanmoins dans les populations en raison d'une sélection (plus) forte s'exerçant sur l'ensemble des gènes participants à la photosynthèse oxygénique en tant qu'ils permettent l'élaboration de composés organiques et de molécules énergétiques (le métabolisme mène incidemment à une production d'oxygène).

La conception générale d'un produit dérivé à l'œuvre dans HG et dans NC et que nous essayons de clarifier ici s'intéresse ainsi à des cas où, typiquement, un trait phénotypique se dédouble en deux traits : un trait principal (ici l'autonomie en énergie et matière organique) et un trait dérivé qui en découle pour des raisons métaboliques (la production d'oxygène). Des situations plus complexes ont été modélisées où le "même" trait principal mène à un produit dérivé différent (e.g. un analogue de photosynthèse non oxygénique)[56].

Dans des modèles de Vie Artificielle mêlant les discussions théoriques de NC et de HG[57], des auteurs ont appelé "produits dérivés" des traits parce que ceux-ci n'avaient aucun coût de production métabolique (e.g. un déchet métabolique). Or, dans les modèles en question, ces traits avaient des effets sur l'environnement qui déterminaient le devenir évolutif de leurs porteurs (qui affectaient sa fitness). Contre l'appellation qui a été utilisée, nous soulignons que le coût en fitness d'un trait doit inclure non pas seulement le coût métabolique de production mais l'intégralité des conséquences en fitness du trait. Un trait à coût métabolique nul n'est donc pas nécessairement un produit dérivé ; il ne l'est pas s'il affecte la fitness de son porteur par son effet sur l'environnement et si cet effet est l'effet dominant qu'il faut prendre en compte pour rendre compte de la distribution du trait dans la population.

Les auteurs de NC ont par ailleurs insisté sur le fait que les produits dérivés d'un groupe d'organismes pouvaient affecter l'environnement d'*autres* organismes. Nous voudrions ici souligner que, par définition de la sélection naturelle, tant qu'il n'y a aucun feedback sur le trait en question, il ne peut pas y avoir de conséquences *sélectives sur ce trait* (et, pour des raisons à la fois de précision et d'économie conceptuelle, de tels traits ne devraient pas être considérés comme des traits de "construction de niche" mais comme des traits d' "ingénierie des écosystèmes"[58]).

La précision des conditions dans lesquelles un produit dérivé a ou peut avoir des conséquences sélectives est centrale pour NC comme pour HG, bien que les auteurs de ces deux champs n'aient pas spécifié ces conditions. Des précisions sont apportées dans les deux paragraphes suivants.

---

[55] E. Sober, *The nature of selection*. MIT press, 1984.

[56] Mais l'analyse présentée ici ne couvre *pas* les cas de sélection de caractères corrélés tels que modélisés dans d'autres contextes, par exemple par R. Lande & S.J. Arnold, "The measurement of selection on correlated characters", 1983, *Evolution*, 37(6), 1210–1226. Dans les cas discutés par ces auteurs une sélection directionnelle sur un trait donné peut être masquée par une sélection s'exerçant sur des traits corrélés (corrélés pour des raisons qui ne sont pas métaboliques comme dans le cas du "produit dérivé" que nous discutons mais qui sont à chercher dans des effets de pléiotropie au niveau des gènes).

[57] McDonald-Gibson et al., 2008 ; Dyke et Weaver, 2013.

[58] Pocheville, 2010 ; T. Pearce, "Ecosystem engineering, experiment, and evolution", 2011, *Biology & Philosophy*, 26(6), 793–812.

4.2 Deux types de produits dérivés à un niveau donné

Il est vrai que certains produits dérivés n'auront *aucune* conséquence sélective pour l'ingénieur. Ce peut être le cas pour différentes raisons : ils peuvent affecter de manière égale la fitness de chacun des individus, comme modélisé par Williams & Lenton[59]; ou bien l'effet sur l'environnement peut être quantitativement négligeable.

En revanche, dans certains cas un produit dérivé peut avoir un impact non nul sur la fitness de l'ingénieur ; pour que le trait en question compte alors comme produit dérivé authentique il est nécessaire que le module de son effet sur la fitness soit inférieur au module de l'effet sur la fitness du trait principal duquel il est un produit dérivé. Cette situation correspond à celle qui a été modélisée par Boyle et collègues[60] dans le cadre de HG. Il faut alors bien souligner que ce type de produit dérivé *peut* mener à des problèmes d'altruisme (altruisme faible *sensu* Kerr et collègues[61]).

Dans la mesure où HG s'intéresse à des effets planétaires, les *organismes* ont des impacts infinitésimaux sur les effets considérés. Par conséquent, les types de produits dérivés qui *doivent* intéresser HG de manière principale sont des produits dérivés n'ayant aucune conséquence sélective *pour les organismes*. Mais cela veut-il dire pour autant que de tels produits dérivés n'ont pas de conséquences sélectives *simpliciter*, comme cela a été longtemps supposé? Le paragraphe suivant montre que non en considérant plusieurs niveaux de la hiérarchie biologique.

4.3 Les produits dérivés à travers la hiérarchie biologique

Des discussions sur les niveaux de sélection ont eu lieu dans les deux littératures (NC et HG) et des modèles intéressants ont été développés à ce propos[62]. Notre intérêt pour la question d'une sélection à des niveaux situés au-delà de l'organisme n'est pas directement focalisé sur l'explication de la propagation ou du maintien d'un trait altruiste, comme c'est souvent le cas pour les articles à propos des niveaux de sélection.

Ce qui nous intéresse ici est plutôt de mentionner le fait que si certains effets dérivés d'une entité située à un niveau donné de la hiérarchie biologique (e.g. organisme) ne peuvent avoir de conséquences sélectives *pour cette entité* - e.g. parce que les entités de ce niveau ont des effets trop faibles sur leur environnement pour mener à des différences de fitness - il reste qu'ils peuvent avoir des conséquences *sélectives* pour de plus grosses entités si l'on considère la cumulation dans l'espace et/ou dans le temps de ces effets. Ces entités situées à un niveau supérieur de la hiérarchie peuvent être des groupes, des lignages ou des agrégats.

---

[59] Williams et Lenton, 2008.

[60] R.A. Boyle, H. Williams et T. Lenton, "Natural selection for costly nutrient recycling in simulated microbial metacommunities", 2012, *Journal of theoretical biology*, 312, 1–12; Cet article de modélisation montre qu'une sélection à l'échelle des métacommunautés peut permettre la propagation et le maintien de traits coûteux pour les individus mais participant à un recyclage des nutriments à l'échelle de la communauté.

[61] B. Kerr, P. Godfrey-Smith et M. Feldman, "What is altruism?", 2004, *Trends in ecology & evolution*, 19(3), 135–140.

[62] L. Lehmann, "The adaptive dynamics of niche constructing traits in spatially subdivided populations : evolving posthumous extended phenotypes", 2007, *Evolution*, 62(3), 549–566; Lehmann, 2008; Williams & Lenton, 2008 ; M. Bardeen, "Patch-level selection in darwinian daisyworld", 2010, *Proceedings of the Alife XII Conference, Odense, Denmark* ; Boyle *et al.,* 2012.

Prenons un exemple. Le temps de résidence du dioxygène dans l'atmosphère est d'environ 3My[63]. Par conséquent l'effet *per capita* de bactéries individuelles, ou même de l'ensemble des bactéries de la planète pendant le temps de génération d'une bactérie, est pour ainsi dire nul. L'entité biologique pertinente qui doit alors être considérée pour expliquer les dynamiques du dioxygène dans l'atmosphère est donc l'agrégation de l'ensemble des vivants qui pratiquent la photosynthèse oxygénique pendant une tranche de temps de l'ordre du million d'années (toutes choses étant égales par ailleurs concernant les tolérances/préférences de l'ensemble des organismes pour l'oxygène).

Si donc la modification de la composition de l'atmosphère par des entités biologiques est un trait sélectionné, ce doit être le résultat d'une sélection qui agit sur des "grosses" entités biologiques. Bien que des difficultés méthodologiques émergent lorsqu'on interprète les données paléontologiques[64], la possibilité d'une conséquence sélective d'un produit dérivé pourtant neutre à un niveau inférieur de la hiérarchie a été défendue sur la base d'arguments théoriques[65], démontrée par des modèles[66] et par des études empiriques récentes de sélection artificielle de communautés[67].

5 Qui "bénéficie" des modifications environnementales et de quel bénéfice s'agit-il?

Jusqu'à présent nous avons concentré la discussion sur des processus *sélectifs* pour lesquels un bénéfice est défini en termes d'augmentation de la fitness relativement à celle d'autres individus. C'est très clairement le genre de bénéfices qui sont au cœur des préoccupations de NC. En revanche, il faut souligner que les bénéfices dans HG n'ont pas vraiment été formulés en termes évolutifs mais en termes "d'auto-régulation" maintenant la Terre habitable, régulation devant être comprise comme le maintien d'une variable proche d'une valeur optimale.

A lire l'ensemble de la littérature sur HG l'idée semble implicitement acceptée qu'une régulation est, *en tant que telle*, bénéfique pour la vie-en-général. Autrement dit, pendant longtemps le caractère éminemment normatif du concept de régulation a été ignoré (ce fait surprenant l'est en fait beaucoup moins si l'on veut bien se rappeler que c'est de la cybernétique que HG hérite son appareil théorique sur la régulation). Incidemment, le concept de régulation partage certaines caractéristiques remarquables avec celui de milieu, repérées par Canguilhem[68] et discutées à propos de l'entreprise Comtienne par Taylan[69]. HG est ici l'occasion de reposer la question de l'articulation de ces concepts (régulation, milieu, norme) à nouveaux frais.

Cette section offre une typologie des "bénéfices" qui ont été discutés dans la littérature sur HG, résultant d'une "régulation" de l'environnement. Nous montrons ici qu'une régulation a en fait mené à des "bénéfices" d'un genre très différent ; ces différences n'ont pas été repérées et explicitement reconnues comme telles dans la littérature sur HG. Chacun de ces types de bénéfices a été discuté dans des articles

---

[63] T. Lenton; "The role of land plants, phosphorus weathering and fire in the rise and regulation of atmospheric oxygen", 2001, *Global Change Biology*, 7(6), 613–629.

[64] D.H. Erwin, "Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity", 2008, *Trends in ecology & evolution*, 23(6), 304–310.

[65] S. Okasha, "The levels of selection debate : philosophical issues", 2006, *Philosophy Compass*, 1(1), 74–85.

[66] Williams & Lenton, 2008.

[67] B. Karimi, T. Lercha, J. Mathieuc et M. Blouin, "Artificial selection of biological networks", soumis, *Nature*.

[68] G. Canguilhem, *Idéologie et rationalité dans l'histoire des sciences de la vie : nouvelles études d'histoire et de philosophie des sciences*. Vrin, Paris, 1988.

[69] *Op. Cit.*

différents (parfois des mêmes auteurs), mais tous sous la coupe générale d'un "bénéfice-pour-la-vie", venant servir HG.

5.1 Un bénéfice pour tous

Dans un article fameux, Tim Lenton[70] propose un mécanisme de "feedback sur la croissance" : les organismes[71] pourraient influencer leur environnement "d'une manière qui affecte leurs croissances, sans altérer les forces sélectives agissant sur le trait". Mais pour que cette situation précise soit le cas il est nécessaire que *tous* les organismes bénéficient de manière *égale* de la modification environnementale. Dans la mesure où il n'y a alors pas d'effet sur les fitness *relatives*, certains refuseront de considérer qu'il s'agit là d'un bénéfice évolutif.

Dans les modèles de HG, les auteurs définissent la "préférence environnementale" des organismes comme une fonction donnant le taux de croissance/reproduction d'un organisme pour l'ensemble des valeurs que peut prendre une variable environnementale ; dans la majorité des cas modélisés, la fonction est une parabole centrée sur une valeur optimale de croissance/reproduction. Nous défendons ici l'idée que des feedbacks sur la croissance ne peuvent avoir lieu que dans trois conditions différentes.(i) Ou bien les préférences environnementales sont universellement partagées. (ii) Ou bien il y a des effets spatiaux qui sont idéalement distribués de manière à ce qu'une modification de l'environnement global résulte en des conséquences locales diverses menant *in fine* à des modifications en fitness *égales* pour l'ensemble des individus. (iii) Ou bien encore il y a au moins autant de variables environnementales qu'il y a de types de préférences environnementales, menant à des effets de recyclage.

L'hypothèse (i) a été parfois faite, pour des raisons explicitées par leurs auteurs[72]; elle a été relaxée dans d'autres utilisations analogues du même modèle[73]. Mais cette hypothèse est trop restrictive en ce qu'elle "résout" les problèmes normatifs de HG en les ignorant purement et simplement : le fait que les préférences environnementales des vivants *sont* diverses est précisément l'enjeu le plus important pour HG[74].

L'importance et le rôle des effets spatiaux (ii) a été un sujet d'intérêt pour HG[75] mais jamais pour s'attaquer à ce point précis (bénéfice pour tous).

Enfin, (iii), la question du recyclage a été étudiée récemment en détails[76], mais là encore avec un angle d'approche différent de celui consistant à s'interroger sur les conditions menant à un bénéfice "pour tous".

---

[70] Lenton 1998.

[71] Pour des raisons indiquées plus haut (section 4.3), il ne faudrait pas parler "d'organismes" compte tenu des effets en jeu dans HG ; nous réutilisons ici le vocabulaire des auteurs.

[72] Williams & Lenton, 2008

[73] Williams & Lenton, 2007, 2010 ; Boyle *et al.,* 2012.

[74] S. Schneider, "A goddess of the Earth : The debate on the Gaia Hypothesis", 1986, *Climatic Change*, 8(1); J. Kirchner, "The Gaia hypothesis : can it be tested", 1989, *Reviews of Geophysics*, 27(2), 223–235; J. Kirchner, "The Gaia hypothesis : Fact, theory, and wishful thinking", 2002, *Climatic Change*, 52(4), 391–408; J. Kirchner, "The Gaia hypothesis : conjectures and refutations", 2003, *Climatic Change*, 58(1), 21–45.

[75] G. Ackland, M.Clark, et T. Lenton, "Catastrophic desert formation in daisyworld", 2003, *Journal of theoretical biology*, 223(1), 39–44, G. Ackland et A. Wood, "Emergent patterns in space and time from daisyworld : a simple evolving coupled biosphere–climate model, 2010 *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 368(1910), 161–179; C. Gaucherel, "Influence of spatial patterns on ecological applications of extremal principles", 2006, *Ecological modelling*, 193(3), 531–542; Bardeen, 2010 ; Boyle *et al.,* 2012 ; Williams & Lenton, 2008.

[76] Williams & Lenton, 2007 ; Boyle *et al*., 2012.

Ces cas sont des cas idéaux qui ne prennent en outre pas en compte le fait que la simple augmentation de la population a des effets sélectifs importants (en diminuant la dérive, elle peut favoriser de nouvelles stratégies évolutives).

5.2 Un bénéfice évolutif pour certaines parties de la biosphère

En dehors des trois possibilités mentionnées (préférences environnementales universelles, effets spatiaux idéaux, recyclage idéal), les fitness des individus seront affectées de manière différentielle (on sort du feedback sur la croissance).

Dans une telle situation, le type d'ingénieur qui stabilise l'environnement proche de *ses* préférences environnementales persiste *au dépends* des organismes qui n'ont pas la même préférence environnementale, comme c'est le cas dans des modèles récents[77].

Les mécanismes discutés dans le paragraphe précédent ("bénéfice pour tous") contribuent à répondre à une question précise : sous quelles conditions l'activité des vivants sur leur environnement contribue à une augmentation de la biomasse totale (sans conséquence sélective)? Ici, la question à laquelle répondent les mécanismes proposés est différente et peut être formulée ainsi : pourquoi *ces* êtres vivants (e.g. les angiospermes) ou ces types fonctionnels d'êtres vivants (e.g. ceux tolérant l'oxygène) ont persisté à travers l'histoire de la Terre? En disant cela nous voulons souligner deux choses. D'abord le fait que des mécanismes qui ont été regroupés sous la bannière large d'un argument "en faveur de Gaïa" répondent en réalité à des questions tout à fait distinctes (montrant par là la pluralité des *explanandum* dans HG). Nous avons voulu ensuite montrer que certains mécanismes discutés par les partisans de Gaïa ne résultent *pas* en un bénéfice pour tous les êtres vivants ou pour l'individu qu'ils forment ; ces mécanismes contribuent ainsi à mettre en valeur un point qui avait été négligé dans les débuts de HG : l'existence de "perdants" dans l'histoire des modifications de l'environnement planétaire.

5.3 Un bénéfice pour "le tout"

La manière dont HG a été souvent formulée laisse entendre que le bénéfice qui intéresse HG est un bénéfice pour le tout, l'ensemble du système. Un tel bénéfice diffère d'un bénéfice pour "tous" dans la mesure où un bénéfice "pour le tout" pourrait avoir lieu au détriment de certaines parties de ce tout. Plusieurs propositions ont été faites de ce que pourrait être un bénéfice pour le tout. Nombre d'entre elles sont basées sur la maximisation d'une propriété : la biomasse[78], la productivité[79], le taux de production d'entropie[80], l'efficacité du recyclage[81].

La question de savoir si un bénéfice *évolutif* pouvait émerger "à un niveau planétaire" a été assez tôt discutée du point de vue du *mécanisme* qui permettrait cela[82]. Nous pensons qu'avant de discuter d'un éventuel mécanisme il est important de définir avec soin l'entité qui est en jeu (et, à ce titre, que Dawkins parle de "la Terre"[83], quand Lovelock et Margulis désignaient une autre entité, Gaïa, en dit long sur la lecture qui a été faite de HG par Dawkins). Gaïa a en de rares occasions été définie comme

---

[77] McDonald-Gibson *et al.*, 2008 ; Williams et Lenton, 2010.
[78] Ackland & Wood, 2010.
[79] Kleidon, 2002 ; Williams & Lenton, 2010.
[80] A. Kleidon, Y. Malhi, et P. Cox, "Maximum entropy production in environmental and ecological systems", 2010, *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1545), 1297–1302.
[81] T. Volk, "Toward a future for Gaia theory", 2002, *Climatic Change*, 52(4), 423–430.
[82] Dawkins, 1982.
[83] *Ibid.* p.235.

la collection de l'ensemble des vivants peuplant la Terre[84], plus souvent comme le système composé de ces vivants et de l'environnement (l'air, les océans, les roches) avec lequel ils interagissent[85]. La proposition récente de Doolittle (2013) d'appliquer les considérations de Frédéric Bouchard sur la sélection naturelle et la fitness[86] se concentre elle aussi encore trop sur le mécanisme, sans trop préciser l'entité qui est en jeu, ni même ce que le mécanisme est censé expliquer. Mais même dans la conception de Bouchard, l'adaptation *d'un individu* est ce qui permet à cet individu de persister. Le fait de désigner Gaïa comme Lovelock et Margulis le font présuppose que nous avons bien affaire à *un individu* ; mais cette présupposition n'a jamais été justifiée à l'aide d'arguments empiriques et de conceptions philosophiques de l'individualité telles que disponibles dans la littérature[87].

L'*explanandum* initial de HG était l'habitabilité de la Terre. Dire que la vie a contribué à maintenir la Terre habitable est un énoncé historique et, en tant que tel, doit être testé par des modèles contrefactuels[88]. C'est précisément ce que les partisans de HG ont fait[89]. Mais dans ces modèles ils ont négligé certaines difficultés centrales concernant la définition de la vie[90]: pour *qui* la Terre est-elle restée habitable? De qui "l'environnement global" est-il l'environnement?

6 Conclusions

Le point de départ de cette étude était le suivant : après la distinction de deux traditions étudiant les vivants et leur milieu (l'une, Darwino-Spencérienne, centrée sur la population, l'autre Lamarcko-Cuviero-Comtienne, centrée sur l'organisme) et le rappel que des considérations sur les relations dialectiques entretenues entre les vivants et leur milieu avaient été portées au sein de la seconde (Uexküll-Goldstein-Canguilhem), cette étude entreprenait de s'intéresser dans le détail à deux théories qui ont, au cours des quarante dernières années, contribué à développer des considérations analogues à propos du rôle actif des vivants dans la première tradition : HG et NC.

6.1 HG, NC et l'absence d'attention portée à la définition des entités

Une analyse conceptuelle de HG et NC a ensuite révélé des ambigüités importantes qui résultent toutes d'un manque d'attention portée au statut des entités

---

[84] Lovelock, 1979, p.9.

[85] Lovelock et Margulis, 1974.

[86] Cette conception entend se passer de la reproduction comme condition nécessaire à ce qu'il y ait sélection en redéfinissant la fitness comme persistance à travers le temps, et non plus comme un savant mélange entre reproduction et survie, F. Bouchard, « Causal processes, fitness, and the differential persistence of lineages », 2008, *Philosophy of Science*, 75(5), 560–570 ; F. Bouchard, « Darwinism without populations : a more inclusive understanding of the "survival of the fittest" », 2011, *Studies in History and Philosophy of Science Part C : Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 42(1), 106–114.

[87] Turner, 2000 ; F. Bouchard et P. Huneman, *From Groups to Individuals : Evolution and Emerging Individuality*. The MIT Press, 2013; J. Dupré, *Processes of life : essays in the philosophy of biology*. Oxford University Press, 2012; E. Bapteste et J. Dupré, "Towards a processual microbial ontology", 2013, *Biology & philosophy*, 28(2), 379–404; P. Huneman, "Individuality as a theoretical scheme about the weak individuality of organisms and ecosystems", 2014, *Biological Theory*, 2.

[88] D. Turner, "Historical geology : Methodology and metaphysics", 2013, *Geological Society of America Special Papers*, 502, 11–18.

[89] Lenton et Von Bloh, 2001.

[90] Dutreuil, 2014.

auxquelles font référence les termes "d'organisme" et "d'environnement" : autrement dit, la diversité des objets d'investigation placés sous la bannière abstraite des relations dialectiques organisme-environnement n'a pas été accompagnée des progrès conceptuels suffisants pour prendre en charge ces objets. C'est la conclusion principale de cette étude.

Si les sections précédentes ont développé des considérations qui peuvent paraître par trop techniques, il faut néanmoins bien voir que c'est dans ces détails techniques que se trouvent les points intéressants à propos de la manière dont sont envisagés l'environnement et les relations que les vivants entretiennent avec lui.

Les résultats de l'étude des trois points considérés (échelles de temps, produit dérivé, nature du bénéfice résultant de l'influence sur l'environnement) convergent vers la même idée (ou résultent des mêmes problèmes à l'œuvre dans HG et dans NC). Dans les deux littératures, en effet, les auteurs n'ont pas suffisamment porté d'attention au statut des entités qui sont considérées et aux échelles de temps en jeu : sont-ce des organismes, des populations, des lignées, des agrégats, etc.? *Qui* modifie l'environnement? Cette absence d'attention est particulièrement manifeste lorsque les auteurs de HG parlent d'*organismes* (et font des modèles d'organismes - e.g. Daisyworld) modifiant l'environnement alors que les durées des phénomènes qui les intéressent dépassent le million d'années (érosion des silicates, régulation de l'oxygène de l'atmosphère, etc.).

Et, corrélativement, on ne s'est pas suffisamment intéressé à la question de savoir *de qui* l'environnement était l'environnement. Ce point est frappant si l'on considère les difficultés conceptuelles dans lesquelles NC et HG se sont empêtrées à propos des produits dérivés de la sélection et des entités qui "bénéficient" éventuellement des modifications environnementales, mais il est également particulièrement saillant lorsque NC fait la longue liste des effets des organismes sur "l'environnement" : toile d'araignée, chimie du sol et évolution à long terme de l'atmosphère se côtoient alors pour servir la cause d'une relation dialectique entre "les organismes" et "l'environnement" sans que les auteurs ne s'émeuvent plus que cela de l'hétérogénéité manifeste dans ce qui est désigné comme "organismes" et comme "environnement".

6.2 Déplacements conceptuels à propos de l'environnement

Par ailleurs, les développements faits par HG, NC et les sciences contemporaines de l'environnement (écologie, sciences de la Terre, biologie de l'évolution, etc.) ont été l'occasion de plusieurs déplacements conceptuels opérés sur le concept d'environnement. Le second résultat de cette étude consiste à repérer ces déplacements conceptuels importants à propos du concept d'environnement.

Le premier d'entre eux concerne les unités d'analyse des relations entre vivants et milieux. Tandis que celles-ci semblaient relativement claires au moment de l'établissement des concepts de milieu et d'environnement au 19e siècle - la population pour la biologie et l'anthropologie anglo-saxonne, l'organisme et son type normal avec ses normes de vie pour les sciences des milieux (Taylan, 2014) - on assiste dans les théories contemporaines à un éclatement de ces unités d'analyse. La population reste peut-être une référence dans la biologie théorique de l'évolution contemporaine. Mais on a d'un côté assisté dans la biologie évolutive et l'écologie contemporaine à un resserrement de l'attention autour des organismes individuels (organismes individuels qui ne sont pas des organismes considérés d'après un type normal mais qui sont pris avec toutes leurs singularités). Ce resserrement est à l'œuvre dans les arguments théoriques (hétérodoxes) de Bouchard (marqué par l'écologie de Van Valen) lorsqu'il se focalise sur des "populations" constituées d'un seul organisme (analyse théorique reprise dans HG par Doolittle pour discuter d'une sélection "de la biosphère")) ; mais ce resserrement a également été permis par les possibilités nouvelles offertes par les

modélisations à base d'agents abondamment utilisées par HG, NC et l'écologie contemporaine. De l'autre côté, l'attention portée à des effets environnementaux importants a mené (ou parfois aurait dû mener) à la considération d'entités biologiques situées au-delà du niveau d'une population biologique (lignages, écosystèmes, agrégats de types fonctionnels sur plusieurs générations, ensemble des organismes vivants, etc.). Tantôt au niveau de l'organisme singulier (voire dans certains cas en deçà[91]), tantôt au niveau des populations, tantôt des écosystèmes, tantôt encore de la biosphère : les unités d'analyse ont été démultipliées et parfois au sein du même cadre théorique, sans que l'appareil conceptuel suive le rythme.

Un second déplacement important concerne le genre de propriétés que recouvre le terme d'environnement. L'environnement Darwinien, nous l'avons rappelé avec Canguilhem et Taylan, est avant tout un milieu fait de *vivants* ; le milieu de Comte était quant à lui un milieu total (social, biologique, physique, chimique). Il est clair que pour HG, le milieu est un milieu purement abiotique (fait de luminosité solaire, d'atmosphère, de roches, etc.). En ce qui concerne NC, alors que l'ancrage de cette littérature est clairement la biologie de l'évolution, et alors que les affirmations théoriques des auteurs rappellent que l'environnement comprend bien les autres vivants en sus de l'environnement abiotique, dans les faits, les auteurs se sont pour ainsi dire exclusivement concentrés sur des modifications du milieu abiotique par les vivants, ainsi que nous l'avons suggéré dans la section 2[92].

Troisièmement, dans les travaux des médecins hygiénistes, des anthropologues, des biologistes du 18e et du 19e siècle la *pluralité* (allant de pair avec le caractère *local*) des conditions d'existence, des *circumfusa*, des milieux, etc., avait un rôle explicatif majeur (de la pluralité des milieux découlait la diversité des caractéristiques de ceux qui habitaient ces milieux). C'était également le cas dans l'essentiel des théories écologiques centrées sur le concept de niche au 20e siècle[93]. C'est sans doute en partie encore le cas pour NC si l'on veut bien reconnaître que nombre des exemples de NC sont des exemples terrestres (nids, terriers, sol, barrage), environnement terrestre dans lequel il est aisé de modifier les conditions locales de l'environnement. Aux échelles spatiales pertinentes pour les organismes qui l'habitent, l'océan est mélangé sur des échelles de temps relativement courtes devant les temps de génération des organismes qui l'habitent [94]. Il est par conséquent beaucoup plus difficile, pour les organismes océaniques, de ne modifier que localement l'environnement (et de créer ainsi *des* environnements) : ou bien l'effet des organismes sur l'environnement abiotique est dilué (i.e. faible devant les paramètres physique et chimique), ou bien il faut considérer l'agrégation des effets d'organismes sur des échelles de temps et d'espace importantes pour expliquer l'évolution de la chimie moyenne des océans (mais on perd alors la pluralité des conditions à une époque donnée). On voit alors le contraste entre NC et HG et le lien important entre le caractère local des modifications environnementales et la pluralité de celles-ci. L'attention portée par HG (et NC dans une bien moindre mesure) à un environnement *global* ou planétaire (la chimie des océans ou de l'atmosphère, le climat) tend à unifier et homogénéiser "l'environnement". Si des effets spatiaux peuvent bien sûr avoir lieu et ont été étudiés en détail (la température

[91] A. Pocheville et M. Montévil, "Ecological models for gene therapy. i. models for intraorganismal ecology", 2014, *Biological Theory*, (pp. 1–13); A. Pocheville, M. Montévil et R. Ferrière, "Ecological models for gene therapy. ii. niche construction, nongenetic inheritance, and ecosystem perturbations", 2014,*Biological Theory*, (pp. 1–9).

[92] Voir également Odling-Smee et al. (2003), pp. 217-224, ainsi que la longue liste d'exemples déployés dans leurs tableaux, p.70 sq.

[93] A. Pocheville, "The ecological niche : History and recent controversies", *in* T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre et M. Silberstein, *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*, Sprincer, 2015, pp. 547–586.

[94] Nous devons cette remarque sur l'absence d'exemples océaniques dans NC à une discussion avec Andrew Watson, que nous remercions.

moyenne de la Terre masque ainsi des écarts importants de température), ce qui prime c'est bien l'idée qu'il n'y a *qu'un* environnement global, influencé par tous les vivants (ou par "la biosphère") et conditionnant l'existence de la totalité des vivants. Sebastian Grevsmühl[95] a récemment bien souligné l'importance des programmes spatiaux et des prises de vue de la Terre depuis l'espace pour l'émergence d'un concept d'environnement global ; à ceux-ci on pourrait ajouter que l'ensemble des campagnes de récoltes de données océanographiques et atmosphériques globales ayant eu lieu à la même période ont également été des conditions de possibilité importantes de l'émergence de ce concept.

Enfin, alors que les conditions d'existence n'ont de sens que lorsqu'elles sont ramenées à un vivant (faisant des conditions d'existence un concept éminemment relationnel), l'environnement semble par endroits perdre ce caractère relationnel [96] : c'est le cas lorsque les géologues font l'histoire de l'environnement terrestre, mais c'est également le cas lorsque les exemples sont accumulés, pêle-mêle, pour montrer que termites, bactéries, angiospermes, etc., concourent à modifier "*l'*environnement".

Remerciements

Nos remerciements vont vers Philippe Huneman pour sa relecture ainsi que son soutien de longue date ayant favorisé l'émergence de cette collaboration. Cet article a par ailleurs bénéficié de discussions avec les participants du groupe de lecture hebdomadaire du *Center for Philosophy of Science*, University of Pittsburgh, Janvier 2014, ainsi qu'avec Maël Montévil, Jean Gayon, Timothy Lenton, John Dupré, Andrew Watson, Richard Boyle, Hywel Williams. Nous remercions enfin le projet ANR EXPLABIO, dirigé par Philippe Huneman, pour le soutien financier de ce travail.

[95] S. Grevsmühl, *La Terre vue d'en haut - l'invention de l'environnement global*. Seuil, 2014.
[96] Nous devons cette remarque à Philippe Huneman.