

Comment penser l'émergence d'un individu biologique à partir d'une collectivité d'individus biologiques?

Isaac Hernandez

In the book *The major transitions in evolution*, Maynard Smith and Eörs Szathmáry introduce the notion of “major transition” to refer to any major change in natural history that can not only disrupt the types of existing organisms, but also transform the evolutionary process in itself, which would open new ways of complexification. According to these authors, a major transition can be defined, as the result of the integration of a certain number of initially independent organisms, which manage to bring out a system capable of organizing their interactions, becoming a collective of components who has an identity oriented towards a common goal. We understand the emphasis of authors when we look closely at one of the pillars of the Darwinian theory of evolution: the principle of common descent with modification. However, in a major transition, the variation can also be driven by particular association phenomena between individuals of different origins, when they become so associated that they are able to make emerge a new level of individuality. A major evolutionary transition is thus explained as a phenomenon of evolution of complexity that takes a different path from that of classical evolution.

In this study we will therefore focus on the emergence of biological individuality. The emergence of a new biological level testifies to the

establishment of constitutive relationships between individuals while changing their constitution as autonomous entities. As a result, the emergence of a new type of entity in the living world implies that individuals engage in relationships that transform them intrinsically, a transformation that must be sufficient for a “whole” to become a “part” that forms another “whole”.

BIOLOGICAL INDIVIDUALITY
INDIVIDUATION

EMERGENCE

COLLECTIVE BEHAVIOR
EVOLUTIONARY TRANSITION

I. Introduction

Les systèmes biologiques possèdent une dimension interactive qui est indispensable pour leur automaintenance dans un milieu précis. Parmi les interactions du vivant, on peut évoquer celles entre organismes. Depuis le début de l'émergence de la vie sur Terre, les organismes se sont regroupés, constituant des agrégats plus ou moins cohésifs et organisés qui augmentent, dans certaines circonstances, les possibilités de survie des organismes individuels (Ruiz-Mirazo & Moreno 2012). Ainsi, les regroupements d'organismes ont toujours formé des associations de différents types, qui possèdent à leur tour des niveaux d'intégration ainsi que des comportements variés. En effet, des alliances de différents ordres se créent constamment.

On trouve des exemples représentatifs des associations d'organismes notamment chez certaines colonies de bactéries dans lesquelles les membres présentent différents types d'agrégations physiques (en grappes ou en chaînes, par exemple) ainsi que des variétés d'échanges fonctionnels qui apportent de nombreux bénéfices aux membres de la colonie. Ces échanges se déroulent sous différents niveaux de complexité, à l'instar des exemples qui partent des agrégations simples jusqu'à des agrégations possédant de hauts degrés de complémentarité et de coordination de fonctions. De tels exemples comprennent notamment des

communities such as biofilms (which may be single or multi-taxa), as well as some populations of unicellular organisms, exhibit well-defined cell organization and a functional division of labour that includes specialized cell-to-cell interactions, the suppression of cellular autonomy and competition, metabolic collaboration, combined defense and attack strategies, and the coordination of movement, growth and reproduction (Dupré & O'Malley 2009, vol. 1, no 20170609).

Il est également possible de faire référence aux macro-interactions écologiques, dans lesquelles les membres forment des systèmes d'interactions complexes à l'intérieur d'un milieu précis. Ces types d'échanges impliquent souvent des chaînes d'interactions fonctionnelles entre organismes qui partagent les ressources disponibles. Par exemple, l'interaction de plusieurs règnes et espèces, citons notamment le cas de l'interaction « animal-plante », dont l'étude de ses coévolutions, qui ne se réduit d'ailleurs pas seulement aux insectes mais également aux vertébrés, représente un thème majeur de la botanique évolutive moderne (Hallé 2008, 682). Ainsi, l'association entre individus peut créer de nouveaux niveaux d'organisation, dès lors qu'il y a entre eux une intégration importante.

Or, même si l'on trouve de nombreux comportements interactifs et associatifs chez les vivants, on peut toutefois reconnaître un nombre limité de types de phénomènes d'association qui donnent naissance à un nouvel individu à part entière. De manière générale, la caractéristique la plus notable de ce type particulier d'association réside en ceci qu'un groupe d'individus s'associe de telle manière qu'ils deviennent un seul individu, capable d'agir de manière coordonnée et même d'être sélectionné en tant qu'unité évolutive. En effet, l'émergence d'un nouvel individu biologique témoigne de l'existence d'un seul rythme coordonné d'activité, voire d'une seule phénoménologie composée d'entités vivantes qui ont été, à un moment de leur histoire, des entités indépendantes et autonomes. Ainsi, la problématique centrale qu'englobe ce nouveau type d'organisation réside-t-elle dans le fait de comprendre comment un groupe d'individus autonomes en vient à faire émerger un seul individu autonome.

Cet article est destiné, par conséquent, à s'interroger sur ce phénomène d'intégration particulier, en cernant plus particulièrement le problème de l'émergence de l'individualité biologique, dans le but de comprendre si et comment un type d'agrégation particulier d'individus peut former un seul individu.

La structure de l'article est la suivante : premièrement nous allons introduire la notion de « transitions majeure », dans le but de définir le substrat conceptuel nécessaire pour penser une transition de l'individualité. La section suivante sera destinée à développer le thème de la transition d'une collectivité vers une unité. Les réflexions autour du passage entre les organismes unicellulaires et les organismes multicellulaires seront d'une importance particulière, notamment parce qu'elles représentent le passage de l'organisme fondamental, la cellule autopoïétique, vers un état d'autonomie de niveau supérieur. Finalement, nous observerons de manière plus concrète comment un groupe d'organismes peut devenir un seul organisme à travers l'hypothèse d'un transfert d'individualité vers le niveau supérieur.

II. La notion de « transition évolutive majeure »

Le terme de « transition » désigne l'idée de passage, souvent vers quelque chose de nouveau ou d'inconnu, impliquant la transformation d'un état antérieur pour arriver à un nouveau scénario. Dans l'idée de transition évolutive majeure, cette nouveauté est exprimée par l'émergence d'un nouveau type individu, ou d'organisme, qui porte un nouveau niveau d'organisation biologique.

Maynard Smith et Eörs Szathmáry dans leur livre « The major transitions in evolution » introduisent l'idée de « transition » pour expliquer tout changement majeur dans l'histoire naturelle capable non seulement de bouleverser les types d'organismes existants, mais également de transformer le processus évolutif en soi, ouvrant ainsi des voies inédites de complexification (Maynard Smith & Szathmáry 1997). La notion de complexité est ainsi associée naturellement à celle de transition majeure.

En termes plus généraux, les auteurs soutiennent l'idée selon laquelle l'évolution de la complexité repose sur un petit nombre de transitions majeures dans lesquelles on trouve des changements dans la manière dont l'information génétique est transmise entre les générations. Ainsi,

the evolution of new levels of biological organization, such as chromosomes, cells, multicelled organisms, and complex social groups radically changed the kinds of individuals natural selection could act upon. Many of these events also produced revolutionary changes in the process of inheritance, by expanding the range and fidelity of transmission, establishing new inheritance channels, and developing more open-ended sources of variation (Calcott et al. 2011, 319).

L'évolution de la complexité serait ainsi une conséquence de la nature particulière de ce genre de transition évolutives. Ceci accentue le fait que l'émergence d'un nouveau niveau d'organisation témoigne aussi de l'émergence d'une nouveauté qualitative.

Toutefois, il convient de se demander pour quelles raisons il est nécessaire de parler d'une transformation du processus évolutif. Le fait est que la théorie de l'évolution explique la variation des entités par un processus de mutation aléatoire qui serait transmise des parents aux enfants. La métaphore de l'arbre de la vie de Darwin est destinée à montrer les relations de parentés entre des groupes d'êtres vivants, et ne considère aucun type des transferts horizontaux ; on ne saute pas d'une branche de l'arbre à une autre. De cette façon, l'émergence de la nouveauté qualitative reste dans l'espace de variation possible de la lignée, toujours transmise à travers

la descendance. Nous pouvons davantage comprendre alors pourquoi une transition majeure, dans le sens de Maynard Smith et Szathmary, pourrait changer notre vision du processus évolutif : selon la vision darwinienne, l'origine des organismes qui forment les espèces provient de la différenciation d'un organisme antérieur qui appartient à la même branche de l'arbre ou à la même lignée historique, et non pas à un processus de fusion entre organismes d'origines différentes. Or, dans l'idée de transition majeure, la variation peut être aussi impulsée par des phénomènes d'association particuliers entre individus d'origines diverses, lorsqu'ils deviennent tellement associés qu'ils parviennent à faire émerger un nouveau niveau d'individualité. Cette transition évolutive majeure est définie comme un phénomène d'évolution de la complexité qui prend un chemin différent de celui de l'évolution classique.

Le point de départ de Maynard Smith et Eörs Szathmary (1997) pour développer l'idée de transition évolutive réside dans la constatation de trois caractéristiques majeures :

1. Les entités qui étaient dans un premier temps capables de répllication autonome, après la transition, cette autonomie reproductive est perdue au bénéfice d'une répllication dépendante, en faisant partie d'un tout plus grand.
2. Une transition majeure est souvent associée à la division du travail et à la spécialisation des fonctions.
3. Une transition majeure implique souvent un changement dans la façon dont l'information est transmise entre les générations (Maynard Smith & Szathmary 1997).

En ce sens, l'émergence de la cellule eucaryote se montre comme un exemple paradigmatique de ce phénomène. En effet, de nos jours, l'origine endosymbiotique de la cellule eucaryote actuelle l'emporte sur les autres théories (Taylor 1976, 377) sur l'émergence des eucaryotes. Les mitochondries et chloroplastes (des organites semi-autonomes de la cellule eucaryote) sont en effet définies comme étant des types de procaryotes qui auraient développé des spécialisations fonctionnelles, pouvant stocker et capter de l'énergie (les mitochondries et les chloroplastes). Ces spécialisations sont distribuées, transmises et héritées, au départ via la symbiose par internalisation, puis comme fonction constitutive d'un organisme plus complexe. Sur ce point-là, Lynn Margulis, l'un des auteurs de la théorie symbio-génétique, précise que les processus d'associations qui ont donné lieu à l'apparition de nouvelles formes de vie à partir des symbioses, ou plus généralement des synergies entre formes de vie existantes, sont un moteur primordial de la transformation de la vie, en particulier de sa complexification. Ainsi, « long-term stable symbiosis that leads to evolutionary change is called 'symbiogenesis'. These mergers, long-term biological fusions beginning as symbiosis, are the engine of species evolution » (Margulis & Sagan 2002, 12). De ce fait, la théorie endosymbiotique considère que les relations symbiotiques qui conduisent les processus symbio-génétiques sont responsables d'une grande partie des nouveautés évolutives, ce qui pourrait être en concordance avec la notion de transition évolutive majeure, si on présume que dans chaque transition il y a un processus d'intégration endogène entre composants d'origines différentes.

L'idée de Margulis est fondamentale pour structurer la notion de transition majeure. Un phénomène de ce genre implique un flux de fusion d'individus qui, étant profondément altérés par leurs relations d'association, perdent leur autonomie individuelle à l'égard d'un nouveau domaine d'organisation plus complexe. Par ailleurs, l'émergence d'un nouveau niveau d'organisation a souvent été associée chez le vivant à un phénomène d'évolution de la complexité, ce que Maynard Smith et Szathmary

(1995) ont théorisé comme le résultat d'une série limitée de « transitions évolutives majeures » (227-232). De ce fait, une transition majeure pourrait se définir comme le résultat de l'intégration d'un certain nombre d'organismes, initialement indépendants, qui parviennent à faire émerger un système capable d'organiser leurs interactions et deviennent ainsi un collectif de composants qui possèdent une identité orientée vers un but commun. Le résultat de chaque événement de transition majeure est l'apparition d'un nouveau niveau d'organisation avec un nouveau niveau de complexité. Ainsi, l'émergence d'une nouvelle organisation autonome implique l'ouverture de nouvelles voies de complexité dans lesquelles les entités émergentes sont qualitativement différentes de leurs prédécesseurs.

Cependant, comment penser cette transition à l'égard de l'univers darwinien où la concurrence entre individus – plutôt que l'association – constitue l'un des ingrédients clef ? En fait, ce problème est lié à la notion darwinienne d'individu, selon laquelle un individu biologique est une entité susceptible d'être triée par sélection naturelle. Il convient alors d'aborder à la notion darwinienne d'individu, dans laquelle se précise un cadre théorique très étendue pour penser l'individualité biologique.

III. L'individu biologique darwinien et la sélection multiniveau

Le thème de l'individualité biologique est devenu fondamental à partir du développement de la théorie de l'évolution et des débats consécutifs à la notion de sélection inhérente à cette théorie. En effet, l'explication évolutionniste requiert des individus – souvent en concurrence – qui constituent des populations en évolution. La pensée évolutionniste introduit également une perspective diachronique. Les individus sont conçus comme des produits de l'évolution, et peuvent apparemment être identifiés à de nombreux niveaux de la hiérarchie biologique (Lewontin 1970). C'est ainsi que David Hull définit les individus biologiques comme « des entités localisées spatio-temporellement, cohésives et continues (des entités historiques) » (Hull 1978, 342). L'aspect historique souligné par cette définition nous situe directement dans le temps de l'évolution. Ici, le principe de la sélection naturelle représente la force motrice de l'évolution, cette même force que Darwin (2008, 111) annonçait en termes de « lutte pour l'existence » des individus dans un environnement limité en ressources. A partir de la théorie de l'évolution par sélection naturelle, et notamment à travers sa formulation contemporaine connue sous le nom de « nouvelle synthèse » (Mayr 1998, 487), l'approche évolutionniste de l'individualité biologique s'installe de manière dominante au sein des discussions théoriques sur l'individualité biologique. Ainsi, la question de l'individu biologique a-t-elle été saisie par la notion d'unité de sélection (Hull 1980 ; Godfrey-Smith 2009 ; Clarke 2010 ; Wilson 2005 ; Ghiselin 1971), cette notion étant amplement répandue pour définir un individu biologique, ce qui souligne son caractère évolutif (Clarke 2010). Un individu correspond, selon cette vision, à une entité sujette à la force de la sélection naturelle, dont le pouvoir causal agit sur cette unité en tant qu'entité discrète et continue.

Or, bien que la théorie de l'évolution darwinienne ait souvent été interprétée en mettant l'accent sur la compétition et en négligeant la coopération, il semble difficile de nier que de nombreux animaux et plantes, pour concourir plus efficacement avec les autres, ont établi des niches coopératives. Il suffit de penser au mutualisme, tel qu'il s'établit entre les eucaryotes et leurs mitochondries et chloroplastes, ou entre les plantes et leurs pollinisateurs : en effet, celui-ci a bien transformé des écosystèmes entiers, ainsi que notre propre conception de l'évolution de la complexité.

¹ Par la voie de travaux de Leo Buss, Maynard Smith, McShea, Lynn Margulis, Richard Michod, Heylighen.

Ceci montre en effet que les écosystèmes ne sont pas seulement des lieux de concurrence, mais aussi des réseaux d'interdépendance, des communautés dont dépend l'intégrité de tous les membres (Leigh & Vermeij 2020). Ainsi, bien que le critère largement répandu sur l'individualité biologique repose sur la possibilité d'être une cible de la sélection (Lloyd 2017), la problématique de l'émergence d'un nouvel individu – dans le cadre d'une transition majeure – a été majoritairement abordée en se demandant comment un groupe d'individus devient un seul individu qui soit susceptible de déclencher un processus de sélection au niveau de la collectivité (Michod & Nedelcu 2003). En effet, comme le précise Richard Michod (2007), dans une perspective évolutive les individus sont des « ensembles » intégrés et indivisibles qui ont une valeur sélective (fitness) qui peut être héritable ; ils peuvent par conséquent évoluer et s'adapter à leur niveau d'organisation.

Pour penser l'évolution de groupes d'organismes dans des ensembles bien intégrés, on suppose une organisation spéciale, voire un comportement social particulier qui serait propice à la stabilité de l'ensemble. Ceci veut dire que les relations entre les individus qui composent le groupe doivent aller au-delà des avantages uniquement individuels. La problématique en question est de savoir si la sélection peut agir à un autre niveau que celui des individus, lorsque nous sommes en présence de tels comportements sociaux. Si tel est le cas, il faut postuler que la sélection agit, non seulement au niveau de la concurrence de l'organisme individuel, mais qu'elle peut également agir dans certaines circonstances au niveau des groupes d'individus, ce qui permettrait d'envisager une sélection « multiniveau » (Martens 2012).

Or, l'idée que les groupes d'organismes puissent parvenir à faire émerger des propriétés qui appartiennent exclusivement au groupe et soient analogues à celles des individus qui composent le groupe – ce qui permettraient d'imaginer ces collectivités en tant qu'unités de sélection – n'a jamais été facile à justifier. En effet, l'incompatibilité supposée de la sélection avec la coopération a suscité une série de conflits entre les détracteurs et les défenseurs de Darwin (Leigh 2010). C'est Darwin en personne qui reconnaît explicitement dans « L'origine des espèces » qu'il y a au moins un phénomène biologique – les insectes eusociaux – qui pose « une difficulté toute spéciale [...] assez insurmontable pour renverser » (Darwin 2008, 299) sa théorie, sachant que dans ces types des sociétés la sélection naturelle ne paraît pas pouvoir s'appliquer à tous les individus de la même manière. ² Néanmoins, même si Darwin postule, pour le cas spécial de sociétés d'insectes, l'action de la sélection au niveau d'une collectivité, rappelant « que la sélection s'applique à la famille aussi bien qu'à l'individu » (Darwin 2008, 301), la biologie évolutive a passé beaucoup de temps à théoriser les fondements de la concurrence des organismes modèles appartenant notamment au macro-monde. La sélection naturelle était censée agir inéluctablement sur les organismes individuels, étant donné que la sélection naturelle présuppose, indépendamment du niveau en question, une réplification différentielle d'entités discrètes. Bien entendu, ceci être une condition que les groupes ne satisfont pas à première vue. C'est dans cette perspective que l'on peut comprendre la mise à l'écart systématique d'une approche qui pense la sélection à un autre niveau que celui de l'organisme individuel (Leigh 2010).

² Notamment à cause de l'impossibilité pour les membres stériles de se propager.

Or, un exemple qui nous intéresse particulièrement est celui de la reconnaissance de l'origine symbiotique de la cellule eucaryote, qui a effectivement permis de modifier la représentation que l'on se faisait auparavant des mécanismes de l'évolution. Le fait est que cet événement particulier de l'histoire évolutive appartient à un processus de fusion des lignages, et non pas au résultat de la variation d'un lignage

fissionné, comme l'exigeait la synthèse moderne. En effet, l'ouverture au micro-monde montre clairement que la biologie évolutive, en se focalisant pendant longtemps principalement sur les processus évolutifs des organismes individuels du macro-monde, a ignoré l'importance des processus horizontaux. Elle a en particulier omis la possibilité que les lignages puissent être fusionnés pour former un système complémentaire qui parvienne à générer un nouvel individu (Doolittle & Baptiste 2007). Une telle possibilité, modifie la vision que l'on peut avoir des origines d'un individu biologique. Il s'agit en effet d'imaginer la possibilité de faire émerger, à un moment donné, une unité discrète à partir d'un ensemble d'unités.

IV. Une corrélation négative de forces

Dans le cadre d'une transition majeure, la génération de nouveaux types d'individus correspond à des moments dans l'histoire évolutive où une collectivité d'individus a réussi à s'associer de manière à pouvoir partager une phénoménologie commune, voire un destin évolutif unique. Les interactions entre individus, dans lesquelles l'émergence d'un individu évolutif est l'un des résultats possibles, semblent souvent motivées par les bénéfices qu'apportent leur association, montrant ainsi des caractéristiques et propriétés supplémentaires, où les échanges ont pu évoluer dès la formation de groupes, vers la formation de véritables superorganismes. Dès lors qu'un processus d'individuation collective est évoqué, c'est l'évolution de ces échanges que l'on examine. Parmi ces échanges, la coopération apparaît comme l'élément central d'une organisation collective, qui va au-delà des échanges individuels.

L'émergence de la coopération, par l'apparition d'une dimension stratégique, est couramment désignée sous le terme de « bien commun ». Toutefois, une telle émergence représente une complexification des rapports entre deux types de sélection : la sélection naturelle individuelle et celle qui a lieu au niveau des groupes dans lesquels, ces derniers semblent optimisés par rapport aux individus isolés (Martens 2012). En effet, une population composée d'individus qui consacrent leurs actions à la préservation de leurs états individuels, relève davantage du cadre d'un processus de sélection individuelle, où la compétition s'impose sur la collaboration entre individus. Par contre, dès lors que nous avons une population qui fixe des relations d'interdépendance, nous nous déplaçons à l'autre côté du phénomène de sélection, avec une force sélective qui bascule du côté du groupe, laissant place à la collaboration en tant que vecteur d'ordre. Nous voudrions exprimer ceci par le terme corrélation négative. Ceci comprend l'optimisation d'un collectif qui passe par une sorte d'inversion de la force de sélection individuelle, où le poids de la force de sélection est plus important au niveau de la collectivité qu'au niveau des individus qui composent le groupe.

Ce phénomène d'inversion entre la sélection individuelle et la sélection de groupes s'est trouvée au centre des recherches sur les comportements sociaux, érigant la coopération et son évolution comme ce qui permet de résoudre la problématique de la coexistence de plusieurs niveaux d'organisation biologique (Wilson 1997 ; Wilson & Sober 1989 ; Sober & Wilson 2003). Si l'on pense au problème de la compatibilité de plusieurs niveaux d'organisation biologique on peut supposer que le niveau inférieur doit favoriser la coopération au détriment de la compétition, ce qui permet une diminution de la force de sélection individuelle et une augmentation de la force de sélection au niveau du groupe. L'évolution de la coopération représente en effet une étape cruciale pour concevoir la transition effective d'un état individuel à l'état de populations structurées en groupes hautement organisés. C'est pourquoi une transition évolutive passe par la formation de groupes coopératifs qui deviennent, dans

certaines circonstances, des entités intégrées et liées qui peuvent être considérées comme de nouveaux niveaux d'individualité.

Cependant, il n'est pas facile de théoriser la collaboration comme condition pour l'émergence d'une collectivité organisée. Si, d'une part, la coopération tend à maximiser les avantages sélectifs de groupes dont les membres agissent en coordination (optimisant leurs relations en tant que groupe), d'autre part, la coopération implique un coût pour certains individus qui appartiennent à ce groupe. Ce coût peut être simplement attribué à leur engagement ou à l'effort demandé lors de la coopération. Surproduire un élément fonctionnel pour l'ensemble, assurer la protection du groupe, apporter du matériel ou prévenir les possibles dangers, tous ces comportements bénéficient à l'ensemble, mais coûtent aux individus coopérateurs leurs investissements énergétiques dans ces tâches. La problématique ouverte par le fait de penser la coopération comme moteur de l'optimisation de groupes vers un état d'individualité collective peut se formuler ainsi : d'une part, la coopération émerge comme un processus qui réunit les intérêts de tous, au sens où un groupe qui compte beaucoup de collaborateurs tire logiquement un bénéfice sélectif de chaque individu de ce groupe ; d'autre part, l'effet logique du coût de la collaboration retombe sur les membres collaborateurs et engendre le risque de propagation de la défection, auquel cas la sélection naturelle devrait causer une diminution de la fréquence de ces coopérateurs, conduisant par conséquent à une diminution de la viabilité moyenne des groupes, et paradoxalement à la perte de la possibilité de générer un nouveau niveau d'organisation stable.

Comme nous pouvons le constater, cette problématique n'est pas chose aisée à appréhender. Elle a d'ailleurs été au cœur du débat sur les études de l'altruisme biologique, étant donné que la collaboration représente l'un de piliers fondamentaux pour penser l'apparition de groupes sociaux stables qui engendrent un nouveau domaine biologique. Dans le cadre d'une transition majeure, la plupart des niveaux hiérarchiques (gènes, réseaux génétiques, cellules, cellules eucaryotes, organismes multicellulaires, etc.) a évolué à partir d'un processus d'individuation des groupes qui possède une caractéristique distinctive lors d'un processus de fusion entre les individus, dès lors que ces individus deviennent interdépendants. Ceci est étudié, dans l'approche de transitions majeures comme étant un résultat de l'évolution de la coopération. En conséquence, si l'évolution de la coopération a montré que le fait de coopérer, même si cela implique parfois que certains individus sacrifient leurs bénéfices individuels, permet de favoriser le groupe au détriment des groupes moins collaborateurs, il est possible que la sélection naturelle ait favorisé la permanence des traits altruistes dans des groupes dont les avantages sélectifs moyens étaient plus élevés. En effet, les groupes altruistes sont plus aptes – dans le sens où ils profitent des avantages sélectifs plus importantes que celle des groupes non-altruistes – ce qui peut favoriser l'évolution de ce trait malgré les désavantages individuels dans les groupes (Wilson 1997). Ceci s'explique par le fait que la coopération, bien qu'elle implique un certain coût non négligeable au sein des groupes, possède aussi des avantages qui expliqueraient pour quelle raison ces associations persistent ; dans les groupes d'organismes collaborateurs, il y a des fonctions qui émergent que les membres ne peuvent pas développer tout seuls.

Il semble donc raisonnable d'affirmer que la naissance de la collaboration, parfois exprimée sous les termes d'un sacrifice d'autonomie individuel, représente une étape cruciale dans la voie vers l'individuation d'un groupe. Le traitement de la problématique de la coopération passe donc par la compréhension de l'altruisme et de son évolution au sein des groupes, et représente la clé pour comprendre comment la

collaboration agit en tant que principe optimisateur.

V. Certaines conditions théoriques de l'individuation biologique

Prenant en compte ce qui a été dit précédemment, nous pouvons insister sur le fait que la conséquence logique de la coopération au sein des groupes se trouve dans le fait que, pour dépasser les difficultés théoriques posées par la sélection individuelle dans un contexte d'individuation collectif, nous avons besoin que la coopération puisse évoluer.

D'une part, cette problématique établit l'une des conditions pour penser l'émergence d'une collectivité organisée : les individus doivent fonctionner ensemble avec des niveaux hauts de coopération et des niveaux bas de conflit. Cette analyse reprend la définition d'organisme suggérée par Queller et Strassmann (2009, 3148) : « the organism is simply a unit with high cooperation and very low conflict among its parts ». Ceci signifie qu'un processus d'individuation collectif passe par une adaptation dans laquelle l'ensemble a réussi à diminuer la compétition et à augmenter la collaboration, ce qui est représenté dans l'organisme comme la suppression de la perturbation (dans l'idéal) des adaptations à des niveaux inférieurs. Dans une transition majeure nous trouvons des mécanismes à travers lequel un groupe d'organismes devient un seul organisme, c'est-à-dire un groupe qui possède un très bas niveau de conflit et un très haut niveau de coopération entre ses membres.

Nous approfondirons maintenant certaines conditions nécessaires à la formation de collectivités optimisées et organisées comme des agents, dont les principales sont associées à l'évolution de la coopération et au contrôle du conflit entre les membres.

V.1. La spécialisation

Nous pouvons interpréter une transition majeure comme un scénario dans lequel les individus qui étaient auparavant autonomes deviennent dépendants du niveau supérieur – c'est-à-dire du réseau d'interactions qui ont formé entre individus – pour exister en tant que membres du groupe. Cette dépendance consiste dans le fait que ces individus deviennent les parties spécialisées d'un nouveau niveau d'organisation. Cette spécialisation se traduit par la conversion des individus, auparavant autonomes, en éléments fonctionnels d'un nouveau domaine biologique. Ceci peut également être compris comme un processus de transfert des fonctions vers le niveau supérieur. On parle alors de l'évolution de la spécialisation, et l'idée de la dépendance fonctionnelle qu'on observe lors d'une transition majeure s'accorde bien avec la notion d'indivisibilité que suppose la notion d'individu. En fait, dans le contexte biologique, lorsqu'une spécialisation des individus du niveau inférieur dans des fonctions vitales se produit (telles que la reproduction ou les fonctions somatiques dans les organismes multicellulaires), l'organisation globale devient indivisible, c'est-à-dire qu'elle devient un véritable individu : « The individuals in a group evolving to perform different tasks (division of labor); division of labor becoming so specialized that the members of the group become dependent upon each other » (West et al. 2005, 10113). Ainsi, la division du travail, résultant de la spécialisation des individus, finit également par fixer une dépendance mutuelle : les individus deviennent tellement spécialisés qu'ils perdent la possibilité de réaliser d'autres tâches en autonomie. La spécialisation est par conséquent capitale dans le processus d'individuation collective.

Si nous pensons à l'émergence d'une unité à partir d'un ensemble hétérogène

d'individus – comme c'est le cas dans l'apparition de la cellule eucaryote ou des premiers organismes multicellulaires ³ – on peut mieux comprendre l'importance de la spécialisation. L'interdépendance fonctionnelle – c'est-à-dire le fait que la fonction du partenaire devient indispensable pour la stabilité de soi, mais aussi pour celle de l'ensemble – semble essentielle pour normaliser un groupe qui entretient des relations constitutives. C'est ce que semble nous dire David C. Queller : « if independent units are to come together into successful new organismal entities, there must be some means of controlling the conflicts between them, some means of ensuring that the old units do not continue to pursue their individual reproduction at the expense of the group » (Queller 2000, 1651). Un exemple intéressant de contrôle de conflit est le phénomène du développement embryologique. L'apparition des mécanismes de contrôle du conflit ont pu évoluer vers des mécanismes précis de développement, observables dans les organismes complexes actuels. ⁴ L'émergence de mécanismes de développement dans le phénomène de la multicellularité – qui apparaît comme la conséquence générale de l'interaction entre les dynamiques intérieures et extérieures des sociétés cellulaires – peut être comprise comme un mécanisme général de différenciation spontanée des unités biologiques, qui se répliquent, et où les cellules se différencient par interaction avec d'autres cellules, à partir du moment où leur nombre augmente par des divisions (Furusawa & Kaneko 1998a). L'origine des organisations multicellulaires peut être ainsi décrite comme une conséquence inévitable de la dynamique interactive des cellules, sans pour autant qu'il soit nécessaire de postuler un mécanisme préformé ou génétique qui contraigne le comportement cellulaire (Vecchi & Hernández 2014). Ce sujet est étudié en lien avec le thème des comportements de systèmes complexes. Notamment parce que, lors des interactions, la cellule, en tant que système complexe loin de l'équilibre thermodynamique, a des conditions initiales propices à l'émergence d'un ordre à partir du chaos (Goodwin 2001 ; Newman & Bonner 2016 ; Kaneko & Yomo 1997). C'est ainsi qu'il est raisonnable de supposer l'évolution de mécanismes de contrôle de l'ordre, ceux-ci pouvant avoir évolué vers l'émergence de mécanismes de développement très sophistiqués et complexes, alors qu'il s'agissait à l'origine du phénomène spontané et aléatoire de différenciation fonctionnelle associé au comportement interactif des cellules.

Cet « ordre », produit à partir de l'interaction entre les cellules et leur dynamique intracellulaire, entraîne l'émergence de normes. Sa production intervient spontanément dans l'émergence de fonctions qui gèrent les interactions cellulaires, parvenant avec le temps à un processus de développement robuste qui maintient un degré d'ordre dans une société cellulaire (Furusawa & Kaneko 1998b). Ainsi, l'émergence des normes d'une société cellulaire, peut être pensé comme une conséquence des interactions entre les cellules (Kaneko & Yomo 1997). Finalement, dans le cas des groupes multicellulaires, la médiation des conflits peut impliquer la propagation de médiateurs de conflit engendrant l'auto-surveillance, le contrôle maternel du destin cellulaire, la diminution de la taille des propagules, la croissance déterminée de l'organisme, des réponses apoptotiques, ou encore de la séquestration de lignée germinale (Michod & Nedelcu 2003).

À ce stade, nous pouvons penser que l'apparition des mécanismes de médiation de conflit, dans des groupes collaborateurs, correspond aux premières fonctions qui rendent possible la conversion d'un groupe en une unité. L'émergence de

³ Voir les travaux originels sur l'émergence de la multicellularité : Newman et al. (2016) ; Furusawa & Kaneko (2002).

⁴ Sur ce point-là, la thèse de Stuart Newman et Ramray Bhat (2009) est à prendre en considération.

l'individualité dépend ainsi de l'émergence des fonctions collectives, notamment des fonctions qui restreignent le conflit en assurant la stabilité et l'harmonie des unités de niveau inférieur. On peut alors dire que l'une des différences cruciales entre un groupe d'individus et une unité composée d'individus réside dans le fait que la seconde possède, entre autres, des fonctions qui assurent la persistance des membres composant le nouvel organisme. En ce sens, nous pouvons penser que le fait d'avoir des mécanismes qui conduisent à l'harmonie multiniveau ⁵ correspond finalement à l'une des fonctions de niveau supérieur qui émergent lors du comportement relationnelle du vivant. C'est ainsi qu'une propriété collective, telle que la fonction développementale, permet de distinguer les véritables unités coordonnées par rapport à des agrégats qui n'ont pas évolué vers un état d'interdépendance fonctionnelle significative. Ceci sert ainsi de critère de distinction entre les véritables systèmes individualisés, qui font émerger des fonctions collectives, et les agrégats d'individus qui n'ont pas fixé de relations constitutives, et qui donc ne correspondent pas à de véritables individus.

⁵ Nous pensons que les mécanismes du développement sont un très bon exemple de contrôle de conflit, ceci étant une fonction d'ordre supérieur, notamment une fonction qui permet de gérer une multiplicité d'individus dans un seul domaine organisationnel.

V.2. Transfert et distribution de fonctions

Nous avons souligné dans la section IV qu'une corrélation négative entre la partie et le tout permet de penser la manière par laquelle les niveaux d'organisation qui composent une collectivité s'harmonisent. En même temps, cette corrélation négative se présente comme une condition nécessaire pour qu'un ensemble s'agence en tant qu'unité. Nous avons aussi expliqué que, derrière cette corrélation négative, apparaissent des mécanismes ou des fonctions collectives qui gèrent la compétition entre les membres d'un groupe, ce qui apporte une harmonisation du niveau inférieur avec le niveau supérieur. Cela s'explique par le fait que le contrôle de la compétition et du conflit permet de faire basculer la force sélective du côté du groupe ; la collectivité peut déclencher un processus de sélection naturelle au niveau de l'ensemble. Ainsi, un processus d'individuation collective dépend de l'émergence de fonctions de niveau supérieur qui restreignent la possibilité de confrontations entre les membres, assurant que la coopération continue entre unités de niveau inférieur. Le contrôle de conflit conduit – à travers l'évolution des adaptations qui le réduisent – à une plus forte individualité et une plus grande harmonie pour l'organisme (Michod & Roze 2001).

Pour expliquer ceci en termes plus concrets dans le cas de l'émergence de la multicellularité, Leo Buss (1987, 201) suggère le processus de séquestration précoce de la lignée germinale en tant que médiateurs de conflit pendant la transition de la multicellularité. Ceci parce qu'une telle adaptation correspond à un type de spécialisation fonctionnelle qui rend les membres du groupe interdépendantes, et donc le système indivisible. À ce propos, la séquestration de la lignée germinale, comme cas d'adaptation spécifique de la multicellularité, suppose la division fonctionnelle entre cellules somatiques et germinales (Huneman 2013, 141). Une conséquence intéressante de cette division fonctionnelle est l'interdépendance fonctionnelle qu'elle suppose, car un ensemble divisé par des fonctions fondamentales, comme la reproduction et les fonctions somatiques (le métabolisme par exemple), conduit à une dépendance fonctionnelle vitale, de manière à ce que chaque individu (ou type de cellule) ait besoin de la fonction de l'autre pour exister. En d'autres termes, une division fonctionnelle entraîne une dépendance constitutive irréversible.

En même temps, Richard Michod propose le transfert de fitness ⁶ comme

moyen de résolution de conflit. Michod suggère que le déplacement d'un état individuel de sélection vers un état collectif de sélection – point que nous venons d'aborder à partir de l'évolution de la coopération – peut être conduit sur la base d'un transfert de fitness entre le niveau inférieur et le niveau supérieur. La valeur sélective, ou fitness, de toute unité évolutive peut être comprise en fonction de deux composantes de base : la fécondité (reproduction) et la viabilité (maintient et survie). Le transfert de fitness implique alors que des éléments ou des fonctions qui ont un lien direct avec la valeur sélective des individus – et qui ont donc un lien direct avec de fonctions reproductives et de survie – doivent être « exportés » au niveau supérieur ; ce processus étant compris comme la façon dont la conciliation entre deux niveaux d'organisation opère. Pour les études sur la transition évolutive, qui comprennent l'émergence de la multicellularité, la coopération est centrale parce qu'elle permet l'exportation de la fitness de niveau inférieur au bénéfice du niveau supérieur (Michod & Herron 2006). Ainsi, nous pouvons rejoindre l'idée que Michod développe à partir d'une corrélation négative de fitness ; ce processus opérant sous la forme d'un transfert de fonctions de fitness d'un niveau à un autre. Afin qu'une collectivité arrive à se cordonner en tant qu'agent évolutif, la fitness des individus doit diminuer en faveur de l'augmentation de la fitness du groupe.

En effet, la problématique centrale qui apparaît lorsqu'on enquête sur l'émergence d'un nouveau niveau biologique est de savoir comment il peut y avoir une conciliation de plusieurs niveaux d'organisation dans lequel chaque niveau est soumis aux forces de la sélection naturelle à sa propre échelle. Quand on conçoit l'action simultanée de la sélection naturelle à plusieurs échelles du vivant, on suppose en fait une coexistence de ses niveaux, sans laquelle l'ensemble de ses niveaux serait perturbé et ne parviendrait pas à se stabiliser en tant que groupe, et encore moins en tant que nouvel individu évolutif. Cependant, cette coexistence peut être justifiée comme une conséquence de transfert de fonctions de fitness du niveau inférieur vers le niveau supérieur. Ainsi, nous pouvons dire qu'une collectivité harmonisée permet l'émergence de fonctions globales qui ont un rôle dans la production et la préservation de cette même collectivité.

C'est ainsi que Richard Michod reprend les événements des transitions majeures en les interprétant comme des transitions de l'individualité et en se focalisant sur les mécanismes de transfert de cette individualité vers le niveau supérieur. Dans ce cas, la thèse du transfert de fitness prend tout son sens, parce qu'elle est un moyen de concilier un niveau d'organisation avec un autre, à travers une diminution de la fitness individuelle de membres et une augmentation de la fitness du groupe (Hanschen et al. 2015). La logique de cette thèse repose sur le fait que, si l'on pense à des fonctions qui peuvent représenter la fitness (par exemple la fonction reproductrice ou les fonctions somatiques de survie), un transfert de ces fonctions vers un contexte de groupe pourrait alors déplacer les forces de sélection individuelle vers le groupe. D'une part, parce que les individus, qui ont transféré des fonctions ayant un lien direct avec la

6 La valeur sélective ou la fitness correspond généralement à un outil descriptif utile pour les études sur la sélection naturelle et cette notion est associée au taux de survie et au succès reproducteur d'un individu ou d'une population. Les différents génotypes d'une population n'ont jamais les mêmes capacités reproductives, ni les mêmes taux de survie. Par conséquent les individus les mieux adaptés à un environnement auront plus de chances de survivre, de se reproduire dans cet environnement. Ils produiront pour cette raison plus de descendants. L'importance de cette notion dans l'analyse de l'individualité biologique réside dans le fait que l'une des conditions indispensables pour qu'une entité puisse être considérée comme un individu est que cette entité puisse avoir une valeur sélective propre, autrement dit, qu'elle puisse être sélectionnée. C'est le fait que l'entité en question puisse avoir ou non une valeur sélective particulière, différente de celle des autres entités, qui fait d'elle une entité susceptible d'être sélectionnée parmi d'autres, c'est-à-dire une cible pour la sélection naturelle.

valeur sélective vers un contexte de groupe, n'auront plus leur indépendance individuelle – ce qui fait que leur valeur sélective dépendra absolument des relations qu'ils ont fixées dans le groupe. D'autre part, parce qu'un transfert de fonctions de fitness vers le groupe permet à ce groupe d'être sélectionné en tant qu'ensemble, ce qui définit son statut d'individu évolutif.

En même temps, le transfert de fonctions – étant ceci le résultat de la spécialisation – est un bon exemple de distribution des fonctions dans un contexte organique plus large. En effet, la spécialisation des individus en éléments reproductifs et en éléments somatiques peut être interprétée comme une redistribution fonctionnelle, dans le sens où les fonctions de développement, de reproduction et de survie sont redistribuées à travers le groupe, et plus concrètement dans l'organisme multicellulaire, à travers les lignées cellulaires. Ainsi,

division of labor among lower level units specialized in the basic fitness components of the group enhances the individuality of the group. Once cells are specialized in one of the necessary components of fitness, say reproduction or viability, they can no longer exist outside of the group and the fitness of the group is no longer the average fitness of the cells belonging to the group (Hanschen et al. 2015, 167).

Par exemple, dans le cas des organismes sociaux actuels, une fois que la division du travail parmi les membres est effectuée, les membres qui correspondent à la lignée somatique sont désormais contraints à coopérer pour le bon fonctionnement de l'ensemble. C'est ainsi que la distribution fonctionnelle des lignées cellulaires apparaît comme un bon exemple de dépendance constitutive dérivée de la spécialisation. En même temps, la différenciation fonctionnelle, en tant que principe fondamental pour fixer une dépendance fonctionnelle nécessaire à l'émergence d'un domaine biologique particulier, se trouve également dans les groupes d'organismes constitués d'espèces différentes, comme beaucoup de cas de mutualisme et de symbiose à travers l'histoire évolutive. Ceci nous permet d'imaginer un transfert de fonctions des parties à partir d'un couplage fonctionnel qui est optimisé au fil du temps. Cela correspond bien au cas de la mitochondrie, qui a perdu la fonction de la réplication indépendante, mais qui a en revanche assumé la fonction de fournir de l'énergie à partir de la production d'ATP dans l'ensemble cellulaire.

VI. Considérations finales

Pour récapituler, nous voudrions particulièrement insister sur l'idée qu'une transition de l'individualité implique que les individus du niveau inférieur expérimentent une transformation identitaire profonde, dans laquelle ils doivent abandonner leur statut « d'être complet » pour devenir une partie qui complète un « autre être ». Dans ce cas, les entités qui conforment un nouveau niveau hiérarchique ne peuvent pas être reliées par une simple interaction topologique. Au contraire, les parties doivent établir des relations constitutives en modifiant leur constitution d'entités autonomes. En conséquence, l'apparition d'une nouvelle hiérarchie dans le monde vivant implique que les individus engagent des relations qui les transforment intrinsèquement, une transformation qui doit être suffisante pour qu'un « tout » devienne une « partie ».

Revenons sur l'une des questions centrales de l'harmonie entre niveaux : si l'on assume qu'une corrélation négative entre la partie et le tout est indispensable pour la conciliation entre deux niveaux d'organisation, quel intérêt les individus ont-ils à déléguer une partie de leurs fonctions alors que ces fonctions les rendent libres

et autonomes ? On suppose bien sûr que la collaboration, qui passe par une perte d'autonomie individuelle, implique davantage certains bénéfices pour les entités d'une collectivité. Mais, peut-être peut-on répondre aussi au sens large en supposant que lorsque chaque unité subordonne une partie de son autonomie au service de l'entretien d'une organisation générale, elle facilite en même temps sa propre réalisation individuelle, étant donné que l'ensemble des relations lui fournit des fonctions qu'elle n'a alors pas à réaliser elle-même. Cette dernière suggestion suppose un principe méréologique commun : quand le tout devient plus complexe, les parties deviennent plus simples (Varzi 2016). Cette logique méréologique se rapproche alors de l'idée de Michod que nous décrivions comme une corrélation négative de fitness : « during a transition from a lower to a higher level, we expect the fitness of the higher level to increase and the fitness of the lower level to decrease » (Michod 2011, 8615). Certes, un transfert de fonctions entraîne une simplification des individus, mais il permet en même temps la complexification de l'ensemble composé d'individus. Si l'on interprète un transfert de fonctions comme une spécialisation des parties, la spécialisation d'une partie est sans doute plus bénéfique pour « l'ensemble », bien que la partie doit opérer des actions qui ne lui servent pas directement (par exemple surproduire un composant particulier ou s'exposer davantage aux dangers). En retour, « l'ensemble » apporte des choses à la partie qu'elle n'a plus à produire par elle-même (par exemple le fait que les parties puissent être favorisées par un milieu plus stable ou que certains individus puissent transmettre leurs gènes).

Ainsi, nous pouvons prendre ces réflexions pour comprendre un processus d'individuation collective : le phénomène d'individuation collective passe par un phénomène de subordination dans lequel les parties « délèguent », vers le niveau supérieur, des fonctions qui les rendent ainsi autonomes. Pour déployer cette idée de subordination, nous pouvons interpréter ce phénomène comme l'installation d'un processus de codétermination. Si un système en transition vers l'individualité engendre une relation entre l'ensemble émergent et ses parties, de manière à ce que les parties soient contraintes de rester subordonnées au domaine organisationnel et social qui est en train d'être créé, ⁷ alors ceci implique l'émergence d'un domaine de relation de codétermination. Dans une relation de codétermination, les parties se contraignent (se spécialisent) pour faire émerger un domaine relationnel ou social que les parties ont construit à partir de ces relations constitutives. C'est ainsi que nous pouvons désormais interpréter ceci comme un processus de codétermination ; un ensemble d'individus, à un moment de l'histoire évolutive, ont établi des relations constitutives (ou de codétermination) qui finissent par composer un monde propre, à savoir un nouveau domaine biologique.

La façon dont ce processus de codétermination est installé passe par une transformation identitaire des unités qui vont composer le nouveau domaine biologique, dans lequel les unités doivent déléguer leurs tendances à satisfaire leurs ontogénèses individuelles en faveur de la construction d'une ontogénèse de groupe, ce qui va orchestrer la construction d'un nouveau niveau d'individualité. Nous avons vu que ce phénomène peut être interprété comme un processus de transfert de fonctions vers un niveau supérieur, ce qui est concrétisé, selon les approches de transitions de l'individualité, par un transfert des fonctions vitales qui contraignent les individus appartenant à la nouvelle structure à accomplir leurs ontogénèses ensemble. Désormais, nous interprétons ce phénomène comme un transfert d'autonomie.

Nous avons vu aussi que ce processus de transfert de fonctions se traduit

⁷ Sinon elles cesseraient d'exister, parce qu'elles n'ont plus le moyen de rester en autonomie.

concrètement par un phénomène de spécialisation. Ce phénomène consiste en la spécialisation des individus dans des éléments fonctionnels indispensables. L'exemple de la multicellularité nous en fournit une représentation très instructive : la spécialisation fonctionnelle qui fait émerger la multicellularité consiste à séparer les cellules dédiées à la survie et au maintien de l'organisme, des cellules dédiées à la reproduction et à l'héritage. En effet, ce phénomène de division fonctionnelle permet de comprendre l'établissement d'un ensemble d'individus, en tant que véritable organisme, à partir d'une interdépendance irréversible entre ces individus ; après cette transition, les unités indépendantes qui étaient capables de reproduction et de survie peuvent le faire uniquement dans un contexte relationnel spécifique. En d'autres termes, nous affirmons que les unités sont devenues dépendantes du nouveau domaine biologique dont elles font désormais partie. La spécialisation de fonctions, érigée comme une étape cruciale pour qu'un ensemble d'individus deviennent un seul individu, a pu être comprise à travers l'évolution de la coopération, et ceci suppose en effet l'émergence et l'évolution de mécanismes qui restreignent la possibilité de conflit entre les individus d'un groupe. C'est ainsi qu'un groupe d'individus devient un seul individu stable, susceptible de subir les contraintes évolutives à son niveau de l'organisation.

A partir de ce qui précède, on peut ajouter quelques analyses. Premièrement, lorsque nous avons un système en processus d'individuation, nous pouvons établir un critère de robustesse de la relation entre les parties en rapport avec l'irréversibilité de leurs associations. Ainsi, dans une organisation où les échanges fonctionnels sont moins forts, nous rencontrerons des relations qui sont moins dépendantes : leur niveau de couplage sera plus réversible. Toutefois, dans les systèmes où il existe une irréversibilité dans leurs relations, les parties ont davantage de difficultés à se lier hors ce cadre relationnel spécifique, à cause de la dépendance établie avec leurs partenaires. Ainsi, nous pensons que les transitions évolutives correspondent à un cas d'irréversibilité fonctionnelle majeure, pour lequel les parties ont engagé des relations constitutives irrévocables.

Deuxièmement, nous voudrions associer la notion d'irréversibilité à celle d'organismalité. En effet, nous pouvons inclure la notion d'irréversibilité dans les analyses de l'organismalité, sachant que les niveaux d'organismalité peuvent être établis par les degrés de coopérations et d'absence de conflit entre les parties, dont les niveaux hauts de dépendance fonctionnelle entre les parties témoignent d'une irréversibilité de rapports. De cette façon, l'organismalité, en tant que principe normatif qui impose deux conditions à l'organisme – haute collaboration et niveau très bas de conflit – permet de penser à des degrés d'interaction, dans le sens où des collectivités pourront avoir des niveaux différents de conflit, de collaboration ainsi que d'irréversibilité relationnelle. De cette manière, les hauts niveaux de collaboration et les bas niveaux des conflits passent par l'irréversibilité des échanges fonctionnels que les individus entretiennent, dans lesquels de hauts niveaux de dépendance contraignent les individus à collaborer dans un même domaine relationnel.

Troisièmement, nous voudrions rappeler que les mécanismes qui expliquent comment le conflit peut être contrôlé supposent des fonctions qui gèrent les possibles conflits du niveau inférieur. En effet, tous les éléments que nous avons envisagés ici (la division du travail, les séparations fonctionnelles en types cellulaires, l'interdépendance irréversible entre individus, etc.) exigent en amont le contrôle de conflit. Nous trouvons l'un des exemples représentatifs de l'émergence de ces types particuliers de fonctions dans les contraintes développementales. Ainsi, bien que l'évolution de multicellulaires ait conduit vers l'adaptation de mécanismes de fragmentation d'une seule cellule mère (division cellulaire), on ne doit pas oublier que ce phénomène

est le résultat indubitable d'un processus historique d'agrégation pour lequel nous avons encore des exemples, comme la famille d'algues *Volvox*. *Volvox* est une algue qui couvre toute une gamme de la complexité organisationnelle. Nous trouvons des algues de type unicellulaire et de type colonial, ainsi que de type pluricellulaire avec une division du travail germe-soma. Ces algues sont des organismes-modèles idéaux pour aborder les questions fondamentales liées à la transition vers la multicellularité et pour construire les règles théoriques qui caractérisent cette transition (Hallmann 2011). Par exemple, *Volvox carteri* a deux types de cellules dans leur état mature ; les cellules reproductrices de type germinal, qui n'ont pas de sénescence (ou de mort cellulaire programmée) connue à ce jour, et les cellules somatiques qui correspondent à la motilité de la colonie (Kirk 1988). De ce fait, les algues *Volvox* ont été considérées comme des organismes-modèles appropriés pour aborder les questions fondamentales de l'évolution de la multicellularité et du mécanisme de différenciation cellulaire. L'exemple de *volvox* peut être interprété comme une transition évolutive vivante, et la variété de comportements de cette espèce a servi de modèle pour comprendre la transition majeure de la vie unicellulaire vers la vie multicellulaire, qui touche plusieurs questions fondamentales en biologie évolutive (Herron 2016).

L'importance de cet exemple est qu'il met en valeur la nécessité de développer des fonctions qui contrôlent l'agrégation cellulaire – à travers la division fonctionnelle – pour parvenir à agencer une collectivité. L'agrégation, phénomène que nous pouvons associer simplement à la nature dynamique et sociale de la vie, est le substrat fondamental du processus d'individuation collectif. Nous proposons donc d'interpréter les processus de fragmentation actuelle, notamment des multicellulaires et de certains insectes sociaux, comme un processus d'agrégation, ou de composition contrôlée. En somme, le phénomène du développement, comme fonction émergente d'une collectivité, n'est rien d'autre qu'un processus d'agrégation sous contrainte ; à savoir une optimisation du phénomène d'agrégation à partir de l'autoproduction contrôlée d'une grande partie du matériel biologique pour agencer l'organisme lors de l'embryogenèse. En effet, tous les mécanismes de contrôle que nous observons actuellement (la sélection parentale, la prolifération unicellulaire, la spécialisation, etc.), ne font qu'optimiser des agrégations collectives, dont nous trouvons l'exemple le plus représentatif sous la forme des contraintes développementales.

Finalement, il est naturel de se questionner aussi sur le moteur ultime qui pousse les individus à s'associer. Nous avons voulu montrer ici les différentes facettes que comprend le phénomène d'association, en laissant ses causes, pour le moment, aux études d'écologie évolutive. Ces études prennent en charge les phénomènes de conformation de niches associatives qui répondent à des besoins spécifiques : l'avantage que permet l'association face aux prédateurs, le refuge ou le contrôle d'un espace écologique, la résistance aux conditions adverses, l'optimisation du système ou la performance en général, etc. Ainsi, l'explication des causes qui amènent les individus à s'associer appartient aux études et réflexions plus approfondies sur les « motivations », toujours en termes de sélection, que nous trouvons derrière ces organismes. Inévitablement, en parlant notamment des cas d'associations synergiques, toutes les variétés des causes possibles, que celles-ci soient contingentes ou génériques, expliquent la persistance des telles associations à travers le temps par le bénéfice qu'implique l'association. Dans cet article, nous avons plutôt montré la manière dont ces associations peuvent avoir lieu, sans entrer dans des théorisations sur les causes de la complexification de la nature par l'association. Ceci demanderait sûrement un engagement métaphysique qui irait au-delà de la simple explication par la sélection naturelle. En effet, un engagement métaphysique sur la question de la source l'association

nous conduirait à développer des concepts et des idées qui permettent de caractériser un individu biologique qui émerge d'un processus d'individuation collectif dans le temps ontogénétique. Parce que le temps évolutif trouve sa source dans la somme transgénérationnelle de l'ontogenèse des individus, substrat à partir duquel tout processus évolutif est construit.

Bibliographie

- Buss Leo W. (1987). *The evolution of individuality*. Princeton, N.J: Princeton University Press.
- Calcott Brett et al. (eds.). (2011). *The major transitions in evolution revisited*. Cambridge MA: MIT Press.
- Clarke E. (2010). The problem of biological individuality. *Biological Theory*, 5, 4, 312-325.
- Darwin C. (2008). *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou, la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie*. Trad. Fr. E. Barbier et al. Paris: Flammarion.
- Doolittle W. F. & Bapteste E. (2007). Pattern pluralism and the Tree of Life hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 13 février 2007, 104, 7, 2043-2049.
- Dupré J. & O'Malley M. A. (2009). Varieties of Living Things: Life at the Intersection of Lineage and Metabolism. *Philosophy and Theory in Biology*, décembre, 1, 20170609.
- Furusawa C. & Kaneko K. (1998a). Emergence of multicellular organisms with dynamic differentiation and spatial pattern. *Artificial Life*, 4, 1, 79-93.
- Id. (1998b). Emergence of rules in cell society: Differentiation, hierarchy, and stability. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1 juillet, 60, 4, 659-687.
- Id. (2002). Origin of multicellular organisms as an inevitable consequence of dynamical systems. *The Anatomical Record*, 1 novembre, 268, 3, 327-342.
- Ghiselin M. T. (1971). The individual in the Darwinian revolution. *New Literary History*, 3, 1, 113-134.
- Godfrey-Smith P. (2009). *Darwinian populations and natural selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Goodwin B. C. (2001). *How the leopard changed its spots: the evolution of complexity*. With New preface. Princeton NJ: Princeton University Press.
- Hallé F. (2008). *Aux origines des plantes*. Paris: Fayard.
- Hallmann A. (2011). Evolution of reproductive development in the volvocine algae. *Sexual Plant Reproduction*, juin, 24, 2, 97-112.
- Hanschen E. et al. (2015). Evolutionary Transitions in Individuality and Recent Models of Multicellularity. Dans I. Ruiz Trillo & A. Nedelcu (eds.), *Evolutionary Transitions to Multicellular Life* (165-188), London: Springer.
- Herron M. D. (2016). Origins of multicellular complexity: Volvox and the volvocine algae. *Molecular ecology*, mars, 25, 6, 1213-1223.
- Hull D. L. (1978). A Matter of Individuality. *Philosophy of Science*, 45, 3, 335-360.
- Id. (1980). Individuality and selection. *Annual review of ecology and systematics*, 11, 1, 311-332.
- Huneman P. (2013). Adaptations in Transitions: How to Make Sense of Adaptation When. In Dans P. Huneman & F. Bouchard (eds.), *From Groups to Individuals. Evolution and Emerging Individuality* (141-185). Cambridge MA: MIT Press.
- Kaneko K. & Yomo T. (1997). Isologous diversification: a theory of cell differentiation. *Bulletin of Mathematical Biology*, janvier, 59, 1, 139-196.
- Kirk D. L. (1988). The ontogeny and phylogeny of cellular differentiation in Volvox. *Trends in Genetics*, 1 février, 4, 2, 32-36.
- Leigh E. G. (2010). The group selection controversy. *Journal of Evolutionary Biology*, janvier, 23, 1, 6-19.
- Leigh E. G. & Vermeij G. J. (2002). Does natural selection organize ecosystems for the

- maintenance of high productivity and diversity?. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 29 mai, 357, 1421, 709–718.
- Lewontin R. C. (1970). The units of selection. *Annual review of ecology and systematics*, 1, 1, 1–18.
- Lloyd E. (2017). Units and Levels of Selection. Dans E. & Zalta. N. (eds.). *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Stanford: Stanford University Press <https://plato.stanford.edu/entries/selection-units/>
- Margulis L. & Sagan D. (2002). *Acquiring genomes: a theory of the origins of species*. New York, NY: Basic Books.
- Martens J. (2012). *L'évolution des organisations biologiques : vers une théorie unifiée de la coopération et du conflit*. Paris: Paris 1.
- Maynard Smith J. & Szathmáry E. (2010). *The major transitions in evolution*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Mayr E. (ed.). (1998). *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*. Cambridge MA: Harvard Univ. Press.
- Michod R. E. (2007). Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 15 mai, 104, suppl 1, 8613–8618.
- Id. (2011). Evolutionary Transitions in Individuality: Multicellularity and Sex. In Dans B. Calcott & K. Sterelny (eds.). *The Major Transitions in Evolution Revisited* (169–198), Cambridge MA: MIT Press.
- Michod R. E. & Nedelcu A. M. (2003). On the Reorganization of Fitness During Evolutionary Transitions in Individuality. *Integrative and Comparative Biology*, 1 février, 43, 1, 64–73.
- Michod R. E. & Roze D. (2001). Cooperation and conflict in the evolution of multicellularity. *Heredity*, 86, 1, 1–7.
- Michod R. & Herron M. (2006). Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality. *Journal of evolutionary biology*, 1 octobre, 19, 1406–1409; discussion 1426.
- Newman S. A. & Bhat R. (2009). Dynamical patterning modules: a “pattern language” for development and evolution of multicellular form. *The International Journal of Developmental Biology*, 53, 5/6, 693–705.
- Newman S. A. & Bonner J. T. (2016). *Multicellularity: Origins and evolution*. Cambridge MA: MIT Press.
- Newman Stuart A. et al. (2006). Before programs: the physical origination of multicellular forms. *The International Journal of Developmental Biology*, 50, 2/3, 289–299.
- Queller D. C. (2000). Relatedness and the fraternal major transitions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 355, 1403, 1647–1655.
- Queller D. C. & Strassmann J. E. (2009). Beyond society: the evolution of organismality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 1533, 3143–3155.
- Ruiz-Mirazo K. & Moreno A. (2012). Autonomy in evolution: from minimal to complex life. *Synthese*, 1 mars, 185, 1, 21–52.
- Smith J. M. & Szathmáry E. (1997). *The major transitions in evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Sober E. & Wilson D. S. (2003). *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press.
- Szathmáry E. & Smith J. M. (1995). The major evolutionary transitions. *Nature*, 374,

- 6519, 227-232.
- Taylor F. J. R. (1976). Autogenous Theories for the Origin of Eukaryotes. *Taxon*, août, 25, 4, 377-390.
- Varzi A. (2016). Mereology. Dans E. & Zalta. N. (eds.). *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Stanford: Stanford University Press <https://plato.stanford.edu/archives/spr2019/entries/mereology/>
- Vecchi D. & Hernández I. (2014). The epistemological resilience of the concept of morphogenetic. In Dans A. Minelli & T. Pradeu (eds.). *Towards a Theory of Development* (79-94). Oxford: Oxford University Press.
- West S. A. et al. (2015). Major evolutionary transitions in individuality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 18 août, 112, 33, 10112-10119.
- Wilson D. S. & Sober E. (1989). Reviving the superorganism. *Journal of Theoretical Biology*, 136, 3, 337-356.
- Wilson D. S. (1997). Altruism and Organism: Disentangling the Themes of Multilevel Selection Theory. *The American Naturalist*, 1 juillet, 150, S1, 122-134.
- Wilson R. A. (2005). *Genes and the agents of life: the individual in the fragile sciences biology*. Cambridge: Cambridge University Press.