

## SOMMAIRE

**Introduction générale .....13**

**I. DES LOIS AUX MODELES .....23**

CHAPITRE 1 — La mathématisation des formes  
du vivant, une curiosité .....25

1. Morphologie et phyllotaxie géométrique .....26

2. La géométrie spirale : une description précise  
mais sans explication ni application.....28

Chapitre 2 — Une critique des mathématisations :  
les « hélices foliaires » de L. Plantefol .....33

Chapitre 3 — Statistique et « loi mathématique  
hypothétique » chez R.A. Fisher (1921-1922) .....39

1. La signification de la mathématisation  
chez R. A. Fisher : condenser l'information .....40

2. Infini hypothétique et modèle statistique :  
notion d'information et déracinement .....45

3. Le rôle d'un infini hypothétique dans  
le modèle statistique .....48

4. La discrimination des causes .....53

5. Précision de l'indéterminisme : critique  
des formules mathématiques générales (1921).....55

Chapitre 4 — La loi d'allométrie de J. Huxley et G. Teissier : de la mesure absolue à la mesure relative.....63

1. Le problème des interprétations chimiques et métaboliques de la croissance .....65
2. Sur les interprétations métaboliques : Bertalanffy (1932) .....71
3. Mathématiser l'élémentaire avant le complexe : J. Monod et G. Teissier (1935).....74
4. Signification épistémologique du passage à l'allométrie : dialectique de la nature et déracinement .....77
5. Prenant et Teissier : un physiologisme dialectique...83

Bilan — Modèle, hasard et déracinement des formalismes.....89

## **II. RESISTANCE DES THEORIES AUX MODELES ..... 93**

Chapitre 5 — La bio-mécanique de d'Arcy Thompson (1917-1942).....97

Chapitre 6 — La bio-hydraulique de C. D. Murray (1926-1930).....107

Chapitre 7 — La biophysique de N. Rashevsky (1931-1954).....113

1. De la « biologie physique » de Lotka à la forme de la cellule .....114
2. Forme et mécanisme de division de la cellule.....116

3. Physicalisme unitaire et convergence avec le « positivisme logique » de Carnap.....	117
4. Morphogenèse des métazoaires et épistémologie des « principes formels » .....	120
5. Application à la forme des animaux puis des plantes.....	124
 Chapitre 8 — La biophysique d'ingénieur de D. L. Cohn (1954).....	 129
 Chapitre 9 — L'axiomatique du vivant de J.H Woodger (1937).....	 135
1. Philosophie et embryologie : l'épistémologie de Joseph Henry Woodger .....	135
2. La « méthode axiomatique » en biologie (1937) .....	141
3. Un système axiomatique pour la biologie : le système (P, T, org, U,...) .....	142
4. Impact sur l'embryologie : augmentation de la complexité sans recours au vitalisme.....	143
 Bilan — Physicalisme et axiomatisme, deux stratégies de résistance aux modèles .....	 151
1. Statuts des divers formalismes avant l'ordinateur.....	153
2. Bilan général de la première époque, dite du déracinement des formalismes .....	158

### III. NAISSANCE DES SIMULATIONS ..... 163

Chapitre 10 — Essor des modèles dans l'après-guerre...167

Chapitre 11 — La simulation comme calcul numérique :

A. M. Turing (1952) .....171

1. Le modèle chimico-mathématique .....173

2. L'influence de l'embryologie chimique .....175

3. La modélisation mathématique et le rôle  
du calculateur numérique selon Turing.....178

5. Réception de l'article de Turing en embryologie ....181

Chapitre 12 — La simulation comme computation

spatialisée : S. Ulam (1962) .....185

1. Modélisation et genèse logique sans  
morphogenèse chez von Neumann.....187

2. La réduction des mathématiques  
à une visualisation combinatoire chez Ulam.....188

3. Quand le calculateur numérique est analogique,  
il simule.....194

4. Des « systèmes de réaction binaire » au modèle  
de ramification végétale .....198

Chapitre 13 — La simulation comme génératrice

de formes au hasard : M. Eden (1960) .....205

1. Lettres, mots, cellules et formes.....205

2. Un stochasticisme biologique .....211

Bilan — Statut théorique des premières simulations .....213

## **IV. TOURNANT MATHÉMATISTE DES THÉORIES ..... 219**

Chapitre 14 — La biotopologie du second  
Rashevsky (1954-1972).....223

1. Fonction mathématique et fonction biologique :  
la « biotopologie » ensembliste .....227
2. « Organisme primordial » et  
« propositions existentielles » .....229
3. « Tranches » et « propriétés » du vivant :  
Woodger et le second Rashevsky .....230
4. Une conséquence : l'oubli de la forme .....233

Chapitre 15 — La biologie relationnelle  
de Robert Rosen (1958) .....235

1. Re-spatialiser le formel : des « propriétés »  
aux « composants » .....236
2. Application de la « théorie des catégories »  
à la représentation des systèmes biologiques .....238
3. Érosion de la résistance aux modèles  
et reconnaissance des modèles mathématiques .....243

Chapitre 16 — Thermodynamique et topologie  
différentielle des formes .....249

1. Arbres fluviaux et arbres botaniques (1945-1971)...249
2. « Entropie généralisée » et phyllotaxie  
(1969-1973) .....253
3. Reconnaissance difficile de la dispersion  
des « modèles théoriques ».....258
4. Une topologie de la morphogenèse en France :  
Thom et le modèle-paradigme (1968-1972).....260

5. Structuration et institutionnalisation de la biologie théorique en France 1975-1981 .....	266
Bilan — Biophysique, biologie mathématique et phyllotaxie théorique devant l'ordinateur .....	269

## **V. EXTENSION ET DIVERSIFICATION DES MODELES : LE CAS DE L'ECOLE FRANÇAISE DE MODELISATION ..... 273**

Chapitre 17 — La rencontre entre biométrie et modèles de la biophysique .....	277
--	-----

1. Interdisciplinarité et indiscipline : le parcours  
de formation de J.-M. Legay (1947-1955).....277
2. De Rashevsky à Legay : graphes  
et ramifications (1968).....281
3. La biocybernétique et ce qu'en retient Legay :  
tout est lié (1967-1971).....285
4. Le groupe « Méthodologie » de la DGRST :  
une rencontre avec l'écologie.....286

Chapitre 18 — Le rôle spécifique de la philosophie française néo-marxiste .....	291
--	-----

1. L'accusation d'idéalisme .....291
2. Informatique et Biosphère et la « Méthode  
des modèles » .....296
3. Conséquence de cette épistémologie  
pour la simulation sur ordinateur .....304
4. La ramification du gui : un modèle  
pour l'épistémologie des modèles .....306

Bilan — Le modèle unique n'existe pas .....	313
<b>Conclusion — Multiplication des types et des fonctions des formalismes .....</b>	<b>317</b>
<b>Epilogue — Perspective pour la biologie théorique : des théories aux concepts ?.....</b>	<b>333</b>
1. Une certaine continuité épistémologique .....	336
2. S'émanciper des horizons formels classiques .....	341
<b>Bibliographie .....</b>	<b>353</b>
<b>Index des matières.....</b>	<b>379</b>
<b>Index des auteurs .....</b>	<b>383</b>



# INTRODUCTION GÉNÉRALE

Cet ouvrage met en lumière une des voies par lesquelles la science contemporaine est entrée dans *l'ère des modèles*. Par là, il propose de fournir quelques clés permettant d'expliquer comment ce qu'il faut appeler le *tournant formel des modèles scientifiques* a conduit, à partir du début du 20<sup>ème</sup> siècle, à une intense et permanente réorganisation des rapports épistémiques entre lois, théories et modèles.

Il est souvent affirmé que la pratique des modèles est aussi ancienne que la science et que l'époque contemporaine n'est nullement une exception à cet égard : le modèle ne serait ainsi au mieux qu'un essai, approché, de théorie. Ou bien il ne serait qu'une représentation analogique partielle et simplificatrice servant à la prédiction ou encore au calcul, comme les pratiques très anciennes des ingénieurs peuvent déjà en montrer l'exemple.

Pour éviter le nivellement historique sur cette question, et pour prendre la mesure de la tension épistémologique inédite puis réitérée que l'introduction puis l'essor des modèles formels ont historiquement occasionnée au 20<sup>ème</sup> siècle, il faut d'abord se mettre d'accord sur un caractère particulier de ce que l'on appelle aujourd'hui communément « modèles », au-delà de la diversité, incontestable, de leurs formes et de leurs usages : il s'agit essentiellement de modèles formels, qu'ils soient de nature mathématique, logique ou informatique. On le sait : le recours au terme de modèle pour désigner non plus seulement une maquette en format réduit mais tout type de construit *formel* servant à faciliter tantôt une représentation, un calcul, une expérimentation, voire la communication entre

chercheurs, vient en grande partie de l'essor antérieur des modèles analogiques puis formels dans la physique de la fin du 19<sup>ème</sup> siècle.

Rappeler ce fait connu ne suffit pas : il est crucial de comprendre aussi qu'en devenant des *construits formels*, les modèles ont d'une part facilité leur diffusion dans l'ensemble des sciences. Mais ils ont d'autre part semblé brutalement adopter la même forme, voire le même langage que les lois ou que les théories. De cette apparente communauté de nature, il a résulté une concurrence inédite et intense entre ces différents moyens épistémiques de formalisation, en particulier dans les situations où ces moyens (lois, théories, modèles) étaient appliqués à des phénomènes particulièrement complexes, comme les phénomènes du vivant. En physique théorique, cette concurrence, qui a d'abord été l'objet de vives controverses, pourra en revanche être assez vite neutralisée : les fonctions des théories et des modèles pourront finalement y paraître complémentaires. À partir des années 1930, les querelles épistémologiques entre modélistes anglo-saxons et anti-modélistes continentaux sembleront ainsi dépassées. L'émergence de la théorie mathématique des modèles servira notamment à confirmer théoriquement l'intérêt du recours aux modèles formels en physique. Mais, dans les domaines où les théories manquent ou sont contestées, le statut des modèles formels persiste à côtoyer dangereusement celui des lois ou des théories. C'est la raison pour laquelle, en particulier dans les sciences à phénomènes complexes, multifactoriels et enchevêtrés, le tournant formel des modèles du début du 20<sup>ème</sup> siècle a continué à occasionner durablement une réorganisation des rapports entre lois, théories et modèles. Ce fait historique a souvent été inaperçu ou sous-estimé.

Comme l'a montré le travail de Nicolas Bouleau (1999), le développement contemporain des modèles formels a certes en partie sa source dans l'essor des approches d'axiomatisation et de mathématisation dites « directes », c'est-à-dire opérant sans la médiation d'un substrat physique postulé ou imaginé. Il est nécessaire pourtant d'ajouter que, dans le contexte de la

biométrie et de l'agronomie (et, par extension, dans les sciences humaines recourant à l'analyse de données), ce développement est venu aussi et surtout de l'essor des mathématiques descriptives ainsi que des diverses méthodes statistiques associées. Plusieurs travaux récents en histoire des sciences ont confirmé l'idée que l'essor des modèles formels a ainsi connu des causes multiples.

En se concentrant sur la diversité et l'évolutivité des approches formelles d'un objet d'étude complexe - la croissance des plantes -, cet ouvrage propose de mettre plus précisément en lumière cette multiplicité des origines de la méthode des modèles. Par là, il permet de voir comment, dans ce contexte, les discours qui ont entouré la promotion ou la critique des approches par modèles formels se sont croisés, confrontés ou, parfois, ignorés. Ce choix d'un objet d'étude spécifique (qui avait déjà été le nôtre dans un ouvrage antérieur, mais portant sur une période plus récente) permet de pratiquer une approche épistémologique à la fois discriminante et comparative. En l'espèce, il permet de montrer que le système complexe qu'est une plante peut tour à tour susciter des perplexités, ou encore des enthousiasmes dans l'esprit du mathématicien ou du physicien théoricien, comme des réserves prudentes, ou encore des avancées inédites, dans l'esprit du botaniste ou de l'agronome modélisateurs.

Ce constat ne serait pas tellement original si, entre-temps, le terme de « modèle », par-delà la persistance de sa polysémie comme par-delà les résistances ou les oppositions qu'il a rencontrées, n'avait finalement gagné la partie, s'il n'avait été adopté assez unanimement à partir des années 1960, comme en témoigne son inflation dans la littérature contemporaine depuis lors : aussi bien donc chez les botanistes d'abord les plus réfractaires aux approches formelles que chez les biologistes théoriciens, les biométriciens ou les agronomes. Quel fut donc le sens épistémologique de l'innovation que le recours aux modèles apporta ? Quels furent les termes des oppositions qu'elle rencontra ? Quels furent les facteurs qui contribuèrent malgré cette opposition, à son expansion ? Quelle fut la solution

## FORMALISER LE VIVANT

épistémologique de compromis adoptée, s'il en fut une ? Au vu de cette histoire passablement conflictuelle, y a-t-il aujourd'hui un réel consensus sur l'approche par modèles ? Y a-t-il des perdants, aujourd'hui dans l'ombre, et des gagnants ?

Dans les six décennies qui retiendront principalement notre attention ici (des années 1910 aux années 1970), nous verrons en effet se confronter et s'affronter les traditions techniques et épistémologiques naissantes (ou renaissantes pour certaines) de biométrie, de biologie théorique ou, déjà, de simulation (théorique) sur ordinateur. À l'analyse, malgré leur diversité, ces confrontations présentent néanmoins des tendances persistantes et des récurrences. Au point qu'il est possible de formuler, par avance, et en quelques mots l'acquis principal de cette enquête : *en deux périodes successives, la méthode des modèles a grossièrement eu pour effet de favoriser le déracinement, puis la diversification des formalismes*. Cela a eu pour conséquence des réévaluations constantes des épistémologies appliquées propres aux praticiens des formalismes.

Dans un premier temps, en effet, la diffusion des modèles formels dans les sciences du vivant a rencontré l'opposition à la fois de ceux qui doutèrent de la formalisabilité du vivant (pour des raisons philosophiques, relayées parfois par des arguments techniques) et de ceux qui espéraient au contraire que certaines lois mathématiques et analytiques générales – voire des théories formelles – pouvaient être directement décelées au cœur des formes vivantes en croissance. À ces deux fronts, d'apparence pourtant si antinomiques, l'approche par modèle a opposé ce que nous proposons d'appeler une *pratique de formalisation déracinée*.

Par ce terme de « déracinement », nous voulons exprimer le fait que les modèles formels, issus ici principalement de la biométrie et de son évolution propre, ont avant tout participé à la contestation de toute recherche directe d'une théorie mathématique du vivant qui prétendrait exprimer et dévoiler un mécanisme mathématique intimement à l'œuvre au cœur des phénomènes de croissance et de morphogenèse. En effet, en présentant l'expérimentation sur le vivant elle-même comme

n'ayant de sens que dans le cadre d'une hypothèse formelle (non théorique), hypothèse suivie d'une extraction d'information liée à cette hypothèse, la méthode des modèles biométriques éloigne encore un peu plus les données de terrain de toute formalisation théorique ambitieuse et de premier abord. Ce déracinement des formalismes, sous l'espèce des modèles, sera vivement contesté un temps par un front de résistance des biologistes théoriciens (ce front de résistance aux modèles est précisément un des lieux de naissance de la biologie théorique contemporaine), avant de voir son approche renforcée et relayée dans d'autres contextes, et avec d'autres instruments, dont l'ordinateur, avec ses premières techniques de simulation.

Dans un second temps, cette tendance au déracinement, c'est-à-dire encore au *découplage du formel et du fondamental*, sera ce qui libèrera les pratiques de formalisation en permettant leur multiplication et leur diversification. Au point qu'à la fin des années 1970, les modèles donneront le spectacle d'une grande pluralité. On sera donc bien passé d'une époque de *déracinement* des formalismes – plus ou moins contesté – à une époque de *diversification et de multiplication* des techniques de formalisation associées. La « désunité » de la science pourra alors sembler être la règle. Notre enquête montre que ce thème, d'ailleurs fréquemment relayé (mais à un autre niveau) dans les colloques d'épistémologie de l'époque (années 1980), devrait concerner non seulement les rapports entre les disciplines mais aussi les rapports entre les écoles de modélisation à l'intérieur d'une même discipline, les dialogues entre modélisateurs semblant devoir se restreindre considérablement, du fait qu'une épistémologie s'impose alors qui considère qu'un modèle dépend d'approches, de questionnements et de choix formels à la fois distincts et irréductibles.

Pour faire mieux pressentir cette évolution contrastée et pour donner à mesurer aussi combien ces confrontations entre lois, théories et modèles ont connu de rebondissements, nous donnons ici, pour finir, un bref aperçu de chacune des parties de notre enquête.

Dans la première partie (« Des lois aux modèles »), nous présentons d'abord le contexte d'une botanique de début de siècle d'abord réfractaire aux essais de mathématisation de la croissance. Nous montrons comment intervient, malgré cela, mais dans un contexte agronomique, la naissance proprement dite de la méthode des modèles probabilistes. Revenant, après bien d'autres historiens, sur le travail fondateur de Ronald A. Fisher, nous nous concentrons sur la décision tout à la fois technique et épistémologique qui l'amène à introduire le concept de « loi mathématique hypothétique ». Jean-Marie Legay (1997) avait déjà signalé le caractère essentiel de l'introduction de cette notion de « loi hypothétique » pour comprendre l'entrée des sciences contemporaines dans l'ère des modèles. À notre sens, sa suggestion se trouve ici confirmée par l'analyse historique et épistémologique. C'est que, par ce geste, Fisher interdit aux formalismes de se réduire à une fonction de représentation mimétique, partielle ou approchée, comme on peut encore penser que c'est le cas pour les « lois mathématiques » populationnelles issues de travaux comme ceux d'Alfred Lotka et Vito Volterra. Fisher interdisait en effet aux lois formelles de calquer leurs comportements opératoires sur les comportements réels supposés de la matière vivante. Dans un dernier chapitre de cette partie, nous verrons que les désaccords sur l'interprétation à donner à la loi d'allométrie (formulée à cette époque) témoignent justement d'une indécision et d'une ambivalence (qui nous apparaîtra dès lors compréhensible) au sujet du statut d'une loi dans son rapport avec celui d'un modèle.

Dans la deuxième partie (« Résistance des théories aux modèles »), nous présentons le front de biologie théorique qui, à partir des années 1920, s'organise peu à peu pour contrer l'essor des modèles biométriques. Nous présentons d'abord toute la variété de ces différentes stratégies de résistance, cela en fonction du domaine de la physique mobilisé à cette fin. Nous présentons également l'approche isolée, mais alternative, et innovante dans son inspiration, d'un embryologiste philosophe : l'approche axiomatique du vivant. Dans une dernière section, cette partie montre comment physicalisme et

axiomatisme se retrouvent l'un et l'autre dans leur résistance commune aux approches par modèles.

Dans la troisième partie (« Naissance des simulations »), nous montrons dans quels contextes et dans quel état d'esprit les premières simulations sur ordinateur appliquées à la formalisation des formes et de la morphogenèse du vivant ont été développées. Nous y insistons sur leur apport propre en termes de formalisation, sur ce qui les différencie des modèles, mais aussi sur ce qui fait qu'elles se distinguent déjà les unes des autres. Nous montrons cependant que, jusqu'au début des années 1960, et malgré leur diversité, le statut épistémique des simulations de formes de plantes reste communément celui d'une *exploration théorique assistée par ordinateur*. Par cet abord cependant, les premières simulations sur ordinateur participent elles aussi au mouvement de diversification des approches de modélisation, mouvement déjà amorcée par les écoles biométriques.

Dans la quatrième partie (« Tournant mathématiciste des théories »), nous suivons l'évolution ultérieure et parallèle des propositions de la biologie théorique pour la formalisation de la croissance et de la morphogenèse du vivant. Cette période couvre la fin des années 1950 jusqu'à la fin des années 1960. Nous montrons que, dans ces années, au cours desquelles se confirme par ailleurs le succès croissant des modèles, la biologie théorique, académiquement très menacée, a fait montre d'un sursaut réactif radical. Renonçant à son physicalisme originel (front sur lequel elle est d'ores et déjà doublée par les approches modélistiques), on la voit s'inspirer, par réaction radicale, des théories mathématiques précisément les plus générales et les plus abstraites, car les plus déliées de tout support intuitif de type physique. Ainsi en est-il de son appel à la théorie des graphes, à la topologie algébrique, à la topologie différentielle ou encore à la théorie mathématique des catégories récemment constituée. C'est ce sursaut qui mérite bien le nom de tournant *mathématiciste* de la biologie théorique : car il ne s'agit pas là de modèle mathématique, au sens d'une simple mathématisation descriptive dépourvue de la médiation

d'un substrat physique, mais bien de théories mathématiques directes, investies par un espoir de voir les concepts mathématiques être non pas seulement descriptifs ou régulateurs, mais réellement et directement constitutifs des concepts les plus importants de la biologie. La biologie théorique des années 1960 (réagissant à la fois contre la biologie moléculaire, contre l'essor des modèles et contre les conséquences de l'informatisation de la science) se pense ainsi – ou plutôt se rêve – comme un pendant, voire comme une généralisation de la physique théorique.

Pourtant, notre cinquième et dernière partie (« Extension et diversification des modèles ») montre combien se confirmera plutôt, sur le terrain, la puissance comme la souplesse des techniques de modélisation formelle. Dans cette partie, c'est en suivant plus particulièrement la manière dont J.-M. Legay, à côté d'autres chercheurs, a contribué à faire se rencontrer la tradition de modélisation biométrique et celle de modélisation biophysique de la croissance des plantes que nous pourrions prendre la mesure de cette victoire durable, encore sensible aujourd'hui, d'une approche à la fois plurielle et pragmatique des modèles. Au point que cette approche, qui a pu sembler à beaucoup un renoncement à produire de la science (la réaction mathématisante de la biologie théorique n'en constitue que le symptôme le plus visible), a nécessité une production épistémologique justificative et, significativement, interne à la production scientifique. Dès 1973, en effet, Legay se sent obligé de donner un fondement épistémologique à l'aval qu'il donne désormais à cette hégémonie de la méthode des modèles. Son dialogue serré avec une certaine critique des modèles (critique venue cette fois-ci des philosophies néo-marxistes françaises), le mènera notamment à insister sur deux points qui constituent encore aujourd'hui des points de référence pour nombre de publications présentant un modèle : 1- le caractère non-prioritairement représentationnel d'un modèle formel ; 2- sa signification seulement perspective : un modèle ne vaut que dans un contexte donné, uniquement pour un questionnement et un objectif précis. Fort de ce genre de décision épistémologique, comme en témoignent la richesse et la

## *Introduction*

diversité de l'œuvre scientifique même de Legay, ainsi que la synthèse épistémologique influente qu'il a su produire en parallèle sur la méthode des modèles, cette période qui s'étend de la fin des années 1960 jusqu'au milieu des années 1980 (c'est-à-dire avant le retour et la montée sur le devant de la scène des simulations sur ordinateur, simulations entre-temps devenus « informatiques » et plus seulement « numériques ») donne le spectacle d'une grande diversification – mais cette fois-ci assumée et reconnue – des pratiques de modélisation formelle.

Ainsi, nous le pensons, cet ouvrage permet d'éclairer progressivement la manière dont, au cours d'une bonne partie du 20<sup>ème</sup> siècle, se sont confrontés, négociés et mêlés les arguments techniques et épistémologiques au sujet de l'apport épistémique des modèles alors que, dans le même temps, leurs usages se développaient et se diversifiaient dans tous les secteurs de la science. Le fait que ce soit aujourd'hui encore une épistémologie d'inspiration pragmatiste qui semble le mieux à même de justifier la pluralité comme la grande variété des usages et des statuts épistémiques des modèles n'est ainsi que la trace compréhensible (et interprétable après coup) des âpres négociations qui ont finalement rendu possible, mais sans doute pour un temps seulement, l'hégémonie des modèles. À tel point que seule la confrontation grandissante entre modèles formels et simulations informatiques, mais cela essentiellement à partir des années 1990 (selon les secteurs), pourra commencer à déstabiliser et à interroger cette hégémonie comme le discours épistémologique qui lui est associé.



**I**

**DES LOIS AUX MODÈLES**



# Chapitre 1

## La mathématisation des formes du vivant, une curiosité

L'intérêt des hommes pour la forme des plantes est probablement immémorial. L'étude de l'arrangement des feuilles et des ramifications sur l'axe végétal a suggéré assez tôt des tentatives diverses de formalisation ou de quantification. Léonard de Vinci (1452-1519), de par sa perspective d'ingénieur, a été l'un des premiers à s'y intéresser de près en les apparentant, dans ses croquis et ses carnets, aux formes produites par les mouvements des fluides. Ainsi lit-on chez lui une des premières formulations de loi quantitative en ce domaine<sup>1</sup>. Fasciné par les régularités et les harmonies du monde naturel, Johannes Kepler (1571-1630) observa pour sa part la particulière fréquence du chiffre cinq dans l'arrangement des organes de la plante. Comme il existe également cinq solides réguliers, cette coïncidence ne lui paraissait pas un hasard.

---

<sup>1</sup> VINCI (de), Léonard, *Les carnets de Léonard de Vinci*, Tome I, carnets de 1508-1518, traduction de l'édition anglaise de 1906 : Paris, Gallimard, 1942 ; réimpression : Paris, Tel-Gallimard, 1987, p. 323 : « Toutes les branches d'arbres, à quelque degré de hauteur qu'on les réunisse, sont égales à la grosseur du tronc [...] tous les ans, quand les branches des arbres ont achevé de se développer, leur grosseur - si on les réunit toutes - équivaut à celle de leur tronc ; et à chaque stade de ramification, tu trouveras l'épaisseur dudit tronc... »

## FORMALISER LE VIVANT

Par la suite, certains botanistes, comme Nehemiah Grew (1641-1712), rappelleront périodiquement le fait que « les plantes invitent l'homme à des recherches mathématiques »<sup>1</sup>. Mais c'est le naturaliste suisse Charles Bonnet (1720-1793) qui fut l'un des premiers à développer une méthode d'observation et de recueil systématiques de la forme des plantes. Dans ses *Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes* (1754), il avait remarqué que l'on pouvait placer les feuilles successives d'une même tige selon un arrangement spiral. Et il expliquait ce phénomène par un vitalisme assumé : en conformité avec la notion de « force vitale », cet arrangement devait selon lui assurer aux feuilles un moindre recouvrement mutuel de manière à laisser passer l'air entre elles. Avec l'eau, l'air était en effet considéré comme le principal « aliment » de la force vitale de « végétation ». Enfin, en 1759, dans sa *Theoria Generationis*, le botaniste et physiologiste allemand Kaspar F. Wolff (1773-1794) proposa une théorie pour les processus de développement des plantes fondée sur une particulière attention au point de croissance apical ou « point végétatif ». Mais c'est avec la naissance du terme de « morphologie » au 18<sup>ème</sup> siècle que l'idée de représenter mathématiquement la forme de la plante prend réellement son essor.

### 1. MORPHOLOGIE ET PHYLLOTAXIE GEOMETRIQUE

Le terme de morphologie naît sous la plume de Goethe (1749-1832), dans un contexte intellectuel où l'influence de la philosophie de la nature et du vitalisme est grande. En proposant cette nouvelle discipline de recherche et d'observation, il souhaite infléchir le projet qui anime les sciences de la vie d'une problématique de la classification vers une problématique de la genèse<sup>2</sup>. Selon lui, l'approche classificatoire de Linné (1707-1778) avait pour défaut de figer la

---

<sup>1</sup> JEAN, Roger V., *Phytomathématique*, Québec, Presses de l'Université du Québec, 1978, p. XVII.

<sup>2</sup> CASSIRER, Ernst, "Rousseau-Kant-Goethe. Two Essays", *Journal of the History of Ideas*, 1945 ; réimpression en livre : Princeton University Press, 1970 ; traduction : *Rousseau, Kant, Goethe. Deux essais*, Paris, Belin, 1991, p. 103.

représentation des plantes, d'en compartimenter les organes, de se fonder finalement sur le principe que la plante était « composée de parties considérées comme hétérogènes »<sup>1</sup>. Au cours du 19<sup>ème</sup> siècle, cette approche nouvelle s'est progressivement transformée, d'un projet spéculatif qu'elle était initialement, en une discipline scientifique à visée essentiellement descriptive, singulièrement avec le développement de la « phyllotaxie »<sup>2</sup> conçue comme l'étude de l'arrangement des feuilles et des ramifications. L'homogénéité des éléments est en effet supposée dans les formulations mathématiquement construites : la construction mathématique elle-même, quand elle reste de nature géométrique et analytique, se fonde sur elle. Cette hypothèse de relative homogénéité entre organes (*via* la théorie de la métamorphose des feuilles<sup>3</sup>) se retrouvait davantage dans les spéculations idéalistes des philosophes de la Nature, même si leur inspirateur initial répugnait à l'idée que l'on puisse mathématiser la nature vivante, que dans les observations diversifiées et scrupuleuses des linnéens. Rappelons-en les idées et les étapes principales, afin de mieux comprendre pourquoi ces premières propositions de mathématisation de la forme des plantes resteront en fait peu fécondes et marginales

---

<sup>1</sup> GOETHE (von), Johann-Wolfgang, *La métamorphose des plantes* (1790-1807), traduction de H. Bideau, 1975, Paris, éditions Triades, réédition (1992), p. 75 : « Le vivant est bien décomposé en ses éléments, mais à partir de ceux-ci on ne peut le reconstituer et lui rendre la vie. Ceci est vrai déjà de nombreux corps inorganiques, et à plus forte raison pour les corps organiques. »

<sup>2</sup> Du grec *phullon* : feuille, et *taxis* : ordre. Voir CORNER, Edred John Henry, 1964, *The Life of Plants*, University of Chicago Press, 1964 ; traduction : *La vie des plantes*, Paris, Stock, 1970, p. 369. Le premier usage de ce terme remonterait aux années 1830. Voir sur ce point JEAN, Roger V., *Phyllotaxis - A Systemic Study in Plant Morphogenesis*, Cambridge University Press, 1994 ; réimpression 1995, p. 2.

<sup>3</sup> C'est une théorie botanique qui « postule une homologie de structure entre les différents 'organes appendiculaires' végétatifs et floraux des Phanérogames... » selon GUEDES, Michel, « La théorie de la métamorphose en morphologie végétale : des origines à Goethe et Batsch », *Revue d'histoire des sciences appliquées*, 1969, vol. 22, p. 323. Chez Goethe, elle est une conséquence de la théorie du prototype végétal ou de l'*Urblatt* (feuille primitive) à partir de laquelle toute plante se constituerait par métamorphose.

et pourquoi ce devra être sur un tout autre terrain, avec une approche épistémologique en nette rupture, que de nouvelles formes de mathématisation pourront voir le jour et réellement se développer au début du 20<sup>ème</sup> siècle.

### 2. LA GEOMETRIE SPIRALE : UNE DESCRIPTION PRECISE MAIS SANS EXPLICATION NI APPLICATION

Avec la théorie de la spirale génératrice, aperçue par Bonnet, suggérée par Goethe mais développée ensuite par les botanistes allemands Karl Friedrich Schimper (1803-1867) et Alexander Braun (1805-1877) à partir de 1830, c'est d'abord une approche de type arithmétique qui est mise à contribution, et cela avec un certain succès descriptif. Cette théorie partait de l'observation selon laquelle les feuilles ne se développent pas au hasard sur les axes végétatifs : on observe bien qu'elles s'insèrent successivement à chaque nœud<sup>1</sup> en ayant opéré pour leur propre axe une rotation d'un angle précis par rapport à l'axe de la feuille précédente. En 1830, K. F. Schimper et A. Braun ajoutaient également la notion de divergence qui rendait compte de l'angle que forment deux feuilles successives de la même tige. Ils montraient que si l'on représente cet angle de divergence par une fraction reflétant le nombre de tours par feuille (exemple : 2/5 pour le prunier = il faut faire 2 tours autour de la tige pour obtenir 5 feuilles<sup>2</sup>), on tombe régulièrement sur un des nombres de la suite de Fibonacci pour le numérateur, à savoir : 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, ...<sup>3</sup> La

---

<sup>1</sup> Les nœuds sont ces parties de la tige au niveau desquelles sont insérés feuilles et bourgeons. Voir GORENFLOT, Robert, *Biologie végétale - Plantes supérieures : appareil végétatif*, Paris, Masson, 1998, p. 268.

<sup>2</sup> JEAN, Roger, V., 1978, *op. cit.*, p. 32.

<sup>3</sup> Képler a formalisé la suite de Léonard Fibonacci (13<sup>ème</sup> siècle) de la façon suivante :  $F(1) = F(2) = 1$  ;  $F(n) = F(n-1) + F(n-2)$  C'est le mathématicien français Edouard Lucas qui lui donnera le nom de « suite de Fibonacci ». Voir *ibid.*, p. 23. Voir aussi JEAN, Roger V., *Croissance végétale et morphogenèse*, Québec, Presses de l'Université du Québec, 1983, p. 262. Rappelons que ce marchand de Pise avait voulu ainsi évaluer le nombre de paires de lapins naissant à chaque génération si l'on part d'un seul couple de lapins (donc d'une seule paire).

plupart des plantes connues semblent donc manifester un angle de divergence inscriptible dans ce que l'on appelle à l'époque une « loi mathématique ». L'expression « modèle mathématique » n'apparaît en effet aucunement dans ce contexte. Cette apparition des nombres de Fibonacci ajoute une aura de mystère sur le phénomène de phyllotaxie. Ce qui n'avait pas échappé à Kepler. Prolongeant ainsi les antiques suppositions pythagoriciennes, nombre d'auteurs y voient la marque d'une concordance mathématique présente jusqu'au cœur des choses vivantes.

Remarquons que ce qui est pris en considération par cette mathématisation de la forme est principalement la situation relative des organes biologiques en termes de distance mesurable. Mais cette situation métrique est elle-même transformée en un décompte angulaire pour devenir une *loi arithmétique* faisant intervenir des nombres entiers. Il s'agit en effet d'un dénombrement d'unités d'angles. Or, ce type d'inscription en une « loi » arithmétique reste une mathématisation d'inspiration soit purement idéaliste, ce qui demande désormais un engagement ontologique excessif à une époque où la mécanique analytique a triomphé, soit foncièrement phénoménologique. En effet, malgré ce caractère très précisément descriptif et même prédictif<sup>1</sup>, car vérifiable par des mesures en champ pour chaque espèce, la genèse des nombres de Fibonacci en elle-même ne peut prétendre imiter un processus mécanique, physico-chimique, physiologique ou métabolique qui amènerait à leur manifestation dans l'arrangement foliaire<sup>2</sup>. Dans cette loi, les divers nombres de

---

<sup>1</sup> Ce qui est prédit est le fait que lorsque l'on se trouvera devant une plante nouvelle on mesurera à peu près toujours un angle de divergence exprimable par le modèle de Fibonacci.

<sup>2</sup> Ainsi, pour rendre compte de l'apparition des nombres de Fibonacci aux numérateurs et aux dénominateurs du facteur multipliant les angles de divergences, Alexander Braun propose encore une « explication » très proche de celle de Képler. Il invoque le fait que la nature choisit la plus simple parmi les séries de fractions continues. Voir ADLER Irving - BARABE Denis - JEAN Roger V., "A History of the Study of Phyllotaxis", *Annals of Botany*, 1997, vol. 80, p. 234. Pour une autre approche historique et critique de la phyllotaxie, voir LE GUYADER, Hervé, « La phyllotaxie : position du problème », in LE

Fibonacci ne renvoient *pas aux différentes étapes successives de la croissance* d'un même individu d'une même espèce, mais au contraire à *chacune des divergences possibles* et caractéristiques de chacune des espèces végétales ramifiées. Un peu comme une classification périodique et arithmétique d'éléments végétaux, c'est une représentation mathématique interspécifique, transversale si l'on peut dire, et non pas longitudinale. Elle représente les cas possibles de ce phénomène naturel de spirale tel qu'il se présente à l'issue de la morphogenèse. En effet, le processus mathématique de construction de la loi (par récurrence) ne prétend pas imiter lui-même le processus de mise en place des phénomènes réels qui seront ensuite néanmoins conformes à l'expression finale de cette loi. C'est en cela que la loi n'explique pas le processus de ramification. Elle n'est pas pour autant un modèle avant l'heure. Car elle reste un idéal, statique il est vrai, mais pas une loi génératrice pour une ontogenèse, même si Schimper et Braun ont prétendu qu'une hélice unique présidait à l'implantation foliaire d'une tige. Sans *explication* proprement dite autre que la vague invocation d'une influence inductrice sous-jacente (pour éviter le postulat idéaliste trop grossier), cette « loi » de phyllotaxie était également dépourvue d'*application* effective. Tout au plus était-elle « opérationnelle », parce qu'étonnamment prédictive, mais pour une admiration et une contemplation au sens des promoteurs d'herbiers et des « cabinets de curiosité » du 18<sup>ème</sup> siècle.

Sans subir de grandes différences de nature, mais en se précisant cependant, cette première mathématisation systématique va par la suite susciter des représentations en géométrie plane (Auguste et Louis Bravais en 1837), puis en géométrie dans l'espace. Ces lois seront alors couramment enseignées en morphologie descriptive pendant près d'un siècle. Il faut attendre le livre du botaniste et physiologiste allemand Wilhelm Hofmeister (1824-1877), *Allgemeine Morphologie der Gewächse*, paru en 1868, pour disposer des

---

GUYADER Hervé (sous la direction de), *Le développement des végétaux - Aspects théoriques et synthétiques*, Paris, Masson, 1987, p. 43-58.

premières hypothèses explicatives de nature mécaniste. L'idée d'Hofmeister est que la mise en place des feuilles se fait dans le plus grand espace libre. En écho aux principes variationnels et d'optimalité de la physique, il recherche donc un mécanisme très général qui puisse valoir pour toutes les plantes<sup>1</sup>. Cependant, ses travaux isolés et non traduits, ne recevront un écho qu'au début du 20<sup>ème</sup> siècle.

En fait, pendant le 19<sup>ème</sup> siècle, les tentatives de mathématisation des formes des plantes, même si elles se développent çà et là, resteront des curiosités relativement marginales et cela pour deux raisons bien différentes mais complémentaires. D'une part, en biologie des plantes et en particulier en France, sous l'influence des idées de Claude Bernard, règne la conviction de l'impossible expérimentation sur les formes comme d'une impossible explication simplement physiologique de ces mêmes formes. Donc tout essai de représentation rigoureuse et formalisée de la forme des êtres vivants semble de peu d'intérêt. En effet, la forte fixité transgénérationnelle de la forme des individus d'une même espèce indique que l'on ne peut avoir affaire ici à une grandeur contrôlable au cours de la vie de l'individu, au contraire des autres paramètres physiologiques accessibles à l'expérimentation<sup>2</sup>. La matière vitale actuelle seule ne semble donc pas pouvoir receler l'explication de la mise en forme si diversifiée des êtres vivants.

Mais d'autre part, à l'inverse de la vision « métamorphique » de Goethe, la forme de la plante était majoritairement conçue

---

<sup>1</sup> Hervé Le Guyader nuance ce rapprochement et explique que le principe de Hofmeister renvoie plutôt aux causes matérielles qu'aux causes finales telles que les « principes variationnels » de la physique semblent - au premier abord et aux yeux de certains - les réintroduire (*ibid.*, p. 49-50)

<sup>2</sup> Voir PICHOT, André, *Histoire de la notion de vie*, Paris, Gallimard, coll. TEL, 1993, p. 745-756. Pour Claude Bernard, l'explication de la forme, sous l'espèce d'une « force évolutive métaphysique » irréductible à l'approche physiologique car irréductible à des forces physiques (*ibid.*, p. 754-755) était à rechercher dans le passé contingent des êtres vivants et donc dans leur hérédité. Par là, l'explication de la forme se rattachait à « l'harmonie préétablie des causes initiales » (*ibid.*).

## FORMALISER LE VIVANT

par les botanistes comme une colonie de petits éléments hétérogènes et disposant chacun d'une figure propre. Bien que Linné lui-même ait en fait aperçu cette possibilité métamorphique avant Goethe, les botanistes n'allaient pas jusqu'à faire procéder ces divers éléments d'un même être de raison originaire, même s'ils semblaient procéder du même point végétatif. Que l'on soit donc muni d'une approche bernardienne ou linnéenne, la même question pouvait légitimement se poser : à quoi bon chercher à représenter précisément ce qui d'une part semble varier très faiblement et de façon peu contrôlable à l'échelle de la vie d'un individu et qui, en même temps et d'autre part, varie très fortement d'une espèce à une autre, voire à l'intérieur d'une même espèce ?

Ainsi, au début du 20<sup>ème</sup> siècle, la phyllotaxie n'est plus guère étudiée que d'un point de vue de l'histologie (étude des tissus). La « spirale géométrique » de Goethe est reléguée au rang d'un pythagorisme ou d'un platonisme désuet. Elle n'est tolérée que comme description géométrique seconde d'un phénomène avant tout physiologique<sup>1</sup>. Et l'on se concentre pour ce faire sur la physiologie du méristème pour tâcher d'élucider les causes des trois phénomènes principaux qui l'affectent : croissance en longueur, phyllotaxie et ramification. La botanique descriptive recherche surtout la précision des descriptions qualitatives de ces divers phénomènes de croissance. À la même époque, enfin, l'organographie se développe. Cette sous-discipline, liée aux études de morphologie descriptive, se concentre plus particulièrement sur la relation entre la forme et la fonction dans une perspective darwinienne. Pour ce faire, les organes sont considérés à un stade de plein développement. Le processus de leur développement au cours de l'ontogenèse n'y est donc pas non plus un objet d'étude privilégié<sup>2</sup>. L'heure est bien à la critique de la mathématisation des formes végétales en genèse.

---

<sup>1</sup> Voir l'historique de WARDLAW, Claude Wilson, *Essays on Form in Plants*, Manchester, Manchester University Press, 1968, p. 2.

<sup>2</sup> *Ibid.*, p. 3.

## Chapitre 2

### Une critique des mathématisations : les « hélices foliaires » de L. Plantefol

La « théorie des hélices foliaires » que le botaniste français Lucien Plantefol (1891-1983) met en place à partir de la fin des années 1920 joue un rôle clé dans cette critique. Elle reçoit l'assentiment d'une grande partie des botanistes dès la fin des années 1940, et est pour beaucoup dans la désaffection de ces derniers pour les représentations mathématiques simplificatrices, spécifiquement en France :

*Expliquer la phyllotaxie d'une tige, ce n'est pas trouver des relations numériques entre les points représentatifs des feuilles et dont on aura, idéalement, rectifié la position sur une tige théoriquement rectifiée à une forme géométrique. C'est reconnaître les rapports existant sur cette tige réelle entre les éléments réels... C'est aussi mettre en accord les résultats ainsi obtenus avec l'étude du point végétatif d'où proviennent tige et feuilles.<sup>1</sup>*

---

<sup>1</sup> Extrait tiré de l'article Plantefol, Lucien, « Sur les méthodes en phyllotaxie », *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, note présentée par Louis Blaringhem, séance du 24 juin 1946, Tome 222, p. 1510. Cet extrait est cité également par Gorenflot, Robert, 1998, *op. cit.*, p. 31-32.

Plantefol reproche à la théorie de Schimper et Braun de se livrer à une succession d'idéalisations géométriques pour faire correspondre la réalité botanique à des formes simples. Sur ce point, il endosse donc une partie des arguments du botaniste allemand Julius von Sachs (1832-1897) pour qui toute théorie mathématique de la phyllotaxie devait être rejetée au motif qu'elle ne peut pas être autre chose qu'un pur jeu ou qu'une simple projection subjective. Pour Plantefol, une telle théorie mathématique ne tient pas compte de la réalité phyllotaxique d'une part parce que, selon Robert Gorenflot, un élève de Plantefol, « la tige est assimilée à un cylindre et les insertions foliaires à des points »<sup>1</sup>. Or ce n'est pas seulement simplifier, mais c'est nier toute la réalité botanique de ces insertions que de les faire figurer par des points géométriques sans extensions. D'autre part, précise Gorenflot, « il est souvent impossible de tracer une spirale génératrice unique à laquelle corresponde une divergence constante »<sup>2</sup>. Autrement dit, la représentation mathématique à laquelle Schimper et Braun arrivent est sous-déterminée par les observations. Il serait donc vain de la penser en lien direct avec un scénario explicatif sous-jacent et unique. Du fait de sa non-unicité, une telle représentation fortement idéalisée, alors même qu'elle prétend condenser un processus biologique en une loi mathématique simple de façon à nous en faire saisir la clé et l'explication au moyen du décèlement d'une cause qui se voudrait profonde et unique, nous éloigne en fait de toute forme de scénario explicatif. Enfin, Plantefol avait observé qu'une grande partie des cas de phyllotaxie que l'on rencontre dans la nature, qu'ils soient normaux ou anormaux, ne sont en fait pas descriptibles par une telle idéalisation forcée. En multipliant des observations déconcertantes au regard de cette loi, Plantefol a ainsi progressivement travaillé à saper la proposition de mathématisation de Schimper et Braun. Il montre que la théorie de la spirale peut être sauvée si elle devient une théorie des parastiques, c'est-à-dire une théorie des « spirales parallèles » reliant les feuilles de deux en deux ou de trois en trois, etc., de manière à ce que l'on tombe toujours sur

---

<sup>1</sup> GORENFLOT, Robert, 1998, *op.cit.*, p. 31.

<sup>2</sup> *Ibid.*

une spirale définie rigoureusement d'un point de vue géométrique. Mais c'est là briser la recherche d'unité de ses prédécesseurs<sup>1</sup>.

C'est que son approche ne se situe pas à la même échelle d'observation : il part du point végétatif, c'est-à-dire du lieu où se mettent en place les ébauches des feuilles. Ces dernières sont visibles à l'œil nu ou bien au microscope optique. Or, Plantefol constate que le point végétatif ébauche des feuilles contiguës et successives (c'est-à-dire appelées à apparaître successivement sur la tige) sous la forme d'une ou de plusieurs hélices préformées. Il observe que peuvent exister trois formes de contiguïtés pour chacune de ces hélices foliaires : par juxtaposition, par chevauchement ou par superposition. Il renonce donc à employer la notion de divergence angulaire pour lui préférer celle de contiguïté. Observons à ce sujet qu'une telle notion, à la différence de celle de divergence, reste conceptuellement manipulable sous une forme purement verbale, c'est-à-dire non géométrisée ou mathématisée. L'ambitieuse *unicité* de la spirale génératrice est ainsi remplacée par la plus réaliste *multiplicité* des hélices foliaires observées en leur ébauche. Cette multiplicité des hélices rend superflu tout recours à une théorie complexifiée des divergences angulaires puisqu'il est finalement plus aisé de décrire la phyllotaxie d'une espèce végétale par la liste et la qualification (la notification qualitative) de chacune des hélices foliaires qu'elle présente. Par exemple, Plantefol parlera d'une « hélice à contiguïté par juxtaposition et tournant à dextre ». La théorie de Plantefol

---

<sup>1</sup> Sur ce point on peut citer l'analyse pertinente de SCHMITT, Stéphane, *Histoire d'une question anatomique : la répétition des parties*, Paris, Edition du MNHN, 2004, p. 597 : « Il semble donc exister dans l'histoire de la morphologie des périodes privilégiées, fertiles en spéculation et en programmes ambitieux, qui font se côtoyer paradoxalement les innovations méthodologiques ou épistémologiques les plus 'révolutionnaires' et les conservatismes thématiques les plus permanents. Parmi les thèmes qui resurgissent le plus volontiers en ces occasions, figure en bonne place celui de l'unité du monde vivant ». Nous verrons dans la suite que cette analyse se confirmera aussi à maintes reprises dans le cas de ces séquences d'innovations techniques ou épistémologiques qui auront un impact plus particulier sur les tentatives de *formalisation* de la morphogénèse.

gagne en réalisme et en fidélité au prix d'un morcellement du dispositif d'idéalisation. C'est la diversification et le morcellement des idéalizations (les hélices) qui permet à la description théorique de suivre de plus près les linéaments du réel. Mais, en retour, ce morcellement rend ensuite impossible et inutile toute tentative de mathématisation ultérieure car la condensation et le pouvoir de combinaison des formalismes qu'elle apporterait, quand bien même elles seraient concevables, seraient minimes par rapport à la commodité que la théorie verbale présente déjà en elle-même.

Pendant plusieurs décennies, l'école française de botanique adopte des vues proches de celles de Plantefol. C'est notamment avec elle que la botanique apprend à aborder les problèmes de morphogenèse et de phyllotaxie à partir des méristèmes et non plus seulement à partir d'une description à l'échelle des feuilles et des rameaux déjà constitués et disposés<sup>1</sup>. À ce titre, la phyllotaxie descriptive française du milieu du 20<sup>ème</sup> siècle garde longtemps encore une tendance à se méfier des représentations mathématisées. Nous aurons l'occasion d'y revenir. C'est en tout cas une des raisons pour lesquelles la France ne sera pas avant longtemps, c'est-à-dire avant les années 1960, un terreau privilégié pour le développement de la biologie théorique. Une autre raison, plus générale et bien connue des historiens de la biologie moléculaire et de la génétique notamment<sup>2</sup>, est la faveur dans laquelle la physiologie fut longtemps tenue en France par contraste avec le contexte des recherches anglo-saxonnes (États-Unis, Grande-Bretagne dans une moindre mesure), par exemple. Comme l'embryologiste et historien des sciences Scott Gilbert l'a montré, la recherche américaine souffrira en effet rapidement du gouffre qui semblera en revanche se creuser pour elle entre

---

<sup>1</sup> Voir le chapitre de Jean-François Leroy dans TATON, René (sous la direction de), *La science contemporaine, vol. 2 : le XX<sup>ème</sup> siècle – années 1900-1960*, Paris, PUF, 1964, réédition Quadrige (1995), p. 762.

<sup>2</sup> Voir MORANGE, Michel, *Histoire de la biologie moléculaire*, Paris, La Découverte, 1994, chapitre 14.

la génétique formelle et l'embryologie<sup>1</sup>. Cette absence de lien clair entre les théories de la morphogenèse et les théories de l'hérédité contribuera pour une part non négligeable à l'émergence d'une sorte de biologie théorique de type anglo-saxon dès après la première guerre mondiale.

Mais auparavant, l'idée, pythagoricienne dans le fond, selon laquelle il faudrait trouver des « lois mathématiques » qui non seulement traduiraient mais incarneraient même l'essence des phénomènes morphologiques sera profondément déclassée par les premiers développements de ce qui sera appelé, plus tard, la « méthode des modèles ». En effet, à partir des années 1920, les travaux de la biométrie sont de toute façon en plein essor, notamment du fait de la mise à disposition de nouveaux instruments statistiques, mais aussi et surtout à cause d'un souci essentiellement empirique, beaucoup plus que théorique, dans la plupart des études agronomiques, comme dans certains travaux physiologiques. C'est dans ces deux contextes que, pour ce qui concerne sa forme et sa croissance, l'histoire de la formalisation de la plante, abandonnant le seul aspect de la phyllotaxie, pourra se poursuivre, mais non sans prendre une nouvelle dimension épistémologique cruciale que nous pouvons maintenant relater et situer par contraste. Car c'est aussi dans ces deux contextes que le déracinement des formalismes sera consommé. Et nous verrons de quelle manière.

Notons par avance que ces travaux s'inscrivent davantage dans une perspective d'explication, en physiologie animale, ou de sélection, en agronomie notamment. Les structures topologiques de ramifications, les arrangements, les angles et les sections de rameaux n'y sont donc pas considérés comme essentielles. Mais ces travaux importent pour nous, car ils vont se confronter longtemps et avec succès, du point de vue des

---

<sup>1</sup> Voir GILBERT, Scott F., "Cellular politics : Ernest Everett Just, Richard B. Goldschmidt, and the Attempt to Reconcile Embryology and Genetics", in *The American Development of Biology*, ed. by R. RAINGER, K. R. BENSON and J. MAIENSCHNEIN, Philadelphia, University of Pennsylvania Press, 1988, p. 311-346.

## FORMALISER LE VIVANT

vérifications empiriques, aux théorisations de la morphogénèse qui resteront à scénario physicochimique. C'est notamment le cas en France avec les travaux de biométrie et d'embryologie de Georges Teissier (1900-1972). Dans la biométrie française, cette figure de la biologie est d'autant plus importante, particulièrement pour la modélisation de la croissance, qu'elle conditionnera longtemps le sens de ce qui devait s'appeler plus tard un « modèle mathématique ».

Cependant, notre restitution de la biométrie ne serait pas intelligible si nous n'évoquions préalablement le sens épistémologique de l'émergence de la modélisation statistique de la croissance des plantes dans l'agronomie anglaise des années 1920. Teissier lui-même en hérite directement. À partir de la deuxième moitié du 19<sup>ème</sup> siècle, les travaux des biométriciens et eugénistes anglais ont consisté en une application systématique de l'analyse statistique aux données de terrain. Ils introduisirent ainsi l'usage d'une nouvelle forme de mathématique, dite descriptive, donc « modélisatrice » en ce sens, dans la pratique agronomique.