

Traduire la notion de fitness en français

Jean Sébastien Bolduc*

RESUME. À travers cet essai, je m'efforce de répondre à deux questions inextricablement liées dans la pratique des sciences biologiques en milieu francophone. Dans un premier temps, je soulève la question de la légitimité et de l'utilité de la traduction en français de certains termes scientifiques ou techniques. En d'autres mots, est-ce qu'il est possible de justifier, autrement qu'avec des motifs éthiques ou politiques, la décision de traduire un terme scientifique, quel qu'il soit ? En utilisant une perspective épistémologique, je montre qu'une justification de nature scientifique –fondée sur la notion d'efficacité– est envisageable, mais demeure hypothétique dans l'attente de certaines vérifications empiriques. De plus, si la traduction d'un terme contribue à une meilleure efficacité de la science, c'est dans le seul domaine de l'enseignement que cela peut éventuellement être apprécié. Dans un deuxième temps, et considérant qu'il existe effectivement un motif pédagogique de traduire *fitness*, je m'intéresse au choix d'une traduction française appropriée. Quel terme ou quelle expression devrait être privilégié ? Ici, je défends la thèse que *fitness* devrait être traduit non pas par une expression, mais par deux. Afin de montrer l'intérêt et la pertinence de cette suggestion, j'utilise deux arguments convergents. Dans l'argument épistémologique, je montre que depuis R. A. Fisher, les naturalistes et les biologistes utilisent deux concepts de fitness. Dans l'argument philosophique, je montre que fitness entre dans la construction et la validation de deux classes distinctes de faits empiriques.

Mots clefs : fitness ; valeur sélective ; aptitude phénotypique ; biologie évolutive ; traduction

ABSTRACT. Through this essay, I proceed to answer two questions that are inextricably linked in the French-speaking practice of biology. Firstly, I raise the question of the utility and the legitimacy of translating some scientific or technical terms in French. In other words, and aside from using any ethical or political motives, is it possible to justify the decision to translate a scientific term? Using an epistemological approach, I show that this decision could possibly be grounded scientifically. This, of course, is a hypothetical claim that requires empirically testing the effects of translated and un-translated terms in the context of teaching. Secondly, and assuming there are indeed pedagogical grounds for translating the term 'fitness', I ask what would be the proper French translation. Said otherwise, what term or what expression should be elected? Here, I suggest 'fitness' is translated in French using two distinct expressions. In order to defend this thesis, I propose two converging lines of reasoning. In the epistemological argument, I show that the "two translation solution" is relevant since naturalists and biologists have been using two fitness concepts since R. A. Fisher's work. In the philosophical argument, I show that fitness is used to construct two separated classes of empirical phenomena.

Keywords : fitness ; selective value ; adaptive value ; evolutionary biology, translation

Nul doute que la notion de *fitness* est l'une des pièces maîtresses de la biologie évolutive du 20^e siècle. Qu'elle soit évoquée pour qualifier un changement dans la fréquence d'une entité (génotype, mais aussi allèle ou trait phénotypique), ou pour inscrire l'opération possible de la sélection naturelle dans un formalisme mathématique, la notion intervient dès qu'il est désirable de saisir le succès différentiel des formes vivantes effectivement observées.

Néanmoins, et c'est ici l'expression d'une caractéristique importante des sciences biologiques, un terme tel que *fitness* possède une définition équivoque : non seulement la notion s'inscrit sous la forme d'un paramètre à l'intérieur de cadres théoriques disjoints (la dynamique des populations et la théorie évolutive des jeux, par exemple), mais elle permet également de dénoter un ensemble hétérogène de faits empiriques, d'estimations et de mesures opérées sur les effectifs d'une population. Si cette

* UMR CNRS 5558 Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Université Claude Bernard Lyon 1; UMR CNRS 8590 Institut d'Histoire et de Philosophie des Sciences et des Techniques, Université Panthéon Sorbonne Paris 1.

équivocité du terme est dans une large mesure dissipée par le contexte épistémologique des pratiques scientifiques dans lesquelles il est mobilisé, elle demeure intacte en regard des ontologies du vivant que commentent et développent les philosophes. Il faut dire que la caractérisation de la notion de *fitness* est en quelque sorte otage de débats concernant la nature du processus de sélection naturelle (un résultat statistique, une force, un mécanisme, etc.), des unités d'évolution et des individus biologiques, qui ont animé la philosophie des sciences anglo-américaine depuis au moins trente ans.

En regard des différentes acceptions de la notion de *fitness*, il semble légitime de s'interroger sur la possibilité et la pertinence de traduire le terme en langue française. En fait, la question n'est pas ici de savoir si des termes ou expressions peuvent effectivement être substitués à *fitness* dans la langue française, mais plutôt de prendre la mesure de ce qu'une éventuelle traduction conserve, supprime et ajoute parmi les éléments conceptuels associés au terme dans sa langue anglaise d'origine. Quelle qu'en soit la conclusion, une telle évaluation ne manque pas de soulever à son tour des interrogations : quel degré de fidélité à la langue originale est nécessaire pour que la traduction du terme soit jugée pertinente ? A moins que la pertinence d'une traduction relève de critères autres que la seule fidélité aux éléments conceptuels (sémantiques) originaux ?

Le terme *fitness* possède déjà des traductions dans la langue française. Il ne s'agit donc pas ici de faire œuvre d'originalité, ou de soulever la question des conditions de possibilité de telles traductions. Plutôt, nous entendons nous saisir de la proposition de traduction qui semble aujourd'hui s'imposer, « valeur sélective », pour en évaluer la pertinence dans le contexte de l'enseignement de la biologie évolutive. Cette analyse sera effectuée en quatre étapes. D'abord, et afin de mettre en évidence la pertinence de la traduction de la notion de *fitness*, nous procéderons à un examen général du rôle de la traduction de termes techniques dans la formation et la recherche scientifiques. Dirigée par des considérations pragmatiques, cette analyse ne résultera pas en un argument très convaincant en faveur de la démarche de traduction. C'est plutôt à travers la comparaison des usages de *fitness* en anglais et des usages de sa traduction « valeur sélective » qu'apparaîtra l'importance de la démarche. Pour établir la comparaison, et ainsi parvenir à notre conclusion, nous nous intéresserons (Section 2) à l'une des définitions établies pour le concept de valeur sélective, et nous analyserons les éléments conceptuels véhiculés par celle-ci. Ensuite, et après un bref survol de l'histoire du terme anglais dans le courant naturaliste, nous montrerons que la notion de *fitness* introduite dans la langue française se démarque considérablement de la notion en langue originale. Plus précisément, nous soulignerons le fait que l'expression « valeur sélective » représente un gain significatif en termes de clarté. Dans la Section 4, nous tenterons d'exposer pourquoi et comment l'introduction de cette expression s'accompagne d'une contrepartie importante. La solution que nous proposons afin de rendre négligeable le coût de cette contrepartie consiste à introduire une seconde traduction du terme *fitness*, en tout point complémentaire à la première. Epaulant le caractère strictement opérationnel de « valeur sélective », cette définition pourrait, à terme, permettre de réintroduire la composante heuristique indispensable à l'enseignement et à la pratique de la biologie évolutive en milieu francophone.

NOTIONS SCIENTIFIQUES ET TRADUCTION DE NOTIONS SCIENTIFIQUES.

La question d'une traduction en français du terme *fitness* n'a été projetée que récemment sur la scène publique. La manifestation la plus évidente d'une éventuelle difficulté de traduction s'exprime dans le chapitre introductif de l'ouvrage *Biologie évolutive*¹. A plusieurs égards, cette manifestation s'inscrit dans un contexte exceptionnel. D'abord, le travail collectif de *Biologie évolutive* transpose dans la langue française l'état des lieux des connaissances scientifiques sur le sujet. Ensuite, l'ouvrage montre que s'il existe un consensus au sujet de la meilleure traduction de *fitness*, ce dernier ne fait aucunement l'unanimité. Pour l'épistémologue, la démarche éditoriale de résolution du désaccord², tout comme les éléments politiques qui n'ont pas manqué de l'alimenter, ne présentent pas autant d'intérêt que l'analyse de ce qui distingue les différentes propositions de traduction. Finalement,

¹ En témoigne ce court passage de l'avant-propos : « La traduction de « fitness » a été parfois délicate. La traduction admise par la communauté est « valeur sélective ». Certaines personnes ont proposé récemment une autre traduction (aptitude phénotypique), sans que la justification, dans l'usage qui en est fait, apparaisse clairement. Mais le lecteur en jugera par lui-même, puisque l'homogénéisation de la terminologie n'a pu s'étendre, pour ce terme, aux chapitres 11 et 12, malgré la volonté de l'équipe éditoriale. » F. Thomas, T. Lefèvre et M. Raymond, *Biologie évolutive*, Bruxelles, De Boeck, 2010, p. xvii.

² Communication personnelle avec les éditeurs.

l'ouvrage, à travers le public auquel il s'adresse, contribue à mettre en évidence l'importance du soin apporté aux choix de traductions en français de termes scientifiques et/ou techniques.

Dans un essai portant sur la traduction d'un terme scientifique, la première question qui s'impose est celle de la justification de ce type d'entreprise. Pourquoi traduire un terme d'un langage à un autre ? Bien que des motivations de registre moral (faciliter l'accès à la connaissance pour certaines communautés), culturel (participer à la modernisation d'une langue) et politique (renforcer l'identité culturelle/nationale) puissent être évoquées, nous nous intéressons ici à un motif plus directement en lien avec la science et la transmission de la connaissance : l'efficacité. Il ne s'agit pas ici de supposer l'efficacité comme étant l'une des valeurs fondamentales de la pratique et de l'enseignement de la science. Plutôt, nous évoquons la notion d'efficacité afin d'inscrire la question de la traduction de termes particuliers dans un registre pragmatique. Au moins trois considérations permettent d'interroger les relations qu'entretiennent efficacité et traduction.

La théorie de l'information nous servira à établir un important premier constat. Ainsi, dans le contexte d'une discussion dans laquelle s'insère le terme traduit ou à traduire, considérons de façon analogue les échanges entre deux protagonistes comme un canal de transmission d'information. Tout canal possédant une capacité finie de transmettre de l'information, il s'ensuit que les séquences d'information transmises à travers celui-ci sont toutes sujettes à un compromis entre le taux de transmission et la fidélité de l'information³. Plus le transfert est rapide et moins l'information qui parvient au receveur est identique à celle initialement émise, c'est-à-dire moins elle est fidèle. À l'inverse, plus le taux de transmission est faible –dans la mesure où l'exploitation du canal tend vers le maximum de sa capacité–, et plus l'information reçue sera fidèle à la séquence émise. Il s'agit maintenant de comprendre comment la traduction d'un terme impacte le taux de transmission et la fidélité de l'information transmise, en ne perdant pas de vue que la théorie appréhende l'information comme un code dépourvu de signification⁴.

L'analogie introduite plus haut présente un certain intérêt pour la question. Supposons que l'un des deux interlocuteurs prononce la phrase : « la population x possède une *fitness* supérieure à la population y ». Comment, dans ce contexte particulier, la substitution du terme *fitness* par l'expression « valeur sélective » modifie-t-elle le compromis entre le taux de transmission et la fidélité établi dans la transmission initiale de la phrase ? De façon très marginale, semble-t-il. Certes, la substitution d'un terme de 7 signes par une expression qui en comporte 16 allonge la séquence transmise d'un locuteur à l'autre. En toute logique, la phrase « la population x a une valeur sélective supérieure à la population y » devrait être transmise moins fidèlement que son équivalent, pour un même taux de transmission et dans le cas où la capacité de transmission du canal est exploitée à son maximum. Mais dans la mesure où cette phrase participe d'une séquence d'information plus importante –nous pouvons imaginer un cours ou une conférence–, il est fort probable que la substitution de *fitness* par « valeur sélective » ait un impact négligeable sur le taux et la fidélité de transmission de l'ensemble de l'information. En regard de la théorie de l'information, de l'interprétation de l'efficacité de la communication qu'elle permet, l'usage de la traduction d'un terme serait sans effet.

Néanmoins, la possibilité qu'un terme non traduit altère négativement l'efficacité de la communication ne peut être écartée à ce stade de l'analyse. En effet, si la traduction ne semble pas influencer les propriétés de la séquence d'information dans laquelle elle intervient, il ne peut être exclu qu'elle en altère le contenu pour le receveur. Comme plusieurs l'ont clairement soulignée, cette éventualité déborde du cadre de la théorie de l'information⁵. La question du contenu ne peut donc être abordée qu'en adoptant une perspective distincte. Bien que nous n'exploitions pas l'essentiel de ses subtilités, la théorie de la représentation proposée et développée par Ruth Millikan peut ici apporter quelque lumière⁶. De façon schématique, Millikan suggère qu'une théorie du sens ne peut se satisfaire des seules conditions de production d'une représentation pour appréhender le référent qui la sous-tend. En d'autres termes, nous ne pouvons limiter notre analyse d'une séquence d'information aux contenus

³ S. Verdu, "Fifty years of Shannon theory", *Information Theory, IEEE Transactions on*, 1998, 44: 6, 2057-2078.

⁴ C. E. Shannon, "A mathematical theory of communication", *The Bell System Technical Journal*, 1948, 27: 3-4, 379-423; 623-656.

⁵ W. F. Harms, "The Use of Information Theory in Epistemology", *Philosophy of Science*, 1998, 65: 3, 472-501.

⁶ R. G. Millikan, *Language - a biological model*, Oxford, Clarendon Press - Oxford University Press, 2005, pp. 166-186.

lexical et sémantique tels qu'ils sont engendrés par l'émetteur. Pour apprécier le succès d'une communication –ou, selon la problématique de Millikan, pour circonscrire adéquatement le référent des représentations impliquées– il importe de tenir compte à la fois de la production et de la réception/consommation de la séquence d'information.

Plus précisément, c'est le fait que le producteur/émetteur et le consommateur/récepteur partagent certaines associations de référents et de représentations qui est garant du succès de la communication. Selon cette approche de la question, il est indispensable d'apprécier l'usage du terme en langue originale (ou de sa traduction) à l'intérieur de leur « système de représentation » respectif. Mais à elle seule, la description d'un cadre représentationnel ne suggère aucun critère empirique pour évaluer le succès ou l'échec de la communication, quelle que soit la langue de discours. De nouveau, la théorie de la représentation de Millikan nous présente avec une solution simple et efficace : pour attester du succès d'une communication, il importe de mettre en évidence le fait que la représentation consommée/reçue engendre un effet, corrélé sous un certain rapport, avec la représentation initialement produite/émise.

Pour identifier un tel effet, il s'avère utile de considérer la communication –l'émission de la séquence d'information– comme accomplissant une fonction. Plus précisément, l'information sert une fonction dans le contexte de communication où elle est générée. C'est en observant les effets corrélés à la consommation/réception d'une représentation qu'il devient possible d'évaluer la réalisation (ou le degré de réalisation) de la fonction envisagée au départ par le producteur/émetteur. Les fonctions du discours et de la communication peuvent être nombreuses mais, dans le registre de l'enseignement, les représentations produites par le professeur ont comme principales fonctions de faire accomplir une tâche à l'étudiant et de lui faire acquérir certaines connaissances. Le succès (ou l'échec) de l'étudiant dans la réalisation d'une tâche, ou dans la réussite d'un contrôle de ses connaissances, sont donc des effets au moins partiellement corrélés au contenu représentationnel lié à la séquence d'information produite/émise par le professeur dans le cadre de la fonction envisagée au départ.

Ainsi, la question à laquelle il nous faut maintenant répondre est la suivante : dans quelle mesure l'usage ou non de la traduction d'un terme scientifique influence l'efficacité de la transmission d'un contenu sémantique, l'efficacité étant ici évaluée à travers la réalisation d'une fonction particulière définie avant même l'initiation de la communication ? Pour demeurer à l'intérieur du cadre suggéré par Millikan, il importe de garder à l'esprit que l'effet considéré dans l'évaluation du succès de la communication n'est pas corrélé au référent (à la séquence d'information), mais plutôt à la représentation qui lui est associée. Or, si nous considérons qu'une représentation R peut être associée à plusieurs référents, et notamment à des référents appartenant à des langues distinctes, il s'ensuit que différentes associations de référents à la représentation R sont susceptibles d'un succès équivalent. Il ne semble donc pas que l'efficacité de la transmission d'un contenu sémantique soit directement influencée par l'usage d'un terme en langue originale ou de sa traduction. Ce qui importe est plutôt l'adoption d'un système de représentation commun au professeur et à ses étudiants.

Pour autant, il n'est pas encore certain que l'adoption ou non d'un terme traduit soit sans lien avec la question de l'efficacité, notamment en enseignement. Une troisième et dernière considération des relations qu'entretiennent efficacité et traduction doit être abordée. Elle est complémentaire à la question du succès de la transmission d'un contenu sémantique, et concerne plus directement le système de représentation commun au producteur/émetteur et au consommateur/récepteur. Plus haut, nous avons montré que, pour peu que le professeur (l'émetteur) et l'étudiant (le récepteur) partagent les mêmes définitions/conventions (un système de représentation), la réussite ou l'échec de l'étudiant est au moins en partie un reflet de la qualité de l'enseignement (du succès ou de l'efficacité de la communication telle qu'appréciée en regard de la fonction définie au départ). Mais cette lecture de l'efficacité postule le partage d'un système de représentation au moment effectif de la communication. Il laisse en plan la constitution même de ce cadre représentationnel, tout comme l'acquisition des concepts qui le fondent. Or, il ne peut être garanti que l'usage de certains termes ou expressions, participant à des représentations de la vie quotidienne ou encore issus d'autres langues, interfère avec l'acquisition de concepts scientifiques. La notion d'obstacle épistémologique trouve ici l'une de ses

manifestations les plus saillantes⁷. Il suffit de songer aux concepts/expressions « spin d'électron », « vent solaire », « programme génétique » ou « mort cellulaire programmée » pour entrevoir comment peut être affecté l'efficacité de l'apprentissage.

Le terme *fitness* renvoie lui-même à un terme utilisé dans le langage ordinaire pour désigner une activité de maintien ou d'amélioration de la condition physique. Il paraît vraisemblable que cette signification parasite l'acquisition des rudiments de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. Pour étayer cette hypothèse, il convient de nous intéresser un instant à la formule *Survival of the fittest*, ou « survie du plus apte », à travers laquelle sont généralement introduites les connaissances en lien avec l'évolution. Dans la mesure où le terme *fitness* est celui utilisé par l'enseignant, la « survie du plus apte » est nécessairement explicitée comme étant « la survie de l'entité ayant la *fitness* la plus élevée ». Pour peu qu'elle soit présentée et comprise de façon adéquate, la formule n'est pas problématique en elle-même. Néanmoins, une difficulté peut éventuellement survenir si la notion de *fitness* d'une entité ou d'un organisme demeure trop étroitement associée à la conception du langage ordinaire. En effet, et bien que les organismes dans une meilleure condition physique (plus grande taille, force, agilité, endurance, etc.) que leurs semblables jouissent effectivement, dans certains contextes, d'une plus grande *fitness*, cette conception analogique caricature la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. D'abord, elle subordonne « l'opération » de la sélection naturelle à un critère flou (qu'est-ce que la bonne condition physique pour une espèce particulière et dans un contexte déterminé, comment est-elle quantifiée ?), voire tout bonnement subjectif. Ensuite, non seulement elle tend à négliger les deux composantes fondamentales du concept scientifique de *fitness* que sont la survie et le succès reproducteur, mais encore, elle semble suggérer que ces deux composantes sont des manifestations similaires, voire équivalentes, de la condition physique. Or, il apparaît que chez certains modèles biologiques, dans un contexte environnemental particulier et pour une condition physique spécifiée (le terme d'usage est performance), la survie et le succès reproducteur sont négativement corrélés. En d'autres mots, pour un critère et une valeur donnés de la condition physique/performance, une classe d'individus affiche un succès reproducteur élevé et un taux de survie annuel médiocre, alors qu'une seconde classe montrera un succès reproducteur inférieur et un taux de survie plus élevé⁸. L'analogie entre le terme du langage ordinaire et le concept évolutionnaire ne s'avère donc pas seulement imprécise. Elle peut également être trompeuse pour la compréhension de travaux contemporains.

Est-ce pour autant la confirmation que la non-traduction du concept scientifique de *fitness* contribue négativement à l'efficacité de l'apprentissage de la biologie évolutionnaire ? Bien qu'elle soit plausible et séduisante, cette hypothèse n'est à l'heure actuelle aucunement vérifiée empiriquement. C'est possiblement sur le seul territoire de la neurolinguistique qu'une défense pragmatique de la traduction d'un terme scientifique comme *fitness* peut-être organisée. Dans le cas contraire, seuls des éléments idéologiques –morales ou politiques– semblent pouvoir être évoqués.

VALEUR SELECTIVE COMME TRADUCTION DE FITNESS

Ainsi que nous l'avons mentionné en introduction, le vocable « valeur sélective » est la traduction qui est en passe de s'imposer dans le monde francophone. Comme nous le constaterons dans les sections suivantes, cette option ne va pas sans une difficulté de taille. Mais pour l'heure, il convient avant tout de nous attarder à la formule « valeur sélective » et à la définition qui lui est associée. Cela nous permettra, dans un deuxième moment, de faire ressortir les principaux éléments conceptuels qui lui sont associés.

L'expression « valeur sélective » est en elle-même considérablement informative. D'abord, le nom « valeur » invite à considérer la propriété en question comme étant la « mesure d'une grandeur, d'une

⁷ G. Bachelard, *La formation de l'esprit scientifique : contribution à une psychanalyse de la connaissance objective*, Paris, J. Vrin, 1999 [1938].

⁸ Par exemple, un lézard plus performant (défendant un domaine vital plus grand) a de plus grandes chances de se reproduire, mais tend à contracter davantage de parasites et à croître plus lentement H. B. John-Adler, R. M. Cox, G. J. Haenel et L. C. Smith, "Hormones, performance and fitness: natural history and endocrine experiments on a lizard (*Sceloporus undulatus*)", *Integrative and Comparative Biology*, 2009, 49: 4, 393-407.

quantité variable »⁹. Ensuite, l'adjectif « sélective » précise le type de la propriété en question : « qui est fondée sur une sélection ; qui opère ou qui est propre à opérer une sélection qui ne concerne ou ne retient que certains éléments à l'exclusion des autres. »¹⁰. Prise dans son ensemble, la formule suggère que nous sommes en présence d'une grandeur variable dont la magnitude particulière est soit la conséquence d'une sélection, soit un critère de tri de certains éléments. Pour lever cette possible ambiguïté, il est nécessaire de nous tourner vers une définition technique de la notion. Celle qui est produite dans le glossaire de *Biologie évolutive* constitue un point de départ opportun :

Valeur sélective. Espérance de la contribution relative aux générations ultérieures d'une classe (allèle, génotype, classe phénotypique d'individus). Elle est estimée, suivant les situations, par une ou plusieurs composantes (survie, fertilité, nombre de descendants à la génération suivante, etc.) associées à la classe considérée (*fitness* en anglais).¹¹

L'énoncé étant à la fois compact et technique, il convient d'en expliciter plusieurs composantes. Premièrement, pour comprendre la signification de « l'espérance de la contribution aux générations ultérieures » il importe de se référer à la théorie des probabilités. Dans ce cadre, l'espérance mathématique (*expected value*) d'une variable aléatoire est la moyenne pondérée des valeurs possibles que peut prendre cette variable aléatoire. Pour le formuler en des termes plus près de l'histoire naturelle, l'espérance de laisser des descendants dans les générations suivantes est la moyenne des nombres possibles de descendants laissés, ces nombres étant chacun pondérés par leur probabilité de réalisation¹². Par ailleurs, cette composante mathématique situe d'emblée la définition de valeur sélective dans un registre opérationnel. En effet, la notion n'a d'autre objet que de participer à la description d'une situation effective (un organisme particulier a effectivement cette espérance de laisser des descendants) ou possible (toutes choses étant égales par ailleurs, l'organisme aurait cette espérance). Le lecteur intéressé par cette composante particulière –à la nature dispositionnelle et/ou probabiliste de cette propriété qu'est la valeur sélective– pourra utilement s'intéresser au débat qui a marqué la littérature anglo-américaine depuis la fin des années 1970¹³.

Deuxièmement, la composante « contribution relative d'une classe » apporte deux précisions essentielles. D'abord, la contribution en nombre de descendants est celle d'une classe d'organismes, et non pas celle d'organismes particuliers. Cette distinction est d'importance car elle précise encore le caractère opérationnel de la définition. Ainsi, non seulement la valeur sélective n'est pas une propriété des organismes individuels mais, encore, elle ne peut être considérée comme la propriété d'une espèce (que « espèce » soit entendu en termes d'espèce naturelle (*natural kind*) ou en terme d'individu¹⁴). En tant qu'il s'agit de la propriété d'une classe d'organismes, une valeur sélective particulière est une quantité qui concerne les seuls membres de cette classe, quels que soient les critères d'appartenance utilisés par le biologiste. Il va de soi que ces critères peuvent être très diversifiés. Par exemple, la définition ci-dessus nous invite à considérer qu'un allèle, un génotype ou un trait phénotypique sont autant d'éléments permettant de définir une classe. Le nombre de membres considéré, tout comme les autres caractéristiques que ceux-ci possèdent, n'importent que dans le contexte de certains travaux. Ensuite, le fait qu'il s'agisse d'une « contribution relative » indique que la notion de valeur sélective implique nécessairement la distinction d'une seconde classe. En effet, la « contribution d'une classe »

⁹ « Valeur » in Portail lexical du Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales (CNRTL), Laboratoire d'Analyse et Traitement Informatique de la Langue Française (ATILF) –UMR CNRS/Université 7118, Université Nancy 2. Lien : <http://www.cnrtl.fr/portail/>.

¹⁰ « Sélectif, -ive », *ibid.*

¹¹ Thomas, Lefèvre et Raymond, p. 808.

¹² Pour prendre un exemple simple : un organisme peut laisser 1, 2 ou 3 descendants. La probabilité qu'il laisse 1 descendant est de 0,5, de laisser 2 descendants de 0,3 et de laisser 3 descendants est de 0,2. L'espérance de la contribution de cet organisme sera d'engendrer 1,7 descendants.

¹³ Pour un aperçu de cet important débat, consulter : S. K. Mills et J. H. Beatty, "The Propensity Interpretation of Fitness", *Philosophy of Science*, 1979, 46: 2, 263-286, R. N. Brandon, "A Structural Description of Evolutionary Theory", *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1980, 1980, 427-439, R. E. Michod, "On fitness and adaptedness and their role in evolutionary explanation", *Journal of the History of Biology*, 1986, 19: 2, 289-302, H. Byerly et R. Michod, "Fitness and evolutionary explanation", *Biology and Philosophy*, 1991, 6: 1, 1-22, F. Bouchard et A. Rosenberg, "Fitness, Probability and the Principles of Natural Selection", *British Journal for the Philosophy of Science*, 2004, 55: 4, 693-712, C. B. Krimbas, "On fitness", *Biology and Philosophy*, 2004, 19: 2, 185-203, et A. Ariew et Z. Ernst, "What Fitness Can't Be", *Erkenntnis*, 2009, 71: 3, 289-301.

¹⁴ E. Sober, "Evolution, Population Thinking, and Essentialism", *Philosophy of Science*, 1980, 47: 3, 350-383.

dont il est question dans la définition n'est pas une contribution absolue, mais bien la contribution par rapport à celle d'au moins une autre classe de même rang. Aussi, la valeur sélective de X est-elle appréciée en regard du nombre (moyenne pondérée) des descendants de la classe X et du nombre (moyenne pondérée) des descendants de la classe Y. Au sens de la définition que nous analysons, la notion de valeur sélective a donc pour fonction de décrire et de comparer certaines entités, en l'occurrence des classes d'entités biologiques¹⁵.

Troisièmement, la composante « elle [l'espérance de la contribution] est estimée » apporte une précision supplémentaire quant au caractère opératoire de la notion. La quantité « valeur sélective » n'est pas seulement une moyenne pondérée –une forme de généralisation des cas particuliers–, elle est aussi le résultat d'un échantillonnage : tous les membres de la classe d'intérêt ne sont pas nécessairement pris en compte dans la construction de la valeur. La qualité de l'estimation de la valeur sélective dépendra évidemment de la taille de l'échantillon (le nombre de membres) considéré mais, aussi, du fait que la procédure d'échantillonnage elle-même interfère minimalement avec l'ensemble du processus d'évaluation de la valeur sélective. Plus précisément, et dans le contexte où la classe est définie sur une base phénotypique, le biologiste ne peut négliger la possibilité que sa méthode d'échantillonnage ait un impact sur la ou les composantes mesurées (la survie, la fertilité, le nombre de descendants à la génération suivante, etc.), ou encore sur la distinction des classes définies initialement¹⁶.

Finalement, et ce point permet d'entrevoir l'important flottement qui entoure la définition en langue anglaise¹⁷, la valeur sélective peut être estimée à l'aide de plusieurs caractéristiques différentes de la classe. Comme le stipule la définition ci-dessus, la valeur peut être quantifiée en utilisant la survie (le nombre d'individus qui franchissent un « seuil » défini par le biologiste : une saison de reproduction, une année entière ; plus rarement la longévité des individus), la fertilité (le nombre d'œufs pondus, ou fécondés par exemple), le nombre de descendants à la génération suivante, et nous pouvons encore ajouter l'accroissement des effectifs d'une population. Toutes ces quantités sont liées plus ou moins directement à la propriété « valeur sélective » de la classe considérée, et elle présente chacune des avantages et des inconvénients, aussi bien d'un point de vue pratique que théorique. Pour les besoins de la présente analyse, il n'est pas nécessaire de nous attarder aux différentes conditions selon lesquelles ces quantités devraient être évoquées. Il importe néanmoins de souligner que cette diversité oppose un obstacle majeur à une conception générale et unifiée de la valeur sélective, comme certains l'ont justement diagnostiqué¹⁸.

Pour clore l'analyse de cette section, il convient de nous attarder un instant à l'ensemble des éléments conceptuels que mobilise cette définition de valeur sélective. Cinq questions peuvent utilement être formulées pour établir ce portrait complémentaire de la définition de *Biologie évolutive*. 1° Quelle sorte de chose est la valeur sélective ? La valeur sélective est l'une des propriétés de certaines classes d'objets, en l'occurrence des objets qui, de façon très sommaire, permettent de dénombrer le vivant. Plus précisément, une valeur sélective particulière ne peut pas être l'une des propriétés essentielles d'un type, comme celui d'espèce. Cela signifierait que toutes les instances d'un type partagent la même valeur sélective, ce qui est manifestement faux pour la plupart des eucaryotes. Même si la valeur sélective était inscrite dans un tel registre, le biologiste ne serait pas moins confronté à la nécessité d'opérer des distinctions au sein même du type (distinguer des populations, des génotypes, des phénotypes, etc.) : ces distinctions constituent l'un des fondements de la théorie de l'évolution. Défini dans le registre épistémologique, le concept de classe permet au biologiste de

¹⁵ Pour une discussion des usages de « valeur sélective absolue » et « valeur sélective relative », voir H. A. Orr, "Fitness and its role in evolutionary genetics", *Nat Rev Genet*, 2009, 10: 8, 531-539.

¹⁶ L'influence, sur le comportement du diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), de la couleur des bagues utilisées pour identifier des individus maintenus en captivité constitue un exemple classique de biais engendré par les méthodes d'observation et d'échantillonnage (N. Burley, G. Krantzberg et P. Radman, "Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches", *Animal Behaviour*, 1982, 30: 2, 444-455, E. C. Pariser, M. M. Mariette et S. C. Griffith, "Artificial ornaments manipulate intrinsic male quality in wild-caught zebra finches (*Taeniopygia guttata*)", *Behavioral Ecology*, 2010, 21: 2, 264-269.) Dans ce cas précis, il y a une difficulté au niveau de la définition des classes.

¹⁷ Pour une excellente introduction sur le sujet, voir : J. A. Endler, *Natural Selection in the Wild*, Princeton, NJ, Princeton University Press, 1986, pp. 3-51.

¹⁸ A. Ariew et R. C. Lewontin, "The Confusions of Fitness", *British Journal for the Philosophy of Science*, 2004, 55, 347-363, et Ariew et Ernst, 2009.

grouper ou de répartir des objets (allèles, génotypes, etc.) selon des critères empiriques (le lieu géographique, la présence d'une mutation, une différence phénotypique, etc.). 2° Quelles sont les classes pour lesquelles la propriété est pertinente, ou encore quels sont les objets qui peuvent utilement être dénombrés dans le cadre de la biologie évolutive ? La définition fait appel à des objets discrets et cite en exemple les allèles, les génotypes, les classes phénotypiques. Ces solutions seront diversement satisfaisantes, dépendamment du type d'organisme considéré¹⁹. 3° Comment la propriété de valeur sélective se manifeste-t-elle ? D'abord, sous la forme d'une représentation particulière de la classe dans les générations subséquentes. Plus précisément, la valeur sélective nous dit quelque chose sur la variation des effectifs d'une classe selon un pas de temps généralement défini comme le temps de génération. Ensuite, la valeur sélective d'une classe ne peut être manifeste qu'à travers la mise en relation de cette classe avec une autre, identique en tout point à la première sauf en ce qui concerne la ou les caractéristiques *corrélées* avec la valeur sélective. Cette corrélation entre une caractéristique (la valeur continue d'un ou plusieurs traits phénotypiques ou génotypiques ; la présence ou l'absence d'un ou plusieurs traits phénotypiques ou génotypiques) et la valeur sélective n'implique pas nécessairement l'existence d'une relation causale. Plus souvent qu'autrement, l'explication causale d'une valeur sélective supérieure requiert une démarche indépendante. 4° Comment la valeur sélective est-elle quantifiée ? En dénombrant les effectifs des classes concernées soit directement (la survie d'individus pré-identifiés, l'accroissement absolu des effectifs, le nombre observé de descendants) soit indirectement (la fertilité, le nombre de zygotes produits). 5° Que nous dit la valeur sélective d'une classe particulière ? En tant qu'elle est une espérance mathématique, la propriété nous livre une estimation de nature probabiliste du changement dans le nombre des effectifs de cette classe au pas de temps suivant. Indépendamment de la qualité de l'estimation, la valeur peut très bien ne pas être réalisée en raison de facteurs intrinsèques au système naturel dans lequel s'inscrit la classe particulière.

LES USAGES DE FITNESS DANS L'HISTOIRE DE LA PENSÉE ÉVOLUTIONNISTE

Le lecteur aura peut-être remarqué l'absence complète de référence à la notion d'environnement dans la section qui précède. Il s'agit ni d'un accident, ni d'une prouesse littéraire. Au contraire, en nous penchant sur la définition de valeur sélective telle qu'elle est formulée dans *Biologie évolutive*, le terme s'avérait superflu et risquait d'introduire trop tôt la confusion, ou plutôt la subtilité, qui nous intéressera dans les sections suivantes. Telle qu'elle est aujourd'hui utilisée, la valeur sélective n'est pas une notion qui associe a priori les organismes à leur contexte environnemental. C'est un outil qui participe d'abord et avant tout à l'appréciation d'un changement d'effectifs dans le temps. Aussi, la notion possède un potentiel heuristique fort au sens où la valeur sélective peut éventuellement être liée causalement à une ou plusieurs caractéristiques d'une classe particulière, constituant ainsi la base de l'explication adaptative. Le seul élément qui puisse dans certains cas suggérer un rôle de l'environnement pour la valeur sélective est l'évocation de la notion de classe et, surtout, son usage dans un contexte comparatif. En effet, rien ne proscrie que la base de la distinction entre deux classes soit une caractéristique de l'environnement comme, par exemple, dans la comparaison du succès de l'éclosion des œufs de tortue marine sur des plages naturelles et sur des plages anthropisées²⁰.

Le fait que le rôle de l'environnement soit si bien circonscrit dans la définition de valeur sélective atteste de la qualité et de la précision de la définition. Comme nous allons le constater dans ce qui suit, le terme *fitness*, dans sa langue anglaise d'origine, participe à la description de relations nombreuses et diverses entre des entités d'intérêt pour la biologie contemporaine. Notons au passage que l'un des usages anglophones de *fitness*, d'ailleurs souvent introduit par le vocable *selective value*, correspond à la définition de valeur sélective introduite plus haut²¹. Pour autant, la difficulté de définir la *fitness*, ou

¹⁹ Ainsi, il est admis depuis plusieurs années que le fait de dénombrer des organismes individuels est problématique chez les espèces qui se reproduisent aussi bien de façon sexuée que de façon asexuée. D. H. Janzen, "What Are Dandelions and Aphids?" *The American Naturalist*, 1977, 111: 979, 586-589.

²⁰ D. A. Pike, "Natural beaches confer fitness benefits to nesting marine turtles", *Biology Letters*, 2008, 4: 6, 704-706.

²¹ Par exemple, la définition de *fitness* que nous présente le glossaire du très populaire *Evolution* de Mark Ridley présente plusieurs des caractéristiques de la définition de *Biologie évolutive*. Deux différences majeures doivent cependant être soulignées : la définition de Ridley ne fournit aucune référence explicite au caractère probabiliste du concept ; et elle attribue spécifiquement la propriété *fitness* aux génotypes, et non pas aux classes abstraites de certains des objets (allèles, génotypes, phénotypes) qui intéressent les biologistes. Le lecteur jugera par lui-même : « fitness. The average number of offspring produced by individuals with a certain *genotype*, relative to the number produced by individuals with other genotypes. When genotypes differ in fitness because of their effects on survival, fitness can be measured as the ratio of a genotype's frequency

à tout le moins d'en maîtriser la polysémie, demeure une question pertinente. Plutôt que de nous intéresser aux débats qui animent le domaine de la philosophie de la biologie, débats qui fondaient notre analyse de la définition de *Biologie évolutive* dans la section précédente, c'est maintenant du côté de l'histoire de la notion que nous nous tournons. L'introduction de la perspective historique nous paraît légitime dans la mesure où notre objectif n'est pas de tenter d'apporter une solution aux problèmes de définition que rencontrent les locuteurs anglophones, mais bien de montrer pourquoi « valeur sélective » n'est pas une traduction entièrement satisfaisante de *fitness*.

Dans une certaine mesure, le développement de la pensée évolutionniste est ponctué de transformations dans l'usage du concept de *fitness*. Pour les besoins de notre argument, nous nous attarderons aux deux moments les plus saillants de son histoire : son avènement et les prémisses du néo-darwinisme. D'abord, au moment où Darwin publie *L'Origine des espèces*²², les termes *fitness* et *adaptation* sont couramment employés dans les écrits de la théologie naturelle anglaise. Souvent utilisés comme synonymes, ces deux mots interviennent dans les nombreuses déclinaisons de « l'argument du dessein divin » appuyées sur les sciences biologiques de l'époque²³. Bien qu'elles évoquent essentiellement la présence de structures ou de fonctions chez les organismes vivants, ces déclinaisons reprennent en tous points la structure « classique » de l'argument :

Un « dispositif » présentant un dessein et une utilité témoigne de son origine : il a été conçu par un créateur intelligent.

Le monde naturel est plein de ces dispositifs.

Donc, le monde naturel est plein de preuves d'un créateur intelligent²⁴

L'une des prouesses de Darwin est justement d'avoir apporté une explication alternative à la conception largement répandue de l'adaptation parfaite des êtres vivants : l'adaptation (l'adéquation, la convenance ou l'ajustement) des organismes n'obéit pas à un patron ou à une téléologie d'origine divine, non plus qu'elle ne découle d'une création originale ou d'une création obéissant à des lois bonnes et bien conçues par leur auteur ; elle résulte de la seule opération progressive de la sélection naturelle²⁵. L'exposition de sa théorie par Darwin est d'autant plus convaincante que, tout au long de *L'Origine*, il ne manque pas d'utiliser une partie du vocabulaire mobilisé par la théologie naturelle. Si *fitness* ne trouve pas chez Darwin la place qu'elle occupe dans l'œuvre de Paley²⁶, l'adjectif et le verbe « *fit* » interviennent en de très nombreuses occasions. La citation suivante en donne un aperçu intéressant :

Consequently, whatever part of the structure of the common progenitor, or of its early descendants, became variable; variations of this part would, it is highly probable, be taken advantage of by natural and sexual selection, in order to fit the several species to their several places in the economy of nature, and likewise to fit the two sexes of the same species to each other, or to fit the males and females to different habits of life, or the males to struggle with other males for the possession of the females. »²⁷

Deuxièmement, moins d'un demi-siècle après la publication de *L'Origine*, et résultant de l'adoption inconditionnelle de la formule « survie du plus apte » (*Survival of the fittest*) introduite par Spencer en 1864, le terme *fitness* est au cœur de la plus importante transformation du darwinisme : la formulation d'une théorie quantitative de la sélection naturelle. Puisque cette métamorphose de la

among the adults divided by its frequency among individuals at birth. » M. Ridley, *Evolution*, Malden, MA, Blackwell Science Ltd., 2004, p. 684, emphases originales)

²² C. Darwin, *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, London, John Murray, 1859.

²³ R. Amundson, "Historical development of the concept of adaptation", in *Adaptation*, M. R. Rose et G. V. Lauder édés., New York, Academic Press, 1996, 11-53., p. 19.

²⁴ Portion de l'argument de Paley, tel que présenté dans V. Nuovo, "Rethinking Paley", *Synthese*, 1992, 91: 1, 29-51, p. 31.

²⁵ Il est néanmoins important de souligner que, dans la période qui précède la publication de *L'Origine*, Darwin partageait avec ses contemporains une fascination pour l'adaptation parfaite des organismes aux circonstances de leur existence D. Ospovat, *The development of Darwin's theory: natural history, natural theology, and natural selection, 1838-1859*, Cambridge, Cambridge University Press, 1993, p. 33-35.

²⁶ W. Paley, *Natural theology; or evidences of the existence and attributes of the deity, collected from the appearances of Nature*, London, J. Faulder. disponible à <http://darwin-online.org.uk>, 1809.

²⁷ Darwin, 1859, pp. 156-157)

pensée évolutionniste a fait l'objet d'une étude approfondie²⁸, nous nous contenterons ici d'en restituer les grandes lignes. Comme le souligne Jean Gayon, les premières tentatives de formalisation mathématique du principe de sélection naturelle portent exclusivement sur l'une des deux facettes du concept actuel de *fitness* : la survie²⁹. Non pas que les différences de fécondité aient été ignorées dans ces travaux pionniers (ceux de Francis Galton, notamment), mais plutôt que les préoccupations eugénistes de l'époque se sont appuyées sur cette disjonction de la survie et de la fécondité. En fait, c'est précisément parce que la sélection naturelle (ou sélection par la survie) n'opère plus librement dans les sociétés civilisées que le programme eugéniste invite à la maîtrise de la fécondité des différentes classes sociales.

Le mérite de concevoir la *fitness* comme un indice de la vigueur, de la santé et de la fécondité d'un organisme –comme un indice de l'aptitude à survivre et à se reproduire– revient au biométricien Karl Pearson, à la fin des années 1890³⁰. C'est à travers les travaux de Pearson qu'il deviendra possible de comprendre et de formaliser la dynamique des effectifs d'une population. Comme le met clairement en évidence Jean Gayon³¹, si la formalisation de ce type de dynamique se développe rapidement au début du 20^e siècle, notamment avec les travaux d'Alfred James Lotka, la formulation définitive d'un concept de *fitness* qui soit à la fois quantitatif et généalogique attendra les travaux de Ronald Aylmer Fisher. Dans *The Genetical Theory of Natural Selection* Fisher suggère que la *fitness* quantifie la représentation de groupes d'individus portant des gènes alternatifs (des allèles, plus exactement), et donc la représentation des gènes eux-mêmes, dans les générations futures³². Il s'agit là de la fondation du concept de *fitness* entendu comme valeur sélective (*selective value*).

Pour toute déterminante qu'elle ait été, la lente métamorphose du concept qualitatif de *Survival of the fittest* en concept quantitatif de *fitness* ne représente que l'un des développements historiques de la *fitness* comme notion héritée de la théologie naturelle. Bien qu'elle nécessitera d'être plus solidement étayée ailleurs, dans le reste de cette section nous allons développer l'hypothèse selon laquelle la persistance d'une conception qualitative de la *fitness* a engendré une autre transformation de la pensée évolutive. En effet, si l'histoire de la formalisation du principe de sélection naturelle –et accessoirement l'élaboration d'un concept quantitatif de *fitness*– se présente comme l'histoire d'un succès, voire comme celle d'un progrès scientifique, qu'en est-il de son usage qualitatif ? Qu'en est-il de cette appréciation naturaliste de l'adéquation, de la convenance ou de l'ajustement des organismes, ou de certaines de leurs parties, à des éléments particuliers de leur environnement naturel ? Pour le formuler autrement, est-ce que la stratégie de Darwin, qui a consisté à induire l'existence d'un « mécanisme » de l'évolution des formes vivantes à partir d'observations de certaines convenances locales entre des organismes et leur environnement, est progressivement tombée en désuétude à mesure que progressait la conception mathématique de la sélection naturelle, et de la *fitness* en particulier ?

Loin s'en faut, si nous nous intéressons au développement de la pensée évolutionniste au début du 20^e siècle. Certes, le terme *fitness* continue à être utilisé comme synonyme d'adaptation dans les articles défendant ou faisant la promotion des travaux de Darwin³³. Mais le terme demeure largement utilisé pour la description de certaines des relations de l'organisme à ses parties ou à des composantes de son environnement³⁴. Par ailleurs, il semble que l'expansion de la pensée néo-darwinienne dans les années 50 n'ait pas été accompagnée d'un abandon de la conception qualitative de la *fitness*, de

²⁸ J. Gayon, "Sélection naturelle ou survie des plus aptes ? Elements pour une histoire du concept de "fitness" dans la théorie évolutionniste", in *Nature, histoire, société. Essais en hommage à Jacques Roger, C. Blanckaert, J. L. Fischer et R. Rey* eds., Paris, Klincksieck, 1995.

²⁹ *Ibid.*, pp. 17-18.

³⁰ *Ibid.*, pp. 19-20.

³¹ *Ibid.*, pp. 20-24.

³² R. A. Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford, Clarendon Press, 1930, p. 34.

³³ Pour un exemple éloquent, voir : E. G. Conklin, "The World's Debt to Darwin", *Proceedings of the American Philosophical Society*, 1909, 48: 193, xxxviii-lvii.

³⁴ J. Harris, "On the relationship between bilateral asymmetry and fertility and fecundity", *Development Genes and Evolution*, 1912, 35: 3, 500-522., p. 501), et H. C. Warren, "Mechanism Versus Vitalism, in the Domain of Psychology", *The Philosophical Review*, 1918, 27: 6, 597-615., pp. 613-614), respectivement.

l'adéquation. A ce titre, deux textes de Theodozius Dobzhansky³⁵, publiés à quelques mois d'intervalle présentent un intérêt considérable. Dans le premier, Dobzhansky utilise les termes *adaptedness* et *fitness* comme des synonymes désignant l'indice quantitatif présenté par Fisher. Dans le second texte, il distingue clairement les deux concepts : l'*adaptedness* sert à désigner l'adéquation ou l'ajustement des organismes, alors que la *fitness* quantifie la représentation d'un génotype dans les générations ultérieures. Cette distinction demeurera pratiquement l'exclusivité de Dobzhansky jusque dans les années 70.

A cette époque, l'intérêt pour le degré d'adaptation des organismes à leur environnement connaît une forme de regain. Slobodkin et Rapoport présentent l'*adaptedness* comme étant une mesure définie dans un contexte environnemental spécifique, hors du flux de l'évolution³⁶. Pour Baublys, l'*adaptedness* est l'adéquation d'un phénotype à son environnement en conséquence du processus de l'évolution³⁷. Il s'agit en quelque sorte d'un résultat. Finalement, pour Demetrius, l'*adaptedness* sert à décrire la capacité d'une population à vivre et à se reproduire dans une large gamme d'environnements³⁸. Dans ces trois exemples, tout comme dans un fascinant manifeste de Mayr, l'*adaptedness* a complètement remplacé la *fitness* pour décrire la relation particulière qu'entretiennent les organismes individuels à leur environnement³⁹. A notre sens, cette persistance du concept qualitatif de *fitness* sous un vocable autre suggère qu'il a joué un rôle fondamental dans la pensée évolutionniste.

Il serait sans doute aisé d'écarter ces usages éclectiques du concept d'*adaptedness*. Ou de tenter d'articuler l'*adaptedness* qualitative/descriptive avec le concept quantitatif/prédictif de *fitness* comme plusieurs auteurs anglophones l'ont tenté⁴⁰. Mais ces deux solutions, si elles permettent de balayer le terrifiant spectre de la théologie naturelle, n'en négligeraient pas moins une pratique historiquement fondamentale de la biologie du comportement : la théorie de l'approvisionnement optimal (*optimal foraging theory*). En effet, comment faire sens d'une pratique qui consiste précisément à tester certains paramètres de l'adéquation, de l'ajustement ou de la convenance d'un organisme (de ses décisions) à un environnement, aussi hypothétique ou artificiel soit-il ? Que tentent de mesurer les écologues du comportement quand ils utilisent la théorie de l'approvisionnement optimal ? Certainement pas le degré de représentation d'un phénotype dans les générations ultérieures, c'est-à-dire la *fitness* au sens de valeur sélective. Ils font simplement l'hypothèse d'une adaptation ou de l'*adaptedness* d'un trait à un contexte environnemental spécifique et plus ou moins arbitraire, et ils procèdent à la vérification de l'hypothèse. En d'autres mots, ils formalisent puis testent empiriquement des scénarios d'*adaptedness* que Darwin et les naturalistes de son temps ne pouvaient qu'observer et décrire verbalement.

TRADUIRE FITNESS EN FRANÇAIS

Sauf à réaliser une lecture sélective de l'histoire de la pensée évolutionniste aux 19^e et 20^e siècles, et à faire fi d'une part de la biologie du comportement contemporaine, il semble difficile d'ignorer la double fonction de la notion de *fitness*. Certes, l'introduction d'un usage quantitatif de la notion a été à l'origine d'une transformation majeure de la pensée évolutionniste. Néanmoins, il semble inexact de prétendre que la *fitness* au sens de valeur sélective ait pu se substituer à la conception qualitative issue de la théologie naturelle. Pour tout important qu'il ait été, l'avènement de la génétique des populations n'a pas été un remplacement de la conception naturaliste de l'évolution. Cette dernière a continué de prospérer, de soulever des interrogations conceptuelles et techniques. Le fait que les raisonnements

³⁵ T. Dobzhansky, "Heredity, Environment, and Evolution", *Science*, 1950, 111: 2877, 161-166, et T. Dobzhansky, "Mendelian Populations and Their Evolution", *The American Naturalist*, 1950, 84: 819, 401-418, respectivement.

³⁶ L. B. Slobodkin et A. Rapoport, "An Optimal Strategy of Evolution", *The Quarterly Review of Biology*, 1974, 49: 3, 181-200.

³⁷ K. K. Baublys, "Comments on Some Recent Analyses of Functional Statements in Biology", *Philosophy of Science*, 1975, 42: 4, 469-486.

³⁸ L. Demetrius, "Measures of Fitness and Demographic Stability", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1977, 74: 1, 384-386, L. Demetrius, "Adaptedness and Fitness", *The American Naturalist*, 1977, 111: 982, 1163-1168.

³⁹ E. Mayr, "The Objects of Selection", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94: 6, 2091-2094.

⁴⁰ Voir en particulier : Brandon, 1980, E. Sober, "The Two Faces of Fitness", in *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives*, R. Singh, D. Paul, C. Krimbas et J. Beatty éd., Cambridge, Cambridge University Press, 2001, 309-321 et M. Matthen et A. Ariew, "Two Ways of Thinking about Fitness and Natural Selection", *The Journal of Philosophy*, 2002, 99: 2, 55-83, notamment

impliqués dans l'usage de la *fitness* (au sens d'adaptation ou de convenance) aient été raffinés, et le fait que le terme *adaptedness* ait été introduit pour préserver cette compréhension qualitative, semblent attester de son importance dans la littérature évolutionniste de langue anglaise.

Sans pouvoir contribuer à une réponse exhaustive dans ces pages, il semble opportun de s'interroger sur les motifs et les mécanismes qui permettent la cohabitation de ces deux *fitness* à l'intérieur de la biologie contemporaine. La piste de solution que nous poursuivons est celle d'une fonction double de la notion dans la pensée évolutionniste. Les deux *fitness* ne sont pas utilisées dans les mêmes contextes ou, formulé de façon plus positive, elles sont mobilisées dans l'élaboration d'hypothèses non seulement différentes mais aussi disjointes. Ainsi, la *fitness* qualitative/descriptive est évoquée dans l'étude « du design observé dans le monde vivant », alors que la *fitness* quantitative/prédictive intervient dans l'étude « de la représentation dans les générations ultérieures ». Pour l'exprimer autrement, la *fitness* qualitative/descriptive sert à décrire ce qui se passe à un pas de temps particulier. Elle participe à des raisonnements qui, *in fine*, guident l'étude de mécanismes comportementaux, physiologiques ou écologiques. La *fitness* quantitative/prédictive contribue à mettre en évidence les changements d'effectifs observés entre deux pas de temps particuliers. La disjonction entre les deux classes d'hypothèses ne peut être plus complète : faire la démonstration qu'un trait est mieux adapté qu'un autre trait similaire, ou qu'il est parfaitement adapté (optimal) en regard d'un contexte environnemental particulier, ne permet pas de conclure quoi que ce soit au sujet de sa représentation dans les générations passées ou ultérieures⁴¹. Au mieux, la démonstration suggère-t-elle de tester des hypothèses relevant de l'histoire évolutive ou des changements démographiques. La réciproque est également vraie. Montrer qu'un allèle (ou un trait) possède une plus grande valeur sélective qu'un autre allèle (ou que la variante d'un trait) ne dit rien au sujet de son degré d'adéquation au contexte dans lequel il est étudié. Par exemple, et de façon simplifiée, il n'existe aucun motif empirique de conclure à une meilleure adaptation (ou *fitness* qualitative) d'un plumage foncé à son environnement, par rapport à un plumage pâle, sur la seule base d'une plus grande valeur sélective de la classe phénotypique foncée. Même si le phénotype foncé est corrélé à une valeur sélective plus élevée, rien ne permet d'affirmer que la couleur elle-même est explicative de la différence mesurée. L'hypothèse doit être vérifiée de façon indépendante car il est envisageable que la couleur soit corrélée à un second trait qui, lui, offre une meilleure explication de la différence de valeur sélective⁴².

La mise en lumière du double rôle de la notion de *fitness* soulève un dilemme intéressant pour qui souhaite traduire le terme. En effet, est-ce qu'une traduction satisfaisante se doit de préserver l'amalgame des deux fonctions que véhicule toujours le terme *fitness* dans sa langue d'origine, ou au contraire, est-ce que la traduction doit être l'occasion de lever une difficulté conceptuelle et de préciser la terminologie ? De toute évidence, la communauté scientifique francophone a opté pour la seconde alternative en choisissant le vocable « valeur sélective ». Telle que définit par Thomas, Lefèvre et Raymond, valeur sélective constitue une réelle maîtrise du champ sémantique associé au terme dans sa langue originale. La question qui se pose maintenant à la communauté, et tout particulièrement dans le contexte de l'enseignement, est de décider comment et sous quelle forme le second rôle de *fitness* devrait être présenté dans la langue française.

L'importance de cette tâche ne devrait pas être négligée. Premièrement, il en va de la rigueur avec laquelle l'histoire de la pensée évolutionniste est restituée : non seulement le développement du concept quantitatif de *fitness* est tout aussi tortueux que celui de la pensée néo-darwinienne mais, encore, l'avènement du néo-darwinisme n'a aucunement fait disparaître la fonction qualitative du concept. Deuxièmement, la structure même des travaux portant sur le caractère optimal de certains traits invite à considérer l'aspect qualitatif de la *fitness*, ou de l'*adaptedness* de Dobzhansky. En effet, quelle sorte d'information est acquise quand le biologiste montre qu'un trait est optimal par rapport à un contexte environnemental particulier ? Hormis l'acquisition de connaissances sur certains mécanismes comportementaux, physiologiques et écologiques, nous apprenons également que le trait en question est adapté, ajusté, adéquat au contexte particulier de l'étude. Mais plus fondamental

⁴¹ S. J. Gould et R. C. Lewontin, "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1979, B205: 1161, 581-598.

⁴² A.-L. Ducrest, L. Keller et A. Roulin, "Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes", *Trends in Ecology & Evolution*, 2008, 23: 9, 502-510.

encore, à quoi contribue l'adaptation (l'ajustement ou l'adéquation) du trait ? De façon simple, cette adaptation (ajustement ou adéquation) du trait par rapport à un contexte participe au fait que l'organisme est adapté (ajusté ou adéquat) à cet égard, et toutes choses étant égales par ailleurs. La circularité est évidente et inextricable. Pour cette raison, montrer qu'un trait est optimal (adapté, adéquat ou tout autre synonyme) dans un contexte particulier ne peut rien nous enseigner au sujet de l'évolution future de l'organisme. En d'autres mots, même si la démonstration de l'optimalité d'un trait semble nous dire quelque chose sur la *fitness* de l'organisme, elle ne nous dit rien à propos de sa valeur sélective. D'une part, la démonstration qu'un trait est optimal ne dit rien au sujet d'une contribution aux générations ultérieures. D'autre part, il n'existe généralement pas de trait alternatif auprès duquel le caractère plus ou moins optimal du trait pourrait être comparé. Le caractère relatif de la valeur sélective, telle qu'elle est définie dans *Biologie évolutive*, ne peut donc pas être satisfait.

En admettant que la conception qualitative de la *fitness* présente un réel intérêt pédagogique, quel devrait être le terme ou l'expression employé pour la cerner ? La question est délicate et appelle certainement une réponse consensuelle de la communauté scientifique francophone. Nous avancerons notre propre suggestion dans la conclusion de cette réflexion. Dans tous les cas, et quel que soit le vocable retenu, il importe que celui-ci soit adossé à une définition précise et non équivoque. A notre sens, le meilleur moyen de cheminer dans cette direction semble être de s'appuyer sur la forme et le contenu conceptuel d'une définition de valeur sélective. En nous servant de la caractérisation que Thomas, Lefèvre et Raymond font de la valeur sélective, nous souhaitons proposer la définition suivante :

Fitness qualitative. Appréciation de l'adéquation (adaptation, ajustement ou convenance) relative de un ou plusieurs traits phénotypiques d'un organisme individuel à un contexte environnemental particulier. Dans certaines situations, cette appréciation peut découler d'une évaluation quantitative grâce à l'usage d'une devise de conversion pertinente pour l'association particulière d'un type, du trait et d'un contexte écologique.

La formule retenue invite bien sûr un certain nombre de précisions et de commentaires. Premièrement, la *fitness* qualitative demeure avant tout une appréciation ou une évaluation plus ou moins subjective de l'adéquation. Bien que l'évaluation puisse être étayée par certaines données empiriques, elle n'est pas elle-même une valeur ou une quantité. Ensuite, et comme la valeur sélective, la *fitness* qualitative est relative. Cela découle logiquement du fait que l'adéquation ne peut être absolue. En effet, il semble qu'un trait (ou un ensemble de traits) ne peut être adéquat que par rapport à un objet ou à une fonction. Sans trop nous inquiéter de l'emprunt de cette composante à la théologie naturelle, nous pouvons préciser que, dans l'histoire de la pensée évolutionniste, un trait est adéquat (ou adapté) par rapport 1° à un idéal subjectif, 2° à un autre trait ou ensemble de traits comparable ou 3° à un idéal théorique tel que l'optimum. Troisièmement, l'adéquation d'un trait ne semble pas appréciée au sujet d'une classe dont le biologiste aurait défini les critères d'appartenance. Davantage, il apparaît qu'elle est évaluée à partir d'instances concrètes d'un type, tel que celui d'espèce biologique. En d'autres mots, l'appréciation d'une adéquation n'est pas une affirmation à propos d'une caractéristique particulière d'une classe, et par extension une proposition ayant une portée sur les membres de cette dernière. Elle est plutôt une affirmation au sujet d'un organisme individuel concret, et donc au sujet de tous les organismes individuels concrets appartenant au même type, toutes choses étant égales par ailleurs.

Quatrièmement, la caractérisation ci-dessus laisse la place aux situations dans lesquelles l'appréciation de l'adéquation d'un trait s'appuie sur une évaluation quantitative. En biologie évolutive, cette évaluation quantitative intervient principalement sous deux formes, chacune appartenant à un contexte scientifique spécifique. D'abord, l'appréciation peut faire suite à la comparaison ou à la hiérarchisation des valeurs d'un indice attribuées à la fois au trait d'intérêt et à un certain nombre de déclinaisons concrètes de celui-ci. Par exemple, si nous considérons le camouflage d'une espèce d'araignée-crabe, ce trait est plus ou moins adéquat selon l'espèce (et la couleur) de la fleur sur laquelle l'araignée est embusquée. L'adéquation du trait par rapport à différentes espèces de fleur, la « perfection » du camouflage ou du mimétisme en quelque sorte, peut être appréciée quantitativement en mesurant le contraste de couleur entre l'araignée et la partie de la fleur sur

laquelle elle est posée⁴³. Ensuite, l'appréciation de l'adéquation peut être envisagée en comparant la valeur mesurée d'un trait à une valeur théorique obtenue à partir d'une modélisation. C'est ce genre d'évaluation qui découle de la comparaison des performances d'un organisme et de la performance optimale que celui-ci pourrait réaliser. Ainsi, la comparaison de la distance minimale qu'un bourdon parcourrait s'il naviguait de façon optimale et de la distance qu'il parcourt effectivement, à récoltes égales de nectar, illustre bien ce genre d'appréciation⁴⁴. Il importe de souligner que les indices sollicités dans l'évaluation quantitative de l'adéquation sont appelés devises de conversion (*fitness currencies*). Puisqu'elles sont considérées comme des grandeurs hypothétiquement corrélées à la valeur sélective d'une classe, les devises sont mobilisées pour traduire la relation hypothétique entre, d'une part, l'adéquation du trait phénotypique à un contexte écologique, et, d'autre part, la survie et/ou le succès reproducteur du type⁴⁵.

La définition de la *fitness* qualitative que nous proposons nécessite probablement d'être affinée. Néanmoins, elle établit un contraste fructueux avec la caractérisation de valeur sélective. Également, en ménageant une place pour les appréciations quantitatives de l'adéquation (de l'adaptation, de la convenance, etc.) des organismes, la définition permet d'éclairer pourquoi les deux rôles de la *fitness* sont souvent amalgamés ou confondus. Le gain en clarté semble à lui seul justifier l'introduction d'une seconde expression pour traduire le terme. Ce qui nous ramène à l'épineux problème du choix d'un terme approprié.

Dans la mesure où *Survival of the fittest* est systématiquement traduit par l'expression « survie du plus apte », le mot « aptitude » semble s'imposer à la traduction française de la *fitness* qualitative. Toutefois, le terme nécessite une qualification supplémentaire. Écrire, par exemple, que le mimétisme de l'araignée-crabe lui confère une meilleure aptitude lorsqu'elle est embusquée sur une espèce de fleur plutôt que sur une autre, demeure peu informatif. Il n'est d'ailleurs pas évident qu'une telle proposition ne réfère pas à la valeur sélective. « Aptitude à survivre », traduction de l'expression *fitness to survive* de laquelle serait issu le concept quantitatif de *fitness*, et « aptitude générale », son héritière directe qui intègre des considérations pour la fertilité⁴⁶, soulèvent une ambiguïté similaire. L'une des solutions possibles – celle que nous privilégions –, pourrait être « aptitude phénotypique ». Cependant, ce choix ne va pas sans soulever une difficulté de taille : utilisé par une partie de la communauté francophone, le vocable possède déjà certaines définitions⁴⁷. Mais considérant que celles-ci partagent la composante démographique essentielle de la définition de valeur sélective, qu'elles font double emploi dans une large mesure, il n'est pas impossible que l'expression « aptitude phénotypique » puisse être réhabilitée afin de combler le besoin d'une traduction de la composante qualitative de *fitness*.

CONCLUSION

Au terme de cet essai, il apparaît que la traduction du terme *fitness* revêt une importance capitale pour la diffusion de la biologie évolutive dans le monde francophone. Étonnamment, l'intérêt d'un tel exercice ne réside pas tant dans l'enrichissement de la langue française, non plus que dans sa

⁴³ M. Théry et J. Casas, "Predator and prey views of spider camouflage", *Nature*, 2002, 415: 6868, 133.

⁴⁴ K. Ohashi, J. D. Thomson et D. D'Souza, "Trapline foraging by bumble bees: IV. Optimization of route geometry in the absence of competition", *Behav. Ecol.*, 2007, 18: 1, 1-11.

⁴⁵ D. F. Westneat et C. W. Fox, *Evolutionary behavioral ecology*, Oxford, Oxford University Press, 2010, pp. 60-62.

⁴⁶ Gayon, 1995, pp. 15.

⁴⁷ La définition du glossaire d'*Écologie comportementale* : « Aptitude phénotypique (*fitness* ou *individual fitness*). Capacité d'un individu (ou capacité moyenne d'un phénotype) à produire des descendants matures, relativement aux autres individus de la même population et au même moment (voir aussi valeur sélective). N.B.: nous avons retenu le mot *aptitude* aux dépens des autres expressions plus souvent utilisées car: il correspond très exactement au mot *fitness*; et, comme *fitness*, il présente l'avantage d'être très concis. » E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly, *Écologie comportementale – cours et questions de réflexion*, Paris, Dunod, 2005, p. 552.

La définition présentée dans *Biologie évolutive*, plus récente, structure également la notion autour du dénombrement des effectifs à une génération ultérieure : « La notion de valeur sélective renvoie à une mesure de la contribution génétique d'un individu ou d'un groupe d'individus (habituellement déterminés d'après leur génotype) aux générations futures. L'aptitude phénotypique ne représente qu'une mesure proximale de cette valeur et est le plus souvent mesurée, dans le cadre de la sélection sexuelle, par le succès d'accouplement des individus ou, de façon plus fiable, par le nombre de descendants engendrés sur une base de temps donnée. » F. Cézilly et D. Allainé, "La sélection sexuelle", in *Biologie évolutive*, F. Thomas, T. Lefèvre et M. Raymond édés., Bruxelles, De Boeck, 2010, 387-482, p. 397, note 1.

préservation d'un quelconque impérialisme linguistique. Dans la première section, nous avons souligné les difficultés rencontrées par une défense strictement pragmatique de la traduction de termes techniques et/ou scientifiques. Si la traduction de termes ou d'expressions en langue française peut ou doit être encouragée, c'est possiblement sur la seule base de motifs idéologiques. Néanmoins, et dans le cas précis de *fitness*, l'entreprise de traduction présente un intérêt nettement plus marqué : elle crée l'occasion de s'interroger au sujet du concept dans sa langue source originale. Ensuite, elle force l'introduction du terme à traduire dans le domaine conceptuel original de la langue cible. Dans le cas de *fitness*, cela invite à une réflexion de fond au sujet de concepts appartenant aussi bien à la biologie évolutive (qu'est-ce qu'une adaptation, quels sont les liens entre valeur sélective, aptitude phénotypique et adaptation) qu'à l'épistémologie (la relation classe-type dans la pensée évolutionniste, les sortes d'objets ou d'entités auxquels peuvent être attribués une valeur sélective ou une aptitude phénotypique).

La définition d'un terme scientifique devrait être suffisamment précise afin de circonscrire le plus étroitement possible son domaine d'application. Il en va de sa pérennité dans le langage et, surtout, de son intérêt opératoire ou de la richesse de son caractère heuristique. La définition de valeur sélective que propose *Biologie évolutive* est à la fois compacte et explicite. Dans la mesure où l'ensemble des composantes de la définition est maîtrisé, le domaine de son application est clairement établi. Dans cette caractérisation, il n'y a plus la moindre trace de l'ambiguïté qui persiste encore aujourd'hui dans la *fitness* en langue originale anglaise. Tout considérable qu'il soit, ce gain s'accompagne néanmoins d'une contrepartie importante. Que faire, en effet, de la signification originale du terme ? Non seulement elle présente une importance historique, mais elle accomplit toujours une fonction indispensable à la pensée évolutionniste contemporaine : orienter l'attention, diriger l'observation. En biologie, cette fonction ne relève pas tant de l'intuition béate d'une convenance ou d'une perfection de la nature telle qu'elle fut développée et exploitée par la théologie naturelle. Elle appartient plutôt au répertoire des heuristiques dans lequel puisent les scientifiques. Dans sa déclinaison qualitative, la *fitness* participe à un type de raisonnement spécifique et permet de formuler et de vérifier des hypothèses mécanistes précises : en quoi consiste un trait particulier, comment il se met en place, quelles interactions l'unissent à certains éléments écologiques particuliers, à quelles contraintes il est soumis, etc.

Pour cette raison, il semble urgent d'introduire une seconde traduction de la notion de *fitness*. Cette constatation n'a rien d'original⁴⁸, mais il semble qu'elle ait été négligée par la communauté scientifique francophone. Notre suggestion de « détourner » l'expression aptitude phénotypique de son usage original, et la définition préliminaire que nous en avons donnée, avaient pour seul objectif de participer à cet effort de traduction.

⁴⁸ Plusieurs auteurs, francophones et anglophones, introduisent deux conceptions complémentaires de la *fitness*. Pour le monde francophone, la distinction la plus explicite à notre connaissance celle présentée par Danchin, Giraldeau et Cézilly, 2005, pp. 38-39, 552 et 566.