

RICHARD M. BURIAN

ADAPTATION¹

Dans cet essai, j'examine trois concepts d'*adaptedness*² et d'adaptation trouvés chez Darwin et deux concepts de « fitness darwinienne » employés dans la biologie des populations et la théorie de l'évolution contemporaines. Cet examen révèle nombre de confusions conceptuelles au sein de la biologie évolutive, et montre qu'une grande part de la littérature philosophique traitant de la théorie de l'évolution a été préoccupée par des versions vulgarisées de cette théorie. Nombre de controverses récentes en théorie de l'évolution, qui toutes se concentrent sur le degré de contrôle que la sélection naturelle exerce sur les traits des organismes, sont mentionnées au passage. Ces controverses ont été en proie à des confusions sur ce que signifie pour un trait le fait d'être une adaptation, le type de preuves requises pour soutenir qu'un trait est une adaptation, et les unités d'analyse appropriées pour appliquer le concept

1. R. M. Burian, « Adaptation, in Marjorie Grene », *Dimensions of Darwinism*, Cambridge-Paris, Cambridge University Press-EHESS, 1983, p. 287-314., traduit de l'anglais par A. Pocheville, S. Dutreuil et Ph. Huneman.

2. Ce terme n'a pas d'équivalent en français. Il désigne « la qualité ou le fait d'être adapté à un usage ou à un but particulier, ou à un environnement particulier » (*Oxford English Dictionary*) [NdE].

d'(une) adaptation. Dissoudre ces confusions peut contribuer à une tentative de résolution des désaccords biologiques sous-jacents (par exemple à propos de l'importance relative des diverses unités de sélection, de l'existence de mutation neutres, d'ADN « égoïste », etc.); mais ce ne sera par soi-même pas suffisant pour résoudre ces désaccords. La dissolution de ces confusions sera également une étape importante vers une compréhension plus profonde et plus féconde de la structure et du contenu de la théorie de l'évolution.

1. ADAPTATION ET *ADAPTEDNESS*

Dans un livre récent sur le développement de la théorie darwinienne de l'évolution par sélection naturelle (Ospovat, 1981), feu Dov Ospovat fait valoir, en effet, qu'une clé essentielle pour comprendre Darwin et sa théorie est fournie par une bonne compréhension des changements qui affectent ses concepts d'« *adaptation* » et d'« *adaptedness* », et des changements ultérieurs que le travail de Darwin a contribué à amener dans l'utilisation par les biologistes de concepts apparentés. Quoique je ne sois pas entièrement convaincu par tous les détails de l'analyse que donne Ospovat des concepts d'adaptation chez Darwin¹, j'emploierai, sans les critiquer, certaines de ses idées comme point de départ. Les problèmes concernant le contenu et le caractère du concept d'adaptation que je vais explorer ne seront pas grandement altérés (quoiqu'ils puissent être clarifiés) par davantage d'études historiques sur le chemin que Darwin a suivi.

1. Ni par une partie de sa chronologie concernant le développement de la pensée de Darwin.

Avant toute chose, je souhaite clarifier un point terminologique. Comme nous le verrons dans cet essai, l'usage de termes comme « *fit* », « *adapted* », « *fitness* », et « *adaptation* » dans les littératures biologique et philosophique a été confus et générateur de confusion. Afin de construire ma propre analyse des concepts appropriés, j'ai trouvé utile de fixer par décret un certain aspect de leur acception. Je vais utiliser le terme « *adaptation* » dans un sens historique, et les termes « *adapted* » et « *adaptedness* » dans un sens anhistorique. La rapidité contribue à l'*adaptedness* d'une biche (ou rend la biche mieux adaptée) si, et seulement si, toutes choses égales par ailleurs, elle contribue à la résolution d'un problème posé à la biche – par exemple, échapper à la prédation. La rapidité est une adaptation de la biche si, et seulement si, la rapidité de la biche a été façonnée par un processus historique au cours duquel la rapidité relative des biches du passé a aidé à façonner la rapidité des biches actuelles. Cette acception (qui, dans sa tranchante et présente forme, découle d'une suggestion de Robert Brandon) m'est propre, quoiqu'elle reflète une tradition importante dans la littérature. Une telle terminologie spéciale facilitera la clarification de nombreuses confusions que nous traiterons par la suite.

Ospovat a reconstitué le combat de Darwin pour parvenir à un concept d'adaptation qui soit satisfaisant au regard de sa théorie de l'évolution par sélection naturelle. Selon Ospovat, Darwin a d'abord, dans la période 1838-1854, employé deux notions distinctes d'*adaptedness* « absolue » ou « parfaite » (je n'en discuterai qu'une); il n'est parvenu qu'ensuite, vers 1857, et après des difficultés considérables, à une version de la notion d'*adaptedness* relative employée dans l'*Origine*. Quelle que soit la manière dont Darwin y

est parvenu, Ospovat a certainement raison d'affirmer que la notion d'*adaptedness* relative développée par Darwin est d'une importance cruciale pour la théorie évolutive. Cependant je suis prêt à discuter (je ne peux donner qu'une partie de l'argument en cette occasion) le fait que la théorie de l'évolution a, en fait, minimisé le rôle des concepts d'adaptation et d'*adaptedness* propres à Darwin et obscurci leur importance en les employant ensemble, de façon confuse et déroutante, concomitamment à une batterie entière de notions apparentées. Par exemple, deux notions plutôt non-darwiniennes, chacune désignée par la locution « fitness darwinienne », sont fréquentes en biologie des populations et en théorie de l'évolution. L'usage très répandu de ces notions, et leur mésusage occasionnel à certains moments a contribué à l'illusion que la théorie de l'évolution est vicieusement circulaire ou tautologique. Distinguer ces concepts de fitness darwinienne et les concepts apparentés d'adaptation, y compris ceux de Darwin, est crucial pour une compréhension correcte de la théorie de l'évolution.

Jusqu'à il y a cinq ans, quand un certain nombre d'articles sur ces thèmes ont commencé à paraître, la tentative la plus importante et influente pour redresser les confusions conceptuelles impliquées dans les divers usages et mésusages récents des termes comme « adaptation » et « fitness » était celle de G. C. Williams dans *Adaptation and Natural Selection* (1966). La principale préoccupation de Williams était d'introduire un usage correct du concept (ou des concepts) d'adaptation en biologie contemporaine – non pas par un démontage logique du concept, mais d'une part en montrant aux biologistes comment leur mauvais usage des concepts appropriés aboutissait à des difficultés pratiques et théoriques, et d'autre part en

produisant des arguments convaincants montrant qu'on pouvait maîtriser les difficultés et les désaccords biologiques par l'usage prudent et correct du concept d'adaptation qu'il proposait. Le livre de Williams a été extrêmement utile pour compenser la perte quasi-complète du concept de Darwin en biologie théorique. Mais maintenant, quinze ans plus tard, il est temps de corriger certaines lacunes dans le traitement qu'a fait Williams du concept d'adaptation. En particulier, sa notion d'adaptation est solidaire d'engagements forts et controversés sur l'efficacité de la sélection et sur les unités de sélection – c'est-à-dire le niveau auquel la sélection est la plus effective. J'espère libérer le concept d'adaptation de ces prises de position.

Je vais procéder de façon indirecte, réalisant seulement une partie d'un travail plus large. Je vais essayer de donner certaines parties pertinentes du contexte, principalement en développant ma propre vision de certains des concepts pertinents d'adaptation, *fitness*, et *adaptedness*, en discutant leurs interrelations et les conséquences génératrices de confusion de leurs interactions. Mon principal objectif ici est de porter l'analyse du concept d'adaptation un peu plus loin que Williams.

Avant d'entamer ce projet, je vais examiner brièvement ce que nous devrions attendre d'une analyse du concept d'adaptation. Comment pouvons-nous distinguer une bonne d'une mauvaise analyse ?

Si, comme je le soutiendrai, de nombreux biologistes ne prêtent pas attention et sont inconsistants dans leur usage de « adaptation », « fitness » et des termes apparentés, nous ne devrions pas fonder notre évaluation de l'analyse du concept d'adaptation sur sa seule conformité à l'usage. Nous devrions plutôt, me semble-t-il, isoler certaines thèses centrales pour servir de pierres de touche contre lesquelles

nous pourrons tester des analyses alternatives. À mesure que l'analyse deviendra plus sophistiquée, nous pourrons avoir à réexaminer et améliorer les pierres de touche, pour nuancer et compliquer notre analyse des concepts impliqués.

Pour illustrer ce que je veux dire par pierre de touche, considérons une expérience de pensée remontant à Scriven (1959). Dans cette expérience, deux jumeaux identiques se trouvent dans une forêt pendant une tempête. L'un est frappé par un éclair et tué, l'autre n'est pas blessé ; plus tard, il se marie et a dix enfants. On peut maintenant se demander lequel des jumeaux est *mieux adapté* (ou plus apte [*fit*]) que l'autre. En conformité avec l'usage de *Darwin*, qui, je le maintiens, est la norme à cet égard, les deux jumeaux ont le même degré d'*adaptedness* parce que les différences entre eux sont une question de hasard et qu'ils sont, en ce qui concerne toutes les propriétés biologiquement pertinentes, virtuellement identiques ; ils sont également aptes (*fit*) ou inaptes (*unfit*) vis-à-vis de leur environnement. Plus tard, nous verrons que l'utilisation de cette petite fable comme pierre de touche montre que l'une des mesures communes de la fitness darwinienne en biologie des populations n'est pas une mesure directe de la fitness dans le sens d'une adaptation. Mais je laisse de côté ce point, ainsi que deux autres pierres de touche, en prévision d'une future articulation correcte de l'argument.

2. DARWIN ET L'ADAPTATION

Entrons dans le vif du sujet en examinant comment Darwin comprenait l'adaptation. D'après l'analyse par Ospovat des premiers travaux inédits de Darwin portant sur l'évolution par sélection naturelle, Darwin avait, au moins entre 1838 et 1850, une théorie assez différente de celle pour laquelle il est aujourd'hui connu. Un aspect

remarquable de cette théorie est qu'elle était fondée sur le concept d'*adaptedness parfaite limitée* [voir tableau 1]. Selon cette théorie, les organismes sont contraints par leurs structures et leur constitution – en étant construits à partir de matière organique, et inorganique, en étant structurés comme des vertébrés ou des invertébrés, en étant à sang chaud ou à sang froid, et ainsi de suite. Au sein des limitations par les contraintes ainsi imposées, chaque espèce était – ou était normalement – *parfaitement adaptée* à son environnement. Cela signifiait que les organismes en question étaient optimalement conçus (*designed*)¹, au sein des contraintes applicables, pour résoudre les problèmes posés par l'environnement : problèmes de chaleur, de vent froid, de pluie, d'ouverture des graines, de capture de proies dont les tailles et les vitesses sont variables, et ainsi de suite.

L'un des sujets de préoccupation centraux de Darwin était d'expliquer la diversité des organismes vivants. À cette étape de son développement, selon Ospovat, il tenait la diversité comme une conséquence secondaire de *trois* facteurs :

1. Le changement géologique graduel en général, qui altérerait l'environnement lentement et de façon imperceptible mais qui ultimement mettrait les organismes aux prises avec des environnements auxquels ils n'étaient pas parfaitement adaptés.

2. L'isolement d'une population à partir d'une autre, ce qui signifiait que différentes populations d'organismes

1. Le terme de *design* est notoirement difficile à traduire en français (D. Becquemont, « “Design”, histoire du mot et du concept : sciences de la nature, théologie, esthétique », dans J. Gayon, A. de Ricqlès (dir.) *Les Fonctions : Des organismes aux artefacts*, p. 81-96, Paris, P.U.F., 2010). Nous avons décidé de le traduire alternativement par « conception » ou « plan » [NdE].

appartenant à la même espèce devraient faire face à différents environnements et, donc, à différents problèmes de conception (*design*).

3. Les lois de la variation (que Darwin appelait dans l'*Origine* « les lois mystérieuses de la variation et de la corrélation des parties »), dont Darwin pensait, à cette époque, qu'elles étaient telles qu'elles ne suscitaient une variation *que quand l'adaptedness devenait imparfaite*, et ainsi suscitaient une variation *dirigée* – variation ajustant les propriétés des organismes dans la direction d'une *adaptedness* parfaite vis-à-vis des nouvelles circonstances environnementales.¹

Le rôle de la sélection naturelle à cette étape du développement de la théorie de Darwin, si Ospovat a raison, était double : d'une part, elle garantissait qu'il y aurait une pression sur toutes les populations pour maintenir ou parvenir à une *adaptedness* parfaite ; d'autre part, elle préservait les variations les plus favorables et déplaçait la moyenne de la population vers celles-ci. La variation fournissait la *direction* de l'évolution, tandis que la variation *réduite* des organismes parfaitement adaptés assurait que la sélection naturelle n'altérerait la constitution d'une population que lorsque les organismes en question n'étaient pas parfaitement adaptés.

Que cette esquisse, ou l'analyse détaillée d'Ospovat, soit ou non fidèle aux spéculations privées de Darwin, elle révèle certains aspects de son concept d'*adaptedness* et de son analyse de ce que signifie pour un organisme d'être apte (*fit*) par rapport à son environnement ; ces éléments

1. Nous voyons ici que Darwin avait déjà de bonnes raisons de prendre au sérieux l'hérédité des caractères acquis dans ses premières spéculations sur la transformation ; une telle hérédité pouvait procurer un mécanisme donnant à la variation sa direction.

sont communs aux carnets de notes, aux ébauches précoces de l'*Origine*, et à l'*Origine* elle-même. Je vais maintenant m'appuyer sur ces aspects. Pour donner les points essentiels de façon informelle, un organisme est bien adapté quand sa structure et ses habitudes lui permettent de résoudre de façon optimale les problèmes prévisibles posés par l'environnement. Un organisme est apte (*fit*) ou inapte (*unfit*) en fonction de sa capacité à répondre à ces défis en vertu de son *design* et de ses patrons de comportement programmés. En utilisant des critères d'ingénierie, il est possible de comparer les organismes en fonction de leur type et de déterminer que les organismes de type 1 sont adaptés/conçus (*designed*) pour résoudre le défi A (ou les défis A à Z), tandis que les organismes de type 2 ne sont pas adaptés/conçus (ou pas aussi bien adaptés) pour résoudre ce défi (ou ces défis). Certains aspects des organismes, par exemple « des organes d'une extrême perfection » comme l'œil des vertébrés, peuvent être reconnus comme des adaptations ; c'est-à-dire, comme des caractéristiques qui existent en un sens ou un autre *parce qu'*elles ont été conçues pour (*designed for*) – adaptées aux – performances de certaines tâches utiles ou nécessaires pour la survie de l'organisme.

Une raison de citer l'analyse par Ospovat des premiers travaux de Darwin est qu'elle souligne la possibilité d'avoir à la fois un concept absolu et un concept relatif d'*adaptedness*. Un concept absolu évalue pour elle-même la conception (*design*) d'un produit – par exemple, l'œil ou l'organisme entier. Afin d'évaluer la conception (*design*), il est nécessaire de préciser, de façon tacite ou explicite, le problème de conception (*design*) et les contraintes pertinentes déterminant sa solution ; à partir de là l'évaluation peut être effectuée via une analyse « statique » d'ingénierie. Parce que l'analyse

est statique, et non dynamique, le concept absolu d'*adaptedness* n'a pas de rapport direct avec le processus par lequel la conception (*design*) a été réalisée. En conséquence, cette analyse requiert un complément pour jouer un rôle dans la théorie de l'évolution. Les premiers travaux de Darwin ont fourni ce complément via la référence aux « lois mystérieuses de la variation » qui, selon Darwin, dirigeaient le changement héritable vers une conception (*design*) optimale dès que l'organisme était insuffisamment adapté. Dans cette théorie, la sélection naturelle jouait un rôle relativement secondaire – c'était la force avec laquelle les organismes non-adaptés devaient compter, et qui préservait les adaptations ; c'est-à-dire les caractères et organismes optimalement conçus.

Quand Darwin s'est rendu compte que la variation était ubiquitaire et largement non-dirigée eu égard aux besoins de l'organisme¹, il a été forcé d'utiliser un concept relatif d'*adaptedness*, un concept bien plus intimement lié au processus de sélection naturelle que ne l'était le concept absolu. Tous les organismes font face à une multitude de problèmes concernant la survie et la reproduction. S'ils varient tous (au moins légèrement) dans pratiquement toutes leurs caractéristiques, alors les organismes typiques ne sont pas parfaitement adaptés. Certains, cependant, ont

1. P. Richerson (Université de Californie, Davis) m'a rappelé que l'on ne doit pas perdre de vue le fait que Darwin a conservé un certain rôle pour la variation dirigée tout au long de sa carrière. Les effets supposés de l'usage et du non-usage sur les descendants d'un organisme, amplifiés de diverses façons « néo-lamarckiennes » par la théorie plus tardive de la pangenèse de Darwin, montre la force de l'engagement de Darwin envers la variation dirigée. Dans ses travaux tardifs il a utilisé la variation dirigée pour accélérer les processus évolutifs et surmonter les difficultés posées par les (théories de) l'hérédité par mélange (*cf.* les critiques des vues de Darwin par Lord Kelvin et Fleeming Jenkin). Pour un exposé bref sur la variation dirigée, *cf.* Gould (1971).

un avantage par rapport à d'autres – c'est-à-dire, ils sont mieux conçus (*designed*) pour faire face aux problèmes prévus ou prévisibles posés par l'environnement. Ces organismes devraient, ainsi, avoir plus de chances de survivre aux agressions de l'environnement. Bien sûr, leur conception (*design*) ne leur offre aucune garantie qu'ils vont survivre, mais elle procure un biais statistique en leur faveur. Dans la mesure où deux autres conditions sont réunies, *la sélection naturelle est susceptible d'accroître l'adaptedness*. Ces conditions sont, premièrement, que l'environnement soit assez stable pour que les problèmes auxquels les organismes font face soient raisonnablement constants ou prédictibles¹, et, deuxièmement, que la progéniture d'un organisme ou d'un couple d'organismes tende à varier par rapport à la moyenne de la population de la même manière que ses parents. (Cette dernière condition, « l'héritabilité statistique » des traits, est nécessaire pour que la survie différentielle d'une génération affecte les caractéristiques d'un organisme à la génération suivante.)

1. Pour les organismes qui vivent suffisamment longtemps, l'étendue des problèmes rencontrés ne devrait pas changer de façon trop importante de génération en génération. Mais pour les organismes à courte durée de vie, l'environnement variera, à la fois de façon aléatoire et cyclique, sur une échelle de plusieurs générations; la variation pourra menacer la survie, mais devrait s'inscrire dans certaines limites grossièrement prédictibles. En effet, généralement, les variations cycliques (comme les changements saisonniers) sont associés à des indices (comme la variation dans la durée quotidienne d'ensoleillement) qui sont utilisés par les organismes à courte durée de vie (par exemple, comme un signal pour produire une forme résistante à l'hiver). Quoique l'environnement ait de nombreuses composantes qui sont aléatoires *eu égard à l'organisme*, toutes choses égales par ailleurs, les organismes dont les caractéristiques de *design* les rendent capables d'utiliser ou de résister à des variations assez régulières de l'environnement sont mieux adaptés – et ont plus de chance d'avoir des descendants – que ceux qui ne le sont pas.

Quoique Darwin lui-même ne l'ait pas fait de façon aussi claire, il sera utile de séparer deux concepts intriqués concernant l'adaptation. Le premier concept est celui d'adéquation relative d'un plan (*design*) au sens de l'ingénierie (étant donné certaines contraintes pertinentes) comme solution à un certain problème. Le second concerne le processus par lequel ce plan (*design*) a été produit. Dans cette acception, si c'est la sélection naturelle qui a rendu causalement efficaces les variations d'un trait donné, d'un système, ou d'un patron (*pattern*) de comportement conduisant à l'amélioration de ce trait, système ou patron (*pattern*) de comportement, alors cette caractéristique est une adaptation comparée à ses alternatives. Notons, cependant, qu'il ne suffira pas de dire simplement « si un trait a été produit par la sélection naturelle, c'est une adaptation » ; il faut aussi prendre en compte les « lois mystérieuses de corrélation de croissance ». Darwin a, avec raison, insisté sur ce point ; dans la mesure où la sélection naturelle est impliquée, de nombreux traits sont épiphénoménaux, ou sont produits en dépit d'effets faiblement délétères, ou surviennent indépendamment de leur faible utilité, simplement parce que leurs conséquences sélectives sont bien plus faibles que celles des traits corrélés. Étant donné ce que nous connaissons maintenant de la pléiotropie, des fonctions multiples des structures organiques, de la détermination multigénique des caractéristiques, etc., nous devrions reconnaître que cette remarque s'applique à de nombreux cas. En d'autres termes, on pose une affirmation forte si l'on dit qu'un trait est une adaptation dans le sens d'un *processus*. On affirme non seulement que le trait est advenu via la reproduction différentielle entre des formes alternatives, mais également

que la production de ce trait relativement à ses formes alternatives a joué un rôle causal significatif dans sa production. Cette affirmation est une affirmation historique, sujette à toutes les difficultés épistémiques liées aux affirmations historiques (Gould et Vrba 1982).

Au passage, cette discussion révèle deux pierres de touche supplémentaires pour analyser l'adaptation. La première est qu'une analyse du processus qui forge les adaptations doit donner la possibilité de distinguer les processus sélectifs des processus aléatoires, le *design* de la dérive, et les effets de la sélection naturelle des simples effets de la reproduction différentielle *de facto*. La façon dont Darwin est parvenu à cela était, en effet, de distinguer entre la reproduction et la sélection naturelle. Pour Darwin, la sélection naturelle est la reproduction différentielle systématique due à une fitness d'ingénierie supérieure de certains variants disponibles – c'est-à-dire due à la conception (*design*) relativement meilleure des organismes favorisés.

La seconde pierre de touche ne peut pas être exprimée clairement avec la terminologie darwinienne. Il s'agit simplement de ceci : les affirmations concernant l'adaptation relative traitent, à première vue, d'une relation entre un phénotype (ou un spectre de phénotypes) et l'environnement relatif à un champ de phénotypes alternatifs. Ainsi, bien que les gènes, les complexes de gènes, les génotypes, etc., puissent être qualifiés de bien ou mal adaptés et puissent être comparés relativement à leur degré d'adaptation, au sein de la théorie *de Darwin*, de telles affirmations doivent être considérées comme dépendant d'analyses portant sur les divers avantages que montrent les (spectres de) phénotypes que les gènes ou génomes pertinents produisent

dans les circonstances environnementales appropriées (et pondérées de façon appropriée). Cela est vrai, que l'on parle statiquement du degré d'*adaptedness* (ou *co-adaptedness*) d'un gène ou d'un complexe de gènes, ou dynamiquement du processus par lequel l'adaptation génique est obtenue. *L'analyse pleine et entière de l'adaptation ne peut pas contourner le phénotype*. Bien sûr, le phénotype seul ne peut pas suffire ; on doit décomposer la variation phénotypique en composantes hérissables et non-hérissables. La composante hérissable est le matériel brut sur lequel le processus darwinien de sélection naturelle agit en créant des adaptations¹. Certains concepts ultérieurs de fitness (comme nous le verrons plus tard) sont utilisés de façon à contourner le phénotype ; je soutiendrai qu'ils sont plus faibles que le concept que nous sommes en train d'articuler et que le mouvement de contournement des phénotypes soulève des difficultés auxquelles le présent concept ne fait pas face.

Il est temps maintenant de mettre en forme nos résultats sur les concepts d'adaptation de Darwin. (Pour y faire plus facilement référence, une version abrégée de cette mise en forme est donnée dans le tableau 1.) Pour l'instant j'ai discuté trois concepts reliés. Le premier pourrait être nommé « adaptation parfaite limitée » (*limited perfect adaptedness*), ou « fitness d'ingénierie absolue » (*absolute engineering fitness*). Une (type de) trait ou un (type de) individu possède une fitness d'ingénierie absolue si, et seulement si, sa conception (*design*) est une solution d'ingénierie optimale au problème approprié (réel) ou à l'intervalle de problèmes posés par l'environnement. Avec

1. Je remercie P. Richerson pour ce dernier point.

Ospovat, je suggère qu'en développant la théorie de *l'Origine*, Darwin a remplacé ce concept par celui qui pourrait être proprement nommé : « *adaptedness* d'ingénierie relative » (ou fitness). Un (type de) trait ou un (type de) individu possède une « fitness d'ingénierie relative » plus grande qu'un type alternatif si, et seulement si, sa conception (*design*) fait montre d'une meilleure solution d'ingénierie au sein des contraintes de conception (*design*) appropriées (réelles) relevant d'un problème spécifique (réel) ou d'un ensemble de problèmes posés par l'environnement. Enfin, un (type de) trait est une adaptation si, et seulement si, ses propriétés de conception (*design*) ont été produites comme une conséquence causale de leur fitness d'ingénierie relative en comparaison de ceux des types alternatifs, comme solution à un problème ou ensemble de problèmes posés par l'environnement dans l'histoire évolutive des organismes en question. On peut être capable d'expliquer le fait qu'un (type de) individu soit relativement mieux adapté qu'un individu (ou type d'individu) alternatif si, et seulement si, sa plus grande fitness d'ingénierie relative est une conséquence d'adaptations spécifiques. Cela nous fournit un troisième sens de fitness que j'appellerai la « fitness sélective d'ingénierie¹ » (relative).

1. C'est la notion d'adaptation à laquelle Williams (1966, p. vii) pense quand il dit que « l'adaptation évolutive est un concept spécial et coûteux qui ne devrait pas être utilisé sans nécessité : un effet [*i.e.*, l'usage d'un trait qui augmente la fitness] ne devrait être qualifié de fonction [l'usage d'un trait qui augmente la fitness parce qu'il est ainsi conçu (*designed*)] que s'il a été clairement conçu (*by design*) ainsi et non par hasard. »

Tableau 1. *Concepts d'adaptation*

Catégorie	Définition	Connaissance historique requise ?
1. Fitness d'ingénierie absolue ou « <i>adaptedness</i> parfaite limitée »	Un type de trait (ou d'organisme) révèle une solution d'ingénierie optimale (au sein de contraintes réelles de <i>design</i>) à un problème environnemental.	Seulement pour préciser les contraintes et les problèmes de <i>design</i> .
2. Fitness d'ingénierie relative	Le type de trait (ou d'organisme) révèle une solution d'ingénierie à un problème environnemental réel (au sein de contraintes de <i>design</i> réelles) meilleure que son alternative.	Pour préciser les contraintes de <i>design</i> , les problèmes de <i>design</i> , et le spectre des types alternatifs.
3. Fitness d'ingénierie sélectionnée	Les caractéristiques du type de trait (ou d'organisme) sont la conséquence de leur plus haute fitness d'ingénierie relativement à des problèmes environnementaux réels (rencontrés dans l'histoire évolutive de l'organisme) en comparaison des types ou caractéristiques alternatifs historiquement disponibles.	Pour préciser les contraintes de <i>design</i> , les problèmes de <i>design</i> , le spectre des types alternatifs, et l'histoire causale sous-jacente à la prévalence ou à la fixation des caractéristiques pertinentes.
4. Fitness réalisée (« fitness darwinienne », « fitness tautologique »)	Un organisme (ou une classe d'organismes partageant une certaine propriété) a une fitness réalisée plus grande dans l'environnement E que les organismes (ou classes d'organismes) alternatifs si et seulement si son taux effectif de succès reproductif est plus grand que ceux de ses alternatives.	Seulement pour préciser les taux effectifs de succès reproductif.

5. Fitness espérée (« fitness darwinienne ») ; (propension à un meilleur succès reproductif, de facto, plutôt qu'en vertu de considérations de <i>design</i>)	Un type d'organismes (ou autre entité répliquatrice) a une fitness espérée plus grande que ses compétiteurs dans l'environnement E si et seulement si il a une propension objective à se reproduire davantage qu'eux dans E. Mesure usuelle : le succès reproductif relatif au sein de populations répliquées dans des environnements « identiques ».	Seulement pour spécifier les taux effectifs de succès reproductif de populations répliquées et pour certifier la comparabilité des environnements.
--	---	--

Encore une fois, il est important de réaliser qu'un trait avec une haute *engineering fitness* n'a pas forcément été produit par sélection naturelle. Le fait qu'un trait confère un avantage par rapport à la survie ou au succès reproductif ne doit pas, à lui seul, justifier quelque affirmation que ce soit à propos de ses origines historiques. L'opportunisme notoire de l'évolution revient à une capacité à rendre avantageux des traits quelle que soit leur origine, quelle que soit la façon dont ils ont été originellement produits (cf. Williams 1966, p. 12). En conséquence, il est crucial de comprendre que la théorie de l'*Origine* requiert de connecter le concept d'adaptation avec celui de sélection naturelle. Le simple fait que des formes variantes sont différenciellement adaptées (*fit*) – c'est-à-dire, qu'elles montrent des différences dans leur fitness d'ingénierie relative – n'est pas suffisant pour justifier l'emploi d'un concept de fitness sélective d'ingénierie en théorie de l'évolution¹. Cela devient clair

1. À l'opposé de Gould et Vrba (1982) qui affirment que de nombreux traits ont été « cooptés », c'est-à-dire, que leurs usages actuels sont des « effets », non des « fonctions ». Afin d'analyser les problèmes de la théorie de l'évolution soulevés par une telle conception, il est nécessaire de

quand on réalise que la théorie initiale de Darwin utilisait les différences en *adaptedness* relative (*engineering fitness*) comme moyen pour restaurer l'*adaptedness parfaite*¹ (limitée) – c'est-à-dire la fitness d'ingénierie absolue – mais dérivait la direction de l'évolution de celle de la variation. À l'inverse, le concept central de la théorie de Darwin dans l'*Origine* est le concept de traits d'organismes ayant des fitness relatives d'ingénierie élevées et qui ont été conçus (*designed*) par les processus historiques qu'implique la sélection naturelle, plutôt que par la variation dirigée. C'est ce que des auteurs ultérieurs comme Ernst Mayr entendent par le pouvoir créateur de la sélection – c'est de ce « concept coûteux de design » que G. C. Williams essaie de rétablir la prééminence en biologie de l'évolution. C'est cette propriété de la théorie de Darwin que ses contemporains trouvèrent la moins convaincante.

distinguer entre les traits qui ont été à l'origine façonnés par la sélection naturelle pour leur usage actuel et ceux qui sont survenus en tant que caractères corrélés ou via la sélection pour un usage *différent*. Gould et Vrba souhaitent restreindre le mot « adaptation » aux *traits façonnés ab initio actuel par la sélection naturelle pour leur usage* et employer le néologisme « exaptation » pour les traits cooptés pour de nouveaux usages (cf. leur Tableau 1). Je n'aime pas cette terminologie, mais leur affirmation selon laquelle nous avons besoin d'une distinction de cette sorte et devrions l'estampiller avec une terminologie appropriée est bien fondée. En effet, une telle distinction est d'une importance cruciale si nous souhaitons évaluer l'affirmation darwinienne selon laquelle les caractéristiques adaptées dans un sens statique (les caractères avec une haute adéquation relative du plan (*design*)) sont pour une grande part des adaptations dans un sens évolutif (des traits façonnés par la sélection naturelle *au premier chef* pour effectuer ces tâches qu'ils effectuent actuellement).

1. L'adjectif « *perfect* » est souligné par l'auteur [NdT].

LES CONCEPTS D'ADAPTATION
DANS LE NÉO-DARWINISME

Je vais maintenant traiter de la théorie de l'évolution par sélection naturelle dite génétique, ou synthétique, ou néo-darwinienne, façonnée dans les décennies 1930 et 1940, et qui a été l'orthodoxie régnante depuis les années 1950. Ma stratégie sera de montrer deux concepts supplémentaires interconnectés de fitness, de démontrer *comment* et *pourquoi* ils sont interconnectés, et de montrer qu'omettre de reconnaître la complexité de leurs interactions l'un avec l'autre et avec les concepts darwiniens relevant de l'adaptation mène à une vulgarisation de la théorie de l'évolution. Aujourd'hui, je vais procéder de façon quelque peu dogmatique, en étayant seulement légèrement l'utilisation des concepts « roues de secours » à discuter.

Il existe de nombreuses versions de la théorie synthétique et de nombreuses analyses de ses propriétés centrales¹. Dans le présent contexte, nous pouvons nous risquer à dire qu'elle a fondé la théorie darwinienne sur de nouvelles bases – à savoir, sur la base de la génétique mendélienne des populations. Une controverse significative quoique périphérique ici, concerne l'importance relative de la génétique des populations par rapport à celle du principe de sélection naturelle. Michael Ruse, pour sa part, voit la sélection naturelle comme une *conséquence* du principe de génétique des populations alors que Mary Williams – et moi-même – voyons la génétique des populations comme une élaboration contingente des conséquences de la sélection naturelle pour une classe limitée d'organismes (Ruse (1973,

1. La meilleure source (quoique sa couverture soit partielle et biaisée) est Mayr et Provine (1980). Des exemples de controverses sur le contenu précis de la théorie synthétique sont Gould (1980), Orzack (1981) et Gould (1981).

en particulier p. 48 *sq.*); Williams (1973, en particulier p. 86-88))¹

Quelle que soit l'issue de cette controverse, cependant, une conséquence du rôle central de la génétique des populations dans la théorie synthétique a été une série de changements dans les concepts de fitness, d'*adaptedness* et d'adaptation, et dans les mesures de la fitness et de l'adaptation employées par les recherches évolutionnaires. Ces changements sont complexes et ont abouti à une confusion considérable à la fois du côté des biologistes et du côté de ceux qui analysent la théorie de l'évolution. Dans cet essai, je vais essayer de démêler seulement quelques unes des confusions centrales.

Les deux sens suivants de « fitness » ont été souvent étiquetés comme « fitness darwinienne » dans la littérature récente. Le premier des deux s'applique d'abord aux organismes individuels. Dans ce sens de fitness, un individu (ou une classe d'individus) est plus apte (*fit*) (ou mieux adapté) que ses compétiteurs, non pas s'il a une meilleure espérance de survie ou de reproduction en vertu de sa conception (*design*), mais simplement si, dans les faits, il a un plus grand succès reproductif. Le degré d'adaptation dans ce sens, est une propriété empirique de l'organisme (ou de sa classe) en question, qui toutefois ne peut être connue que de façon post hoc.

1. Ruse a réaffirmé la position qu'il soutenait en 1973 dans plusieurs écrits récents. Le point de vue de Williams sur ce sujet n'est jamais explicité aussi directement que celui de Ruse. Mon interprétation de sa position est fondée, en plus du passage cité, sur la lecture de plusieurs de ses travaux et sur le caractère général de ses idées. Entre parenthèses, son interprétation de la confusion qui règne dans l'utilisation du concept de fitness dans la théorie synthétique (1973, p. 88-100), en dépit d'un point de départ et d'un style d'argumentation assez différents, est assez proche de celle présentée dans cet essai.

Il est paradoxal que ce concept ait été nommé « fitness darwinienne ». Par « survie du plus apte » (*survival of the fittest*), Darwin entendait presque certainement la tendance des organismes mieux construits (*engineered*) à être reproductivement efficaces. Puisque ce concept fait de la « survie du plus apte » une tautologie – « ceux qui ont du succès reproductif ont du succès reproductif » – une étiquette traditionnelle pour cette sorte de « fitness darwinienne » est celle de « fitness tautologique ». Je préfère l'étiquette moins tendancieuse « *fitness réalisée* », en particulier parce que *la fitness réalisée est une propriété empirique*, c'est-à-dire, *le succès reproductif relatif*.

Il devrait être clair que ce sens de fitness tombe sous le coup de l'expérience de pensée de Scriven sur la paire de jumeaux. Quoique le succès reproductif relatif effectif soit, je le répète, une propriété empirique des individus pertinents, il est tout simplement erroné de dire qu'il mesure le degré de fitness ou d'*adaptedness* dans un quelconque sens pertinent pour la théorie de l'évolution – tous sens ayant quelque chose à voir avec l'ajustement avec l'environnement, *systématique* ou *conçu (designed)*, ou avec des propensions causalement efficaces au succès reproductif¹.

1. P. Richerson suggère que la fitness réalisée (le rôle relatif du succès reproductif effectif) s'applique seulement aux organismes qui montrent des différences *héritables*. Si le concept est si restreint, le contre-exemple présenté est évité, car il n'y a pas de différence héritable entre deux jumeaux identiques. Mais la leçon à tirer de l'exemple reste sauf si nous remplaçons nos jumeaux par des frères ou demi-frères – ou même par des individus non apparentés. Les taux de reproduction ponctuels, qu'ils soient ceux d'individus ou d'individus appartenant à un certain groupe ou sorte, sont sujets au hasard (foudre, et autres erreurs d'échantillonnage), et aux occurrences extraordinaires. Pour cette raison, ils n'indiquent que de manière incertaine les propensions ou les tendances sous-jacentes aux taux reproductifs effectifs.

Il y a, cependant, un concept bien plus intéressant, parfois aussi appelé « fitness darwinienne », qui joue un rôle de premier plan dans la littérature. J'exprime ma reconnaissance à Francisco Ayala, qui m'a forcé à reconnaître l'importance de ce concept. Quoiqu'il soit fréquemment utilisé, ce n'est que récemment qu'il a été formulé avec quelque clarté dans la littérature (Brandon 1978, Mills et Beatty 1979)¹, je le discuterai donc avec quelque soin.

Il est possible de reconnaître et même d'élaborer un bon estimateur quantitatif de la propension d'un type d'organisme à se sur-reproduire par rapport à ses compétiteurs dans un environnement donné ou un spectre donné d'environnements, bien qu'on ne puisse pas donner une analyse historique, causale, ou fondée sur le design, de cette propension. Considérons une expérience idéalisée dans laquelle, par exemple, 100 réplicats de cultures de *Drosophila melanogaster* sont démarrés, chacune avec 50% de mouches de type A et 50% de mouches de type B. Si 50 de ces cultures sont élevées à de hautes températures et 50 à de basses températures dans des environnements par ailleurs standards et que, après 20 ou 100 générations, un équilibre à peu près stable est atteint de telle façon qu'à haute température environ $85 \pm 10\%$ des mouches dans chaque culture sont de type A et aux basses températures environ $65 \pm 10\%$ des mouches sont de type B, la conclusion naturelle serait que les mouches de type A sont mieux adaptées à (ont une meilleure fitness d'ingénierie dans) l'environnement chaud, alors que les mouches de type B sont mieux adaptées à l'environnement froid.

1. Mais pour des critiques importantes du concept de fitness décrit par Brandon, Mill, Beatty, et dans cet essai (critiques dont je rejette le point central), voyez Rosenberg (1982) et (1983). Je remercie le Professeur Rosenberg de m'avoir procuré des versions préliminaires de ses articles.

Malheureusement, comme K. Guyot et R. Lewontin me l'ont rappelé, la vie n'est pas si simple. Dans notre expérience hypothétique, les mouches de type A se sur-reproduisent par rapport aux mouches de type B *quand le ratio entre les deux types dans la population est 50/50*. Mais quand la population est à l'équilibre (85 A : 15 B) leurs taux de reproduction relatifs sont égaux. En conséquence, les coefficients de sélection sont fréquence-dépendants ; la composition de la population modifie la probabilité de succès reproductif relatif pour chaque type. Si les mouches de type A montraient toujours la même tendance à se sur-reproduire par rapport aux mouches de type B dans un environnement chaud et stable, après un intervalle de temps suffisamment long les mouches de type A remplaceraient entièrement celles de type B. Cela montre combien il est crucial de prendre la population des conspécifiques en compte quand on délimite l'environnement.

Dans le présent exemple, cela n'a pas d'importance que les mouches en question soient identifiées par leur phénotype ou leur génotype, quoique cela ait de l'importance que certaines de leurs différences soient héritables. Dans les deux cas, avec le nouveau sens de fitness, les organismes de type A sont relativement plus aptes (*fit*) que les organismes d'autres types dans un environnement E si, et seulement si, dans E, les organismes de type A ont une propension objective à se reproduire plus que ceux des types alternatifs. D'habitude la meilleure mesure expérimentale d'une telle propension est une différence statistiquement significative dans le succès reproductif de réplicats de populations¹.

1. Il y a des difficultés techniques sérieuses avec de telles mesures. Des discussions importantes sur certaines de ces difficultés peuvent être trouvées dans Prout (1969) et (1971) et Lewontin (1974). De nombreux problèmes traités par ces auteurs se posent de manière particulièrement

Quoique cette notion soit maintenant communément appelée « fitness darwinienne », on trouve occasionnellement une appellation plus utile dans la littérature sous le terme « fitness espérée » (*expected fitness*). Je le répète, l'espérance (*expectedness*) (relative) d'un type d'organisme comparé à des compétiteurs spécifiques dans un environnement spécifié est sa propension à avoir un certain taux (relatif) de succès reproductif en comparaison à ces compétiteurs¹. Dans un sens secondaire, on peut dire qu'un trait de l'organisme apporte une certaine contribution à sa fitness en fonction du changement en fitness (c'est-à-dire le changement dans la propension au succès reproductif) corrélé à sa présence par opposition à son absence, ou bien à la présence de certaines alternatives spécifiées.

D'habitude la meilleure mesure expérimentale d'une telle propension est une différence statistiquement significative dans le succès reproductif des types pertinents d'organismes dans les populations répliquées. Dans une bonne étude expérimentale, la reproductibilité des résultats procure un argument statistique puissant en faveur d'une tendance objectivement à l'œuvre, plutôt qu'un phénomène

aiguë quand l'on étudie des populations naturelles. Certains problèmes peuvent être contournés dans des expériences de laboratoires convenablement calibrées – la contrepartie étant que ce que celles-ci montrent concernant la fitness est relatif au laboratoire, et non aux environnements naturels. Demeure la difficulté, souvent sérieuse, que les traits d'une importance considérable dans les populations et environnements de laboratoires puissent ne pas être d'une importance comparable dans les populations et les environnements naturels.

1. En fait, pour des raisons techniques discutées dans Mills et Beatty (1979), p. 247 *sq.*, il est préférable d'utiliser une *distribution* de propensions à donner naissance à un nombre variable de descendants. Dans le cas présent, cependant, nous gagnons considérablement en clarté en omettant ces complications, qui n'affectent pas les principales affirmations que nous faisons ici.

unique ou aléatoire. Ainsi dans le cas discuté, dans l'environnement chaud avec 50% de chaque type de mouches, les mouches de type A ont une plus grande fitness espérée (*expected*) que les mouches de type B ; avec 85% de mouches de type A, les deux types ont la même fitness. Un tel argument supprime l'objection centrale à la fitness réalisée : si nous utilisons les différentes performances réalisées par les populations répliquées dans un environnement particulier comme une mesure de la fitness relative de divers types d'organismes dans cet environnement, il devient rapidement évident que dans *chaque* expérience particulière, il est possible que les organismes dont la fitness relative est la plus grande ne se reproduisent pas plus que leurs compétiteurs ; en effet, il arrive parfois qu'aucun des organismes les plus aptes (*fittest*) ne survive. Ainsi l'affirmation selon laquelle les plus aptes (*fittest*) ont survécu ou survivront à chaque fois, même si l'expérience s'étend sur plusieurs centaines de générations, n'est pas une tautologie. Et ce n'est pas non plus une tautologie de dire que ceux qui survivent dans n'importe quelle population naturelle sont, ou ont été, les plus aptes (*fittest*).

Il est capital d'accorder une attention particulière à la distinction entre la fitness réalisée et la fitness espérée pour comprendre convenablement la littérature de la théorie synthétique, et ceci pour deux raisons. La première est l'élimination de confusions conceptuelles sérieuses dans les textes classiques. Les confusions qui résultent d'un amalgame entre les deux sens de fitness introduits ci-dessus ont fourni un soutien inutile à ceux qui accusent la théorie synthétique de voir des assertions empiriques dans ce qui n'est que tautologies (voire pire). Je ne vais pas illustrer ces confusions en détail (quoique d'innombrables exemples

puissent être trouvés dans la morne littérature qui affirme – ou dénie – que la théorie de l'évolution est tautologique), mais je vais illustrer le problème en faisant référence à deux passages écrits par des architectes de la théorie synthétique.

Dans Dobzhansky (1970) il y a une discussion des diverses différences parmi les membres d'une population qui « influencent la contribution que les porteurs d'un génotype donné font au pool génique. Cette contribution [i.e., la contribution *effective*¹], relative à la contribution des autres génotypes dans la même population, est une mesure de la fitness darwinienne d'un génotype donné » (p. 101). Dans la terminologie utilisée dans le présent essai, Dobzhansky semble affirmer que la fitness réalisée est une mesure de la fitness espérée. Dans un passage en quelque sorte plus fort, Simpson (1949) affirme la chose suivante : « on doit noter, cependant, que le concept moderne de sélection naturelle... n'est pas tout à fait le même que celui de Darwin. Il reconnaissait le fait que la sélection naturelle opérait par reproduction différentielle, mais il ne les considérait pas comme équivalentes. Dans la théorie moderne la sélection naturelle est la reproduction différentielle plus l'interaction complexe de cette reproduction avec l'hérédité, la variation génétique, et tous les autres facteurs qui affectent la sélection et déterminent son résultat » (p. 328)².

Or, une lecture attentive des livres dont ces citations sont tirées, ainsi que d'autres œuvres majeures de ces auteurs, révèle qu'en dépit de confusions verbales, *en fait*

1. [NdA]

2. Je remercie G. Simmons de l'Université de Californie, Davis, pour avoir attiré mon attention sur ce passage.

(la plupart du temps) ils emploient le concept nommé ici « fitness espérée » plutôt que celui de fitness réalisée (ou tautologique). Ainsi Simpson (1949, p. 219-229) développe un long argument selon lequel :

– la sélection naturelle est un processus « systématique » et « orientant » ;

– « la corrélation entre ceux qui ont plus de descendants, et qui sont par conséquent réellement favorisés par la sélection naturelle et ceux qui sont le mieux adaptés, ou qui s'adaptent le mieux au changement [*i.e.* ceux qui ont la plus haute fitness espérée¹] n'est ni parfaite ni immuable, [mais²] seulement approximative et habituelle » (p. 221) ;

– le biais *statistique* de « la sélection... [en tant que³] processus de reproduction différentielle » (p. 224) favorise les organismes « bien intégrés » (p. 224), et « les combinaisons favorables ou adaptatives » de gènes (p. 225).

De même, dans la troisième édition (1951) de son livre pionnier *Genetics and the Origin of Species*, Dobzhansky a défini la fitness darwinienne d'un génotype comme « la capacité relative des porteurs d'un génotype donné de transmettre leurs gènes dans le pool de gènes de la génération suivante » (p. 78). Dans son livre de 1970⁴, dans un passage qui précède celui cité ci-dessus, il accepte la définition de la sélection de Lerner comme « reproduction différentielle *non-aléatoire* des génotypes » (p. 97, je souligne). En effet, des portions considérables de ses quatre chapitres sur la sélection (et la fitness) dans ce dernier livre sont consacrées à illustrer le caractère statistiquement systématique du

1. [NdA]

2. [NdA]

3. [NdA]

4. L'ouvrage de Dobzhansky (1970), *Genetics of the Evolutionary Process*, est une refonte de *Genetics and the Origin of Species*.

processus et des propriétés en question. En dissipant les confusions verbales et conceptuelles de tels passages, bien qu'il s'agisse d'une tâche peu excitante, on peut significativement contribuer à formuler la théorie synthétique de telle manière qu'elle résiste à des critiques erronées.

En formulant clairement la distinction entre fitness réalisée et espérée, on fait une contribution plus importante, en permettant de mieux comprendre la difficulté qu'il y a à appliquer la théorie synthétique aux populations naturelles. L'une des sources de cette difficulté réside dans la façon particulière dont le concept de fitness espérée est appliqué, jouant un rôle intermédiaire entre les concepts de fitness d'ingénierie et de fitness réalisée. L'articulation entre ces trois concepts est subtile et intéressante. D'un côté, la fitness espérée ressemble à la fitness d'ingénierie (*adaptedness* relative) en ce qu'elle signifie une *propension*, partagée par les membres d'une même sorte. D'un autre côté, elle ressemble à la fitness réalisée en ce qu'elle n'implique ou ne requiert aucune analyse en termes de design ; la propension en question doit ainsi simplement être celle d'avoir tel taux relatif de reproduction dans les environnements pertinents et relativement à des compétiteurs spécifiés¹. Comme la fitness réalisée, la fitness espérée

1. F. Ayala (Université de Californie, Davis) a suggéré l'exemple suivant pour illustrer l'idée selon laquelle une augmentation de la fitness espérée, dans des circonstances spécifiées, peut être associée à une fitness d'ingénierie *réduite*. Deux espèces (par exemple, de coléoptères) sont en compétition dans une cage à population. L'une est régulièrement capable de déplacer et éliminer l'autre. Cependant, quand un certain mutant (ayant, par exemple, des yeux rouges) apparaît dans la population de l'espèce la plus apte, il déplace le type sauvage, et est déplacé et éliminé par l'espèce compétitrice auparavant moins apte. (C'est précisément ce qui arrive dans des populations expérimentales de *Tribolium castaneum* et *T. confusum* telles que brièvement décrites dans Ayala et Valentine

concerne les performances réalisées, pas le design ; comme la fitness d'ingénierie, elle traite d'une propension (*i.e.*, une propension d'avoir une certaine gamme de résultats) plutôt que du succès réel ou de l'échec au cas par cas.

Quand on étudie des populations naturelles, il est pratiquement toujours impossible de répliquer les conditions environnementales (en incluant la présence d'autres organismes, et d'opportunités comparables d'interactions avec eux) ainsi que la constitution génétique et phénotypique de la population originelle. Du fait que des répliqués de cultures ou de populations dans « le même » environnement ne sont pas disponibles, il est extrêmement difficile d'obtenir des mesures adéquates des propensions au succès reproductif à partir d'études de terrain. Pourtant un biologiste qui connaît bien ses organismes est souvent (à tort ou à raison) convaincu que le résultat final en termes de reproduction dans une étude de cas particulière reflète le design des organismes (fitness d'ingénierie) et il sera, donc, très tenté de traiter les taux de succès reproductif effectifs de ces organismes (fitness réalisée) comme un reflet ou une mesure de leur propension objective au succès (fitness espérée).

[1979]. Le compte rendu original est dans Dawson [1969].) L'hypothèse (non confirmée) d'Ayala est que le mutant à yeux rouges émet un poison systémique auquel ses compétiteurs conspécifiques sont le plus sensibles, auquel il est lui-même modérément sensible et l'espèce compétitrice seulement faiblement sensible. Si cette hypothèse était correcte, l'augmentation de la fitness espérée d'une mutation conférant des yeux rouges au sein d'une population de conspécifiques est associée à une diminution de la fitness d'ingénierie (et du degré d'*adaptedness*) de son porteur, car l'organisme a été affaibli par la mutation. Ainsi un accroissement de la fitness espérée n'est pas nécessairement – et (je suis confiant que) dans la vie réelle parfois il ne l'est pas – corrélé avec une amélioration du design – et je suis convaincu qu'il en est ainsi, au moins dans certains cas, dans la vie réelle. [NdE]

C'est probablement la raison pour laquelle Dobzhansky a considéré que la contribution *effective* de chaque génotype à la génération suivante est une mesure de la fitness « darwinienne » de ces génotypes.

L'amalgame qui en résulte entre la reproduction différentielle effective (fitness réalisée) et une propension systématique à une telle reproduction différentielle (fitness espérée), pose des difficultés épistémologiques sérieuses et souvent inaperçues. Cela devient apparent quand on remarque que si l'on s'interdisait l'utilisation de connaissances tacites d'arrière-plan et que l'on feignait ne connaître que la survie ou les taux de reproductions effectifs, l'inférence permettant de déduire les fitness espérées à partir des fitness réalisées ne serait, en pratique, plus possible¹. *Pourtant nous ne savons pratiquement rien de la fiabilité de nos croyances concernant le degré auquel les événements aléatoires affectent le succès reproductif selon les cas.* Nous ne disposons pas non plus d'une façon correcte de discriminer entre les interactions où les organismes avec des fitness constantes ont été réellement exposés à des environnements changeants pertinents, et les interactions où les fitness pertinentes ont réellement varié de façon dépendante de la fréquence.

Cet argument montre que les études de terrain (qui automatiquement souffrent de l'unicité des occurrences,

1. Comme le montre la note précédente, l'inférence à partir des aspects connus de la fitness d'ingénierie relative d'un groupe d'organismes au succès reproductif relatif, tout comme l'inférence inverse, sont assez hasardeuses. Quand on ajoute qu'une large distribution de résultats dans des populations répliquées est compatible avec des différences assez extrêmes en fitness darwinienne (en particulier quand l'environnement est variable ou morcelé), il est clair que l'inférence entre le résultat reproductif effectif et la propension reproductive requiert un soutien considérable.

de la non reproductibilité des populations pertinentes, et d'une répétabilité limitée des circonstances biotiques et abiotiques) procurent une base plutôt fragile pour l'estimation de la fitness espérée. Quand de tels estimateurs sont contestés, la seule façon de les soutenir est en pratique de montrer que les taux de survie et de reproduction effectifs reflètent des différences *connues* dans les capacités que leur conception (*design*) confère aux organismes en vue de surmonter les problèmes posés par l'environnement ou les compétiteurs. En ce sens, l'information concernant les résultats reproductifs est complétée par l'information concernant les fitness d'ingénierie des organismes ; une analyse suffisamment puissante de la fitness d'ingénierie étaye l'utilisation du résultat reproductif effectif comme un estimateur de la fitness *espérée*. (De même en va-t-il si l'on a un pattern constant sur un grand nombre de générations, sous condition d'une stabilité environnementale adéquate). Les biologistes ont, bien sûr, souvent argumenté en faveur d'estimateurs de fitness tels que-ci, mais seuls un petit nombre de cas ont été étudiés avec suffisamment de détails pour être généralement reconnus comme convaincants. Peut-être le meilleur de ces cas vient des études sur le mélanisme industriel de la phalène du bouleau *Biston betularia* (et de quelques autres espèces), dirigées en grande partie par H. B. D. Kettlewell et ses collègues, et décrites en détail dans pratiquement tous les manuels modernes sur l'évolution. La centralité répétitive de l'exemple de *B. betularia* dans les textes standards procure une mesure brute et informelle de la difficulté qu'il y a à démontrer *avec suffisamment de détails* convaincants que les changements effectifs dans la composition des populations naturelles reflètent des propensions (fitness espérées) ou sont vraiment des conséquences de propriétés

de *design* (fitness d'ingénierie) des organismes en question. Et il est d'une importance considérable que dans le cas de *B. betularia* (et dans bien d'autres cas intéressants mais moins pleinement développés) le premier argument en faveur d'une inférence des fitnesses espérées consiste à montrer que les résultats effectifs sont conformes aux attentes générées par une analyse des fitness d'ingénierie.

Cette analyse de certains des pièges conceptuels qui font obstruction à l'application des concepts contemporains de l'adaptation nous permet d'articuler et de soutenir l'une des préoccupations majeures de Williams (1966). Williams cherchait à rétablir l'importance des considérations de design en théorie évolutive, mettant l'accent sur l'importance d'une analyse « historique » des problèmes auxquels les populations pertinentes ont fait face dans leur passé évolutif; cela requiert une analyse (partiellement) « historique » des problèmes auxquels les organismes qui appartenaient aux populations pertinentes ont été confrontés, afin de forger des connexions entre le design actuel (fonction évoluée) et le processus comme le résultat de la sélection naturelle. Dans mon expérience idéalisée sur les drosophiles, dans le cas où les mouches de type A supplantent complètement les mouches de type B dans les environnements chauds et vice versa dans les environnements froids, on peut en tirer la conclusion que les mouches de type A sont mieux adaptées à l'environnement froid. Cependant tandis qu'il est pratiquement certain que dans un tel cas (si on maintient les autres facteurs environnementaux constants) les mouches de type A ont des fitness espérées et des fitness d'ingénierie relativement plus grandes dans l'environnement chaud, il n'en découle en aucune façon que les propriétés distinctives des mouches de type A constituent une adaptation à la chaleur et que les propriétés distinctives des mouches de

type B constituent une adaptation au froid. Par exemple, les problèmes rencontrés par chaque type de mouche peuvent tourner autour de perturbations thermosensibles de la physiologie reproductive qui sont seulement accidentellement corrélées à notre capacité à différencier les A des B, ou relever d'une autre possibilité plus ou moins bizarre. De tels problèmes ne peuvent être résolus (s'ils le peuvent) que par une étude (difficile) de l'histoire évolutive de chaque organisme. Typiquement, sur la base de notre ignorance, nous substituons des scénarios plausibles (ce que Gould appelle des « histoires comme ça » (*just-so stories*)) à une telle histoire. Il va sans dire que la valeur de ces scénarios en termes de preuve scientifique est sujette à caution.

En absence d'une connaissance solide de l'histoire évolutive de nos mouches et à la lumière des multiples effets sélectifs qui *pourraient* avoir opéré sur elles dans des environnements naturels, par opposition à des environnements de laboratoire, la question reste ouverte de savoir si une plus grande fitness espérée (et une fitness d'ingénierie censément plus grande) des mouches de type A dans les environnements chauds a été façonnée par la reproduction différentielle opérant lors de la réponse favorable des ancêtres des mouches de type A à la chaleur (auquel cas elles font montre d'une fitness d'ingénierie sélectionnée), ou si c'est réellement une sélection fréquence-dépendante qui est impliquée, ou encore si leur avantage est un exemple des « lois mystérieuses de la corrélation » ainsi que de l'opération de la sélection sur *d'autres* conséquences de la constitution du type A, ou enfin si leur avantage est une conséquence de quelque changement aléatoire, par exemple, une série de mutations ponctuelles qui, chacune prise isolément, étaient sélectivement neutre

dans les environnements naturels des mouches, quoiqu'elles aient d'importantes conséquences dans les environnements de laboratoires choisis.¹ Répétons encore la formule de Williams dans le résumé de son livre : « L'adaptation évolutive est un concept spécial et coûteux qui ne devrait pas être utilisé sans nécessité, et un effet ne devrait pas être appelé une fonction à moins d'être clairement produit par design » (p. VII).

« FITNESS », « ADAPTATION » ;
UNE CONTROVERSE ÉVOLUTIONNAIRE RÉCENTE

Après avoir achevé ma discussion directe des principaux usages des termes « adaptation », « *adaptedness* », et « fitness » en biologie de l'évolution, je vais consacrer cette section finale de mon essai à l'exploration de certaines ramifications de mon analyse et de l'avantage de garder ces divers concepts de fitness séparés de façon appropriée. Je vais l'articuler selon quatre points principaux.

D'abord, à la lumière de ma discussion, il est aisé de voir que de nombreuses controverses récentes sur le statut de la théorie de l'évolution gravitent autour d'une version vulgarisée de cette théorie. Dès que les évolutionnistes emploient le concept de *fitness réalisée* au lieu du concept d'une propension objective au succès reproductif, ils s'exposent à la critique que leur théorie n'a pas de contenu empirique. Dès que la sélection naturelle est caractérisée comme la reproduction différentielle plutôt que la reproduction différentielle *comme conséquences de*

1. Cette discussion de l'expérience sur les drosophiles est facilement résumable dans la terminologie de Gould et Vrba : le résultat des expériences laisse ouverte la question de savoir si la plus grande fitness espérée (et la plus grande fitness d'ingénierie présumée) des mouches de type A dans l'environnement chaud est une adaptation ou une exaptation.

différences systématiques ou de design, l'on se prive, à cause d'un choix erroné de définitions, d'une distinction entre les cas de reproduction différentielle dus à la sélection et ceux dus au hasard ou à des accidents. La différence subtile entre la fitness réalisée en tant que mesure contingente de la fitness espérée (ou d'ingénierie) et le remplacement de ces derniers concepts par le premier est, donc, d'une importance considérable. L'on doit se garder de confondre ces deux démarches.

L'utilisation, dans l'étude des populations naturelles, du résultat reproductif effectif en tant que mesure grossière (mais non en tant que substitut) de la fitness d'ingénierie ou espérée peut en effet se justifier dans certaines circonstances appropriées. Ce que les biologistes doivent reconnaître, c'est que *pour justifier l'utilisation du succès reproductif de facto dans les cas réels comme mesure des fitness évolutives, ils doivent fournir de bonnes raisons de penser que (dans les instanciations en question) les succès reproductifs effectifs sont des manifestations des propensions pertinentes*. Cette exigence est comparable à la nécessité de prouver un théorème d'existence et d'unicité quand on définit les nombres rationnels en termes d'ensembles de couples ordonnés d'entiers¹; cette procédure est légitime quand l'exigence de justification est satisfaite, dans le cas contraire, elle ne l'est pas. La sagesse populaire en théorie

1. Ainsi, l'on doit montrer qu'il existe un nombre défini pour tout ensemble de couples construit de façon appropriée (e.g., dans certains systèmes, $\{(1,2)(2,4), (3,6)\dots\}$ définit le nombre $\frac{1}{2}$) et que chacun de ces ensembles définit un nombre unique. Une fois que ceci est prouvé, des symboles tels que " $\frac{1}{2}$ " peuvent être utilisés de façon univoque dans le système en question. De la même façon, une fois qu'il est montré que le taux de reproduction effectif reflète probablement les propensions adéquates, ce taux peut être utilisé comme une mesure approximative de ces propensions.

de l'évolution soutient qu'une telle condition est souvent satisfaite – les organismes d'une population non-perturbée sont habituellement à, ou près de, un maximum local de fitness espérée et ne sont pas affectés par des facteurs inhabituels ou stochastiques. J'ignore (et ce n'est pas facile de l'établir) à quel point de telles affirmations sont correctes, mais quand elles le sont, les mesures des fitness espérées approximatives par les moyens de la fitness tautologique sont un procédé fondé. Les critiques d'une telle manière de procéder devraient reconnaître que, dans les circonstances appropriées, celle-ci ne peut pas contourner l'usage des deux concepts de fitness espérée et de fitness d'ingénierie.

Cette discussion montre à la fois combien il est facile de tomber dans des confusions conceptuelles sur ces sujets et combien la confusion (en dépit de sa prévalence dans la littérature) est évitable. La théorie de l'évolution fait un usage essentiel des concepts de fitness espérée et d'ingénierie, et une analyse correcte de la structure de la théorie devrait aborder le rôle de ces concepts plutôt que celui de la fitness réalisée. Dans le reste de ma discussion je procéderai en conséquence.

En outre, il est en général aussi difficile de justifier le saut de la fitness espérée à la fitness d'ingénierie qu'il l'est de justifier celui de la fitness réalisée à la fitness espérée. C'est particulièrement visible quand l'on considère des discussions sur la fitness au niveau des gènes et des complexes de gènes. Très souvent, bien que nous sachions quels allèles (ou variants d'un complexe de gènes) ont la plus haute fitness espérée dans un environnement donné, nous ne savons pas les raisons précises de ces fitness relatives. Parce que beaucoup de gènes, sinon la plupart, ont des effets pléiotropiques quand ils sont exprimés, parce que leur expression précise (s'il y en a une) dépend de la

présence ou de l'absence d'autres gènes, et parce que la contribution à la fitness des effets de leur expression peut varier substantiellement entre les différents stades du cycle de vie, l'inférence suivant laquelle un effet particulier est la contribution principale du gène à la fitness est assez considérable¹. Ainsi le concept de fitness espérée développé dans le chapitre précédent est considérablement plus faible (et plus général) que celui de fitness d'ingénierie de Darwin. En conséquence, du fait qu'elle utilise le concept de fitness réalisée, la doctrine de la théorie synthétique concernant l'adaptation est en quelque sorte plus faible que celle de Darwin. Dans la théorie synthétique, les forces impliquées dans la sélection naturelle proviennent de différences entre les fitness espérées, plutôt que celles d'ingénierie. Du fait que les différences de fitness d'ingénierie constituent, ipso facto, des différences en fitness espérée mais pas l'inverse (cf. note 25), en principe la théorie synthétique laisse place à un plus large spectre d'antécédents causaux susceptibles de conduire à des adaptations. Que les forces plus faibles permises par la théorie synthétique, principalement au niveau génique, jouent vraiment ou non un rôle important

1. Il y a des exceptions bien entendu – par exemple, quand l'effet est une réduction dramatique de la viabilité ou une perte de fonction. Mais même alors, les questions peuvent être compliquées : il en va ainsi, par exemple, dans le cas familier du gène causant l'anémie falciforme, dont la contribution positive à la fitness en situation d'hétérozygotie n'a pas été du tout facile à identifier. Et remarquons que c'est vraiment le *génotype* (homozygote normal, hétérozygote normal et falciforme, homozygote falciforme), non le gène qui est *causalement* pertinent pour la fitness du porteur. Cela soulève des problèmes (dont certains seront mentionnés) qui ont été utilement traités par Wimsatt (1981, en particulier sections 2 et 3), et élégamment développés par Sober et Lewontin (1982). Malheureusement, j'ai lu cet article trop tard pour remodeler le texte de cette section. (Je remercie les professeurs Wimsatt et Sober pour m'avoir envoyé leurs épreuves respectives).

dans la production des adaptations n'est pas une question simple. À ma connaissance, elle n'a pas été abordée directement dans la littérature.

À ce point il sera utile de revoir ce qu'implique d'affirmer qu'un trait est une adaptation. Il y a deux composantes dans cette affirmation :

1. Le trait en question est une solution d'ingénierie optimale – ou au moins relativement meilleure – à un problème réel portant sur (a) la survie de l'organisme ; (b) l'incorporation d'énergie ou d'autres ressources environnementales dans l'organisme ; ou (c) l'incorporation d'énergie ou d'autres ressources de l'organisme et de l'environnement dans des descendants viables. *Tous* les organismes font face à des problèmes dans chacune de ces trois catégories, et ceux qui présentent des solutions relativement meilleures (ou même optimales) à ces problèmes sont ceux qui ont une fitness d'ingénierie plus grande (ou optimale).

2. Les caractéristiques de design qui procurent la haute fitness d'ingénierie du trait ont été produites par sélection naturelle, c'est-à-dire, dans la théorie synthétique, par survie différentielle des organismes qui ont la plus haute fitness espérée.

Un axe important de critique biologique de la théorie synthétique gravite autour d'un déni de la présupposition facile selon laquelle des traits distinctifs d'un organisme avec une haute fitness espérée sont (ou procurent), ipso facto, probablement, des adaptations dans le sens technique décrit ci-dessus. Ce n'est pas une question qui peut être résolue par une analyse conceptuelle ; sa résolution requiert des études de laboratoire et de terrain vastes et difficiles. En particulier, quand les fitness espérées sont attribuées à des gènes, génotypes, ou marqueurs phénotypiques dont

la fonction (s'il y en a une) est inconnue, il est périlleux d'en inférer à la fitness d'ingénierie¹. Il y a un fossé entre la fitness espérée véritable de tels éléments et les unités adéquates d'analyse dans le traitement de l'adaptation. *Ces dernières sont déterminées par des considérations causales et d'ingénierie*. C'est ce fossé qui altère la dérivation de la fitness espérée à partir de la fitness d'ingénierie ; c'est seulement quand les unités d'analyse sont au bon niveau – c'est-à-dire, quand les unités causalement pertinentes sont prises en compte – que les deux propriétés sont étroitement connectées (cf. Sober et Lewontin, 1982 ; Wimsatt, 1981).

Cela me conduit à mon troisième point majeur de cette section. C'est en effet une pratique courante chez les biologistes de supposer que toute propriété distinctive d'un organisme qui est associé à un avantage reproductif (c'est-à-dire une haute fitness espérée) de son porteur est une adaptation dans le sens d'ingénierie. Lorsqu'on comprend combien cette supposition est forte, on reconnaît qu'elle mérite un examen sérieux. En développant ce thème, on jetterait une lumière sur la controverse récente, et à multiples

1. Ce point relève à la fois de la biologie et de la philosophie. Un exemple de l'aspect biologique est donné par Thornhill (1979), p. 365 : « [L']aspect le plus faible [de l'étude examinée] est son incapacité à séparer le concept de fonction évoluée de la notion d'avantage ou de bénéfice [*i.e.*, des contributions à la fitness espérée ou d'ingénierie]... La fonction d'un trait est définie comme l'avantage qui caractérise l'histoire évolutive du trait ; la fonction nous dit comment le trait a contribué à une reproduction plus effective au cours du temps évolutif (élucider la fonction est difficile, cf. [Williams (1966)].) *Parce que fonction et avantage sont utilisés de manière synonyme tout au long de ce livre, les auteurs offrent occasionnellement (et apparemment sans le savoir) des interprétations qui impliquent une sélection de groupe effective* » (je souligne).

facettes, relative à la proportion et à l'importance de traits des organismes qui sont frappants et intéressants et qui pourtant ne sont pas (dans notre sens coûteux) des adaptations. Dans un article polémique, Gould et Lewontin (1979) ont attaqué le « programme adaptationniste » en arguant qu'il est excessivement optimiste de supposer que pratiquement tout trait marquant ou biologiquement significatif d'un organisme est une adaptation, c'est-à-dire, que non seulement il sert une fonction, mais aussi qu'il a été produit par l'action de la sélection naturelle opérant sur des variants de ce trait. En fait, de nombreuses controverses subsidiaires ont porté sur la question de savoir si certaines propriétés biologiquement pertinentes étaient des adaptations dans ce sens. Il y a au niveau génétique une controverse à propos de l'ADN « égoïste » (c'est-à-dire de l'ADN qui n'est d'aucune valeur pour l'organisme, mais qui profite de la machinerie reproductive des organismes) et la poursuite de la controverse concernant les mutations sélectivement neutres dans les gènes codant les enzymes. (Il pourrait encore apparaître que les mutations sélectivement neutres sont requises pour expliquer la régularité d'horloge des changements dans la séquence d'ADN par opposition à l'irrégularité par intermittence des taux de changements morphologiques, la spéciation, etc.) Au niveau des structures morphologiques et des habitudes programmées il y a d'innombrables et subtiles controverses à propos de l'exactitude, du statut épistémique, et des preuves requises pour les « histoires » sélectionnistes à propos de l'origine de propriétés particulières.

Autre problème général : les données paléontologiques qui tendent à montrer que des ensembles entiers de propriétés changent relativement soudainement et relativement rapidement de façon corrélée ; de tels changements se

produisent-ils, en général, via un co-ajustement mutuel, propriété par propriété, ou surviennent-ils via un changement développemental systématique, cela n'est pas clair. Il est particulièrement important de savoir si, à une échelle de temps paléontologique, et pour fournir une analyse appropriée de la présence de (certains) traits majeurs dans les populations survivantes, il convient de prendre en compte les mécanismes macroévolutifs qui compléteraient la sélection naturelle. (Cf. Vrba 1980, pour une revue utile de certains mécanismes controversés en cours d'étude). Cette dernière question est au cœur des débats portant sur l'extrapolation de la macroévolution à partir de ce que nous savons de la microévolution, un sujet que j'aborderai dans un article complémentaire. Dans le débat sur la macroévolution, un autre sujet important est l'effectivité de la sélection de groupe ou d'espèce, c'est-à-dire, la sélection opérant à des niveaux plus hauts que la sélection naturelle classique. La résolution de ces questions, évidemment, requiert bien plus qu'une analyse conceptuelle adéquate de la notion d'adaptation, mais dans tous ces cas, la résolution de la controverse a été entravée par les confusions conceptuelles à propos de l'adaptation que j'ai illustrées.

Mon dernier point a trait à des problèmes qui concernent les unités de sélection. La sélection naturelle classique opère, quelle que soit son efficacité ou son inefficacité, génération après génération via un biais statistique systématique dans le taux de reproduction d'individus phénotypiquement distincts. Cependant on trouve dans la littérature une grande variété d'affirmations selon lesquelles des unités comme les gènes, des complexes de gènes, des organites cellulaires, etc., d'un côté ; et des groupes, populations et espèces, de l'autre, sont des unités de sélection. Je ne vais traiter ici rapidement que l'une d'entre elles.

Comme bien d'autres, Williams (1966, et ailleurs) est enclin au réductionnisme génique. Il maintient que pratiquement tout ce que l'on souhaite dire à propos de la sélection naturelle peut être dit en traitant le gène isolé comme unité de sélection. Sa définition du gène est un peu inhabituelle.

Selon cette définition, comptent comme des gènes tout ce qui dans le génome « est ségrégué et se recombine avec une fréquence appréciable » (1966, p. 24); par exemple, des boucles d'inversion entières dans les chromosomes de certaines drosophiles. (Mais ce tour de passe-passe dans la définition n'est pas un problème fondamental). En particulier, Williams maintient que les processus centraux de sélection naturelle peuvent être représentés en termes d'effet sélectif moyen de chaque gène, pris séparément. Il soutient que, dans des organismes (conspécifiques) différents, un allèle donné a des effets, à la fois à cause de différences génétiques dans les organismes et à cause des complications de l'épigénèse. (Cela signifie que les différences environnementales et développementales peuvent permettre à différentes copies du même allèle d'avoir des effets différents, même quand elles sont dans le même contexte génétique). Néanmoins, Williams soutient que chaque allèle a un effet phénotypique *moyen* qui détermine l'intensité nette du processus sélectif agissant sur lui. En ce qui concerne la théorie génétique de la sélection naturelle, le cœur du problème est la *valeur sélective nette* de chaque gène, pris séparément.

Il y a deux arguments très étroitement apparentés qui montrent qu'un réductionnisme génétique aussi extrême est erroné. Les deux arguments sont fondés sur l'affirmation selon laquelle, dans des circonstances assez communes et spécifiques, la valeur sélective moyenne d'un gène, quand elle est disponible, ne permettrait pas de formuler des

prédictions et des explications évolutionnaires. L'argument le plus élégant, élaboré récemment par Wimsatt (1980, 1981), trouve ses origines dans les controverses entre Fisher et Wright, et entre Dobzhansky et Muller, quoique Wimsatt le développe à partir de certains travaux de Lewontin. Il souligne qu'en de nombreuses circonstances (sans doute typiques), la valeur sélective d'un allèle à chaque génération est une fonction des fréquences alléliques à d'autres locus. S'il en est ainsi, et si le hasard ou des pressions sélectives affectent ces autres locus indépendamment de l'allèle considéré, la valeur sélective de cet allèle changera à chaque génération au fur et à mesure que la distribution de fréquence des allèles aux autres locus changera. Tout système de comptage (*bookkeeping*) qui attribue des fitness ou des valeurs sélectives aux allèles individuels aura à prendre en compte les fréquences alléliques à d'autres locus et ne traitera ainsi qu'en apparence chaque locus indépendamment des autres. Dans la terminologie de Wimsatt, même si on peut dire que la valeur sélective moyenne de l'allèle est déterminée à chaque génération, c'est une valeur « locale » et non « globale » dans l'espace des états génétiques, et ainsi *des extrapolations fondées sur cette valeur sélective n'auront aucune valeur prédictive ou explicative*¹. Dans ma terminologie, la valeur sélective nette d'un gène à

1. Sober et Lewontin (1982) soulignent que les fitness des gènes peuvent être paramétrées de façon à prendre en compte le contexte génétique (et d'autres facteurs d'influence). Ils affirment que bien que de telles méthodes permettent de calculer le changement effectif dans les fréquences géniques à partir d'une information appropriée, les facteurs causalement pertinents générant les forces sélectives sont les *génotypes*, pas les gènes (et semblablement dans d'autres cas), de telle sorte que l'usage des fitness à des fins explicatives *dans les cas pertinents* (l'un d'eux est mentionné en note 20) se fait au niveau génotypique (ou autre niveau approprié), mais pas au niveau génique. Wimsatt (1981) fait une remarque similaire.

chaque génération, comme la fitness réalisée, est une *description* de l'effet en termes de reproduction à *cette génération seulement*, pas une propension objective ou une propriété durable avec une valeur explicative.

Le second argument est fondé sur une prise en compte légèrement plus directe de la façon dont les gènes affectent les phénotypes. Dans la mesure où les phénotypes sont déterminés par des interactions additives entre les gènes, la valeur sélective moyenne d'un gène est déterminée. Dans la mesure où les interactions génétiques sont non-additives (et elles ne sont pas additives dans de nombreux cas, majoritairement mal compris, incluant ceux qui impliquent les interactions dépendantes de la fréquence, les changements dans le planning développemental, et des interactions dites régulatrices), l'effet moyen d'un seul gène est instable et donc mal défini.

Comme le montrent ces arguments parallèles, des hypothèses fortes, profondes, et probablement fausses devraient être vérifiées pour que tout ce que nous souhaitons dire à propos de la sélection naturelle puisse être exprimé, même en principe, dans un traitement fondé sur les effets moyens des gènes et les valeurs sélectives associées des gènes pris séparément. Il y a donc de bonnes raisons de soutenir que, de façon presque certaine, le gène n'est pas l'unité de sélection ultime. Ce résultat (qui peut être généralisé pour couvrir une large classe de réductions prétendues) sape l'idée que nous pouvons travailler à partir de simples gènes pour localiser les catégories phénotypiques « correctes » dans lesquelles il faut décrire les traits des organismes qui ont été directement façonnés par la sélection naturelle. En d'autres termes, l'étude atomistique de gènes isolés et de leurs effets phénotypiques ne révélera pas, en général, quelles caractéristiques des organismes sont des adaptations produites au cours de la sélection naturelle.

La morale générale de cette histoire du problème des unités de sélection n'est pas que le gène n'est *pas* une unité de sélection. (Il en est une). La morale est plutôt qu'il y a des unités de sélection à bien des niveaux hiérarchiques et que nous devons prendre en compte les interactions qui traversent ces niveaux. Le résultat sera un accroissement considérable, mais inévitable, de la complexité de la théorie de l'évolution, car cela signifiera que nous devrons examiner la force des interactions entre les processus sélectifs à divers niveaux (au moins depuis le niveau du gène considéré isolément jusqu'à celui de la sélection d'espèces). Pour ma part, je serai très surpris s'il apparaît (car bien sûr, cela serait possible) que la sélection naturelle classique, opérant entre des organismes phénotypiquement distincts en vertu de leur design, soit le seul type de sélection (ou le type de plus haut niveau) que nous devons prendre en compte pour reconstruire l'histoire de la vie. Mais un examen complet des controverses sur les unités de sélection devra attendre un autre jour.

Références

- AYALA F., Valentine J. (1979), *Evolving*, Menlo Park, Calif., Benjamin Cummings.
- BRANDON R. N. (1978), « Adaptation and evolutionary theory », *Studies in History and Philosophy of Science* 9, 181-206.
- BURIAN R., *On some controversies concerning macroevolution*, (Ms.)
- DARWIN C., (1859), *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, London Murray. [Rprt. Cambridge, MA, Harvard Univ. Press, 1964.]
- DAWSON P. S. (1969), « A conflict between Darwinian fitness and population fitness in *Tribolium* « competition » experiments », *Genetics* 62, 413-19.
- DOBZHANSKY T., (1951), *Genetics and The Origin of Species*, 3^e ed. New York, Columbia University Press.

- DOBZHANSKY T., (1970), *Genetics of the Evolutionary Process*, New York, Columbia University Press.
- GOULD S. J. (1971), « Darwin's retreat », [Review of P. J. Vorzimmer, *Charles Darwin : The Years of Controversy*]. *Science* 172, 677-8.
- GOULD S. J. (1980), « Is a new and general theory of evolution emerging? », *Paleobiology* 69, 119-30.
- GOULD S. J. (1981), « But not Wright enough : reply to Orzack », *Paleobiology* 7, 131-134.
- GOULD S. J., LEWONTIN R. C. (1979), « The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm : a critique of the adaptationist programme », *Proc. Roy. Soc. (Lond. B)* 205, 581-98.
- GOULD S. J., VRBA E. S. (1982), « Exaptation – a missing term in the science of form », *Paleobiology* 8, 4-15.
- LEWONTIN R. C. (1974), *The Genetic Basis of Evolutionary Change*, New York, Columbia University Press.
- MAYR E., PROVINCE W. B. (eds.) (1980), *The Evolutionary Synthesis : Perspectives on the Unification of Biology*, Cambridge, MA, Harvard Univ. Press.
- MILLS S., BEATTY J. (1979), « The propensity interpretation of fitness », *Philosophy of Science* 46, 2b3-86.
- ORZACK S. H. (1981), « The modern synthesis is partly Wright », *Paleobiology* 7, 12831.
- OSPOVAT D. (1981), *The Development of Darwin's Theory*, Cambridge, Cambridge University Press.
- PROUT T. (1969), « The estimation of fitness from population data », *Genetics* 63, 949-67.
- PROUT T. (1971), « The relation between fitness components and population prediction in *Drosophila*. I and II. », *Genetics* 68, 127-49; 151-67.
- ROSENBERG A. (1982), « On the propensity interpretation of fitness », *Philosophy of Science* 49, 268-273.
- ROSENBERG A. (1983), « Fitness », *Journal of Philosophy* 80, 457-473.

- RUSE M. (1973), *The Philosophy of Biology*, London, Hutchinson Univ. Library.
- SCRIVEN M. (1959), « Explanation and prediction in evolutionary theory », *Science* 130, 477-82.
- SIMPSON G. G. (1949), *The Meaning of Evolution*, New Haven, Yale University Press.
- SOBER E., LEWONTIN R. C. (1982), « Artifact, cause, and genic selection », *Philosophy of Science* 49, 157-80.
- THORNHILL R. 1979. [Review] : *Insect Behavior*, by R. W. Matthews and J. R. Matthews, *Q. Rev. Biol.* 54, 365-366.
- VRBA E. (1980), « Evolution, species and fossils. How does life evolve? », *South Afr. J. Sci.* 76, 61-84.
- WILLIAMS G. C. (1966), *Adaptation and Natural Selection*, Princeton, Princeton Univ. Press.
- WILLIAMS M. (1973), « The Logical Status of the Theory of Natural Selection and Other Evolutionary Controversies », in M. Bunge (ed.), *The Methodological Unity of Science*, Dordrecht, Reidel, p. 84-102.
- WIMSATT W. (1980), « Reductionistic Research Strategies and Their Biases in the Units of Selection Controversy », in T. Nickles (ed.), *Scientific Discovery : Case Studies*, Dordrecht, Reidel, p. 213-259.
- WIMSATT W. (1981), « The Units of Selection and the Structure of the Multi-level Genome », *PSA* 1980, vol. 2, ed. P. Asquith, R. Giere, p. 122-83, East Lansing, Mich. : Philosophy of Science, Association.

Epreuves