

CAUSES ULTIMES ET CAUSES PROCHAINES

Martin FLAMENT-FULTOT

(Paris-Sorbonne - Sciences, Normes, Décision)

A l'issue des progrès formidables que connut la biologie moléculaire depuis les années 1940 – y compris la découverte de la structure de l'ADN en 1953, pilier central, dès lors, de la connaissance biologique – cette science fut marquée dans les années 1960 par un nouvel épisode du récurrent *agôn* entre réductionnistes et anti-réductionnistes (Beatty 1990), ou, plus spécifiquement, entre “*provincialistes*” et “*autonomistes*” (Rosenberg 1985, p. 16). Les provincialistes considèrent que la biologie est un sous-domaine de la physique et peut donc être subsumée, du moins en principe, au cadre conceptuel et méthodologique de la physique et de la chimie. Les autonomistes défendent, en revanche, l'idée que l'objet et le but de la biologie – ou du moins d'une région de la biologie – sont à tel point différents de ceux de la physique que la discipline doit en rester isolée dans sa théorie et ses pratiques. C'est ainsi que, face à l'avancée scientifique de la biologie moléculaire, Ernst Mayr élaborait la distinction entre “*causes prochaines*” et “*causes ultimes*” (Mayr 1961; Beatty 1994, p. 347). Les causes prochaines expliquent comment un certain événement biologique a lieu, par quels mécanismes; tandis que les causes ultimes expliquent l'origine évolutive de ces mécanismes, elles répondent à la question “*pourquoi ?*”. Les domaines de la biologie moléculaire et celui de la biologie de l'évolution seraient donc largement séparés quoique complémentaires, et l'un sans l'autre ne saurait fournir l'ensemble des *explanans* nécessaires à l'élucidation complète de tout objet ou événement biologique donné.

Cependant on constate que l'introduction de la distinction “causes prochaines/causes ultimes”¹ soulève un certain nombre de questions problématiques concernant la façon dont les membres de la distinction sont censés s'articuler entre eux. Ces questions peuvent être déployées autour des deux axes interrogatifs suivants :

- 1) Comment interpréter le sens et le rôle du mot “ultime” pour qualifier l'objet de la biologie de l'évolution ? S'agit-il d'installer un

¹. On parle aussi de “dichotomie” ou “schema”. Dorénavant nous utiliserons l'expression “UC” pour faire référence aux causes ultimes et “PC” pour les causes prochaines, et “D_{p/u}” pour faire référence à la distinction entre PC et UC.

quelconque déséquilibre épistémique entre deux types d'explication?
Ou bien est-il question de l'identification d'un ordre hiérarchique naturel entre deux processus causaux indépendants ?

- 2) Concernant la distinction elle-même : est-il possible de maintenir l'idée d'un tel dualisme causal sans sombrer dans des difficultés métaphysiques insurmontables ? Peut-être la distinction ne désigne-t-elle, en fin de compte, que deux niveaux d'analyse d'un même processus, ou bien l'un des deux membres de la distinction ne désigne-t-il pas un processus causal authentique.

Après avoir analysé les difficultés posées par ces interrogations nous évaluerons trois issues possibles :

- 1) Conserver $D_{p/u}$, moyennant peut-être quelque modification conceptuelle afin de surmonter les obstacles qui se présentent.
- 2) Éliminer $D_{p/u}$, et en déterminer un remplacement. Les options seraient dans ce cas là de réduire les UC à des PC, ou bien de proposer une autre distinction contenant plus d'éléments séparés.
- 3) Intégrer UC et PC, en jetant des passerelles ou bien en trouvant les points de contact et d'intersection entre elles.

1) Une science 'ultime' pour les causes 'ultimes' ?

Le choix de cet épithète n'a, certes, pas été le plus inoffensif. Bien que Mayr l'eût importé de l'ornithologie, où la notion de "cause ultime" ou "profonde" remplissait déjà depuis au moins 1907 un rôle interne spécifique et apparemment désintéressé d'éclaircissement théorique dans la compréhension du comportement migratoire de certaines espèces d'oiseaux (Beatty 1994, p. 342), le contenu sémantique de l'épithète "ultime" ne pouvait guère être le même dans le contexte des années 1960. Pourtant, le fait que Mayr eût essayé de favoriser sa propre discipline scientifique comme le suggèrent certains (Francis 1990, pp. 404-405, 407; Beatty 1994; Beatty 1990, p. 204; Rosenberg 1985, p. 18; Dewsbury 1999, p. 194; Mayr 1993, p. 94), en profitant des connotations de cet épithète – les processus évolutifs seraient plus importants que les mécanismes physiologiques dans la compréhension du vivant – ne doit pas nous distraire de la question sous-jacente, à savoir : l'articulation de PC et UC dans $D_{p/u}$ entraîne-t-elle une quelconque primauté épistémique de l'une sur l'autre?

Selon Richard Francis le mot “ultime” établit avant tout un rapport de distance entre deux points sur une dimension donnée où l’un représente le point final à partir duquel on ne peut plus les séparer. Autrement dit le terme “ultime” exprime une limite analytique, mais pas uniquement sur la dimension temporelle. Francis remarque qu’à part cette dernière, le terme “ultime” prend sens aussi dans un “espace conceptuel”, soit dans l’arrangement des phénomènes selon des niveaux de complexité et d’échelle, allant, par exemple, du neurobiologique au sociologique en passant par le psychologique. Une cause peut donc être ultime par rapport à une ou plusieurs causes prochaines sur un axe “diachronique” ou bien sur un axe “synchronique” (Francis 1990, p. 403). On aurait tendance à penser que, d’après Mayr, $D_{p/u}$ sépare UC et PC sur l’axe diachronique car les UC sont celles qui se trouvent dans le passé lointain, ce sont les forces responsables de l’évolution et sont donc ultimes en vertu de leur primauté historique. Or selon lui, la science qui traite les PC, qu’il appelle “biologie du fonctionnement”, ne se définit pas selon la situation historique de son objet, mais plutôt selon l’intégration des différents mécanismes allant du niveau physico-chimique jusqu’à celui de l’organisme individuel dans sa totalité (Mayr 1961). Les UC, en revanche, se situent d’une part au niveau populationnel, car ce sont des ensembles de traits qui évoluent, et d’autre part au niveau de l’organisme individuel, car c’est sur celui-ci qu’agit la sélection naturelle. Donc $D_{p/u}$ se situe aussi sur un axe synchronique dans la conception de Mayr.

Plusieurs situations problématiques sont issues de ceci. Par exemple, comme le remarque André Ariew, rien n’empêche, en vertu de l’aspect synchronique de $D_{p/u}$, que la biologie évolutive s’occupe de phénomènes non historiques, ayant lieu ici et maintenant (Ariew 2003, p. 558). Inversement des processus situés dans le passé où interviennent des PC peuvent aussi être étudiés, ce qui revient à dire, comme le remarquent Caterina Marchionni et Jack Vromen, que les UC n’ont pas nécessairement une primauté historique sur les PC car ces dernières devaient déjà exister pour que la sélection naturelle, une UC, agisse sur elles pour les modifier (Marchionni et Vromen 2009, p. 90). C’est-à-dire que $D_{p/u}$ semble assigner des critères différents pour identifier des UC parmi un ensemble donné de facteurs selon l’axe sur lequel on se place. De surcroît on trouve des cas où

des PC semblent pouvoir aspirer, en vertu de certaines propriétés synchroniques, au “titre” de UC sur l’axe diachronique, rendant par là la qualification d’“ultime” indépendante de $D_{p/u}$ elle-même. C’est le cas, par exemple, de la découverte de l’“horloge moléculaire”. Michael Dietrich analyse comment s’est développé pendant les années 1960-1970 le courant de l’évolution moléculaire suite à certains progrès techniques (Dietrich 1998). Ayant découvert que les protéines mutent à un rythme constant en moyenne, on a pu faire des estimations sur la distance phylogénétique séparant plusieurs espèces. Or ces estimations contredisaient souvent les résultats obtenus par les systématiciens. Ainsi les calculs effectués sur la base de données morphologiques – observations faites au niveau de l’organisme – étaient contredits par ceux effectués sur la base des données moléculaires. Pour les biologistes de l’évolution, étant donné que la sélection naturelle est censée opérer au niveau de l’organisme entier, les résultats des calculs devraient être de plus en plus significatifs au fur et à mesure qu’on s’éloigne du niveau moléculaire et génétique (Dietrich 1998, p. 97). Or les biologistes moléculaires Zuckerkandl et Pauling ont répondu, en premier lieu, que les traits morphologiques sont trop sujets au “bruit” développemental, soit, aux interactions et aux facteurs externes souvent stochastiques qui perturbent le développement. De ce point de vue, le niveau moléculaire des protéines est plus informatif car il est “plus propre” (Dietrich 1998, p. 94). En second lieu, selon Zuckerkandl et Pauling, si la causalité est exprimée en termes informationnels alors ce sont les molécules d’ADN, d’ARN et les protéines qui comptent le plus car elles contiennent la concentration la plus élevée d’information. Dietrich conclut que “formuler la biologie en termes d’information permet à Zuckerkandl et Pauling d’inverser la hiérarchie de niveaux et d’insister sur le fait que le niveau moléculaire est en fait beaucoup plus important pour *“élucider les mécanismes les plus fondamentaux sous-jacents dans les systèmes vivants”*” (Dietrich 1998, p. 98)

Ces développements suggèrent donc que le niveau moléculaire est plus “ultime” d’un point de vue synchronique que le niveau organique et populationnel. Or Zuckerkandl et Pauling reconnaissaient que l’évolution par sélection naturelle n’agit qu’au niveau de l’organisme où les adaptations sont fonctionnelles, à la différence du niveau moléculaire

où la plupart des mutations sont neutres. Ce à quoi on peut répondre que, même sous la perspective de la sélection naturelle, les contraintes développementales qui s'expriment à des niveaux sous-organiques sont plus fondamentales car l'espace théorique des possibilités morphologiques préexiste de quelque manière à l'action de la sélection naturelle. Traitant cette idée sur l'exemple de l'évolution des extrémités des corps des animaux, Ron Amundson conclut que "selon cette perspective, le développement (ou son ensemble de possibilités, tel qu'elles se voient exprimées par l'extrémité [théorique]) est plus ultime même que la sélection naturelle, car la sélection ne peut agir que sur la variation 'autorisée' par l'extrémité [théorique]!" (Amundson 2001, p. 321.). De cette façon les contraintes développementales, étudiées par la biologie du fonctionnement selon Mayr, sont plus ultimes synchroniquement, car le niveau d'analyse est sous-organique ou sous-fonctionnel), et diachroniquement, car les contraintes préexistent aux processus de sélection naturelle. La biologie de l'évolution ne s'occuperait donc pas de causes ultimes. Il reste à déterminer si elle s'occupe réellement de causes.

2) $D_{p/u}$ et causalité

La thèse avancée à travers $D_{p/u}$ est donc que la biologie de l'évolution constitue une science légitime et autonome car 1) elle identifie des processus causaux authentiques, et 2) ces processus ne sont pas réductibles à ceux des sciences plus fondamentales. La thèse peut donc échouer si au moins l'une de ces deux affirmations est fausse.

Afin de procéder dans cette analyse il est d'abord nécessaire d'invoquer une notion centrale dans l'étude de la causalité biologique, à savoir la notion de fonction. En effet le vivant présente cette caractéristique particulière : ses processus et mécanismes ont un certain sens ou une certaine normativité. Ceci est traduit par le fait que les différents éléments explicatifs invoqués par la biologie sont moins considérés comme agissant en tant que simples causes matérielles que comme remplissant une certaine fonction dans un système donné. Or la notion de fonction est employée de plusieurs façons différentes qui méritent d'être précisées. Ainsi lorsqu'on parle de fonction au sens du rôle que possède une composante d'un système donné dans la production d'un

effet ou une capacité de ce système sur lequel on s'intéresse, on dira qu'on se réfère à une *téléofonction*. Cette dernière correspond à la théorie systémique de Robert Cummins (Cummins 1975). Lorsqu'on parle d'une téléofonction qui participe à augmenter la *fitness* individuelle d'un organisme vivant donné, c'est-à-dire qui donne un avantage pour la survie ou la reproduction d'un individu dans un environnement, on dira qu'on se réfère à une *écofonction*. Enfin lorsqu'on parle d'une *écofonction* qui s'est propagée dans une population donnée d'individus au cours d'un nombre suffisant de générations grâce à l'avantage sélectif ou adaptatif qu'elle confère à cette population, on dira qu'on se réfère à une *étiofonction*. Cette dernière correspond à la théorie étiologique formalisée par Karen Neander (Neander 1991) et Ruth Millikan (Millikan 1984). Il est clair que ce que Mayr regroupe sous la catégorie "biologie du fonctionnement" se sert dans son cadre explicatif de téléofonctions et d'écofonctions dans certains cas, mais pas d'étiofonctions. Tandis que la biologie évolutive se sert surtout d'étiofonctions et d'écofonctions car elle s'intéresse surtout aux traits ayant une valeur adaptative. Ce découpage correspond plus ou moins à la distinction faite par Arno Wouters entre "explications par capacité", "explications par viabilité" et "explications par adaptativité" (Wouters 1995, p. 439).

Mayr sépare les UC en deux, à savoir, "causes écologiques" et "causes génétiques" (Mayr 1961, p. 1502). Les causes écologiques expliquent la présence d'un trait ou d'un comportement donné par le rapport que celui-ci entretient vis-à-vis de l'environnement et d'un certain avantage biologique. Or il est intéressant de noter que lorsque Thomson, de qui Mayr s'était inspiré pour cette distinction, l'introduisit afin d'expliquer la coutume de certaines espèces d'oiseaux de migrer à une certaine période de l'année, il décrit les causes écologiques ainsi : "*Facteurs qui, sans être vraiment causaux, peuvent rendre la migration avantageuse et donner ainsi à la coutume une valeur de survie*" (Beatty 1994, p. 342.).

Pour comprendre pourquoi les écofonctions ne seraient pas vraiment causales il faut savoir ce qu'est une "*explication par la viabilité*". D'après Wouters les explications par la viabilité sont des contrefactuels du type "*si le trait A était absent, alors l'organisme i aurait le problème P?*" (Wouters 1995, p. 442). Elles n'identifient pas des causes mais des besoins car

l'éventuel problème P ne cause pas la présence de A, vu qu'il n'y a pas de téléologie dans la nature (1995, p. 445), mais il éclaire la compréhension du rôle de A dans la production de la capacité de i à éviter P. Donc les "causes" écologiques de Mayr ne seraient pas vraiment des causes (1995, p. 450). Le problème avec cette interprétation est que le fait d'identifier un besoin plutôt qu'une cause - et ce à travers l'usage d'un contrefactuel - n'est pas incompatible avec l'identification d'une cause authentique. En effet d'une part David Lewis, par exemple, soutient que les contrefactuels sont les meilleurs dispositifs conceptuels pour capturer la notion de causalité en tant que quelque chose qui fait une différence lorsqu'elle est présente et qui ne l'aurait pas faite si elle avait été absente (Lewis 1973, p. 557). D'autre part le fait d'identifier des besoins ne fait que masquer une causalité sous-jacente. En effet c'est grâce à un réseau de dépendances causales qu'un trait donné peut avoir la fonction de satisfaire un besoin biologique. De ce fait les écofonctions semblent désigner des causes authentiques. Mais ne peuvent-elles pas être réduites à des processus causaux prochains ? D'après le dernier raisonnement il semble que la réponse soit affirmative. Car les écofonctions ne sont en fin de compte que des téléofonctions d'un type particulier, appartenant à un système biologique intégré dans un environnement. Par exemple les nageoires remplissent la téléofonction de contribuer à la capacité d'un système ayant une certaine forme et poids de se propulser en milieu aquatique. Ce n'est que le fait que le système soit un organisme vivant dans son milieu aquatique qui rend cette téléofonction une écofonction en contribuant, *in fine*, à sa capacité générale de survivre. Il semble bien donc que les causes écologiques de Mayr appartiennent aux PC et non aux UC.

Qu'en est-il des "causes génétiques" ? Un premier problème soulevé par l'appel à la notion de fonction dans $D_{p/u}$ se trouve dans le partage des écofonctions par les deux types de biologie. Les écofonctions - qui sont donc des PC - sont censées devenir des étiofonctions lorsqu'elles se fixent dans une population après une histoire évolutive sélective - impliquant des UC. Or très souvent les biologistes de l'évolution se servent des écofonctions pour postuler des étiofonctions. C'est-à-dire qu'ils infèrent l'action passée de la sélection naturelle sur des traits à partir de leur valeur adaptative présente. Le problème avec ce raisonnement est clairement énoncé par Francis :

"Etant donné qu'une grande partie de l'histoire évolutive

est inaccessible à une analyse causale, on est tenté de voir les analyses fonctionnelles [écofonctionnelles] comme des raccourcis vers une véritable étiologie [...]. Mais si les détails de l'histoire sont inaccessibles aux méthodes de l'analyse causale, ils sont inaccessibles, point final ; ils ne peuvent pas être invoqués par des analyses fonctionnelles" (Francis 1990, p. 411. Voir aussi Dewsbury 1992, p. 98).

Autrement dit les facteurs évolutifs (pressions sélectives, modifications environnementales, etc.), considérés souvent responsables des écofonctions actuelles, ne peuvent en toute rigueur être considérés comme des causes de leur existence sans l'existence de preuves – les effets de ces causes – indépendantes. Cet argument est lié à la célèbre critique de l'adaptationnisme de Stephen J. Gould et Richard Lewontin (Gould et Lewontin 1979).

Le second problème pour les étiofonctions est soulevé non pas par la question de savoir si le rapport causal entre l'existence d'un trait donné et la sélection naturelle est réel mais par la question de savoir si ce rapport est causal ou non. Cummins répond "non" :

"Les processus fondamentaux de l'évolution, correctement compris, ne fournissent pas de bases pour la néo-téléologie [pour les étiofonctions], car ils sont insensibles à la fonction.[...] Les traits biologiques, les mécanismes, les organes, etc., ne sont pas là à cause de leurs fonctions. Ils sont là à cause de leurs histoires développementales."[59]

L'idée de Cummins consiste à dire que la sélection naturelle n'explique pas la présence actuelle des traits qui nous parviennent mais plutôt l'absence d'autres, comme l'exprime la phrase de Jukes en réponse à Simpson : "la sélection naturelle est l'éditeur, plutôt que le compositeur du message génétique" (Dietrich 1998, p. 104. Voir aussi Amundson 2001, p. 315). Le rôle de la sélection naturelle est négatif : elle ne produit pas positivement des entités. Et même dans son action éliminative elle est concurrencée causalement par les contraintes développementales (Amundson 2001, p. 326).

Ces arguments s'opposent à deux conceptions de la sélection

naturelle comme facteur causal. La première conception voit la sélection naturelle comme un facteur fournissant des “*explications d’origine*” (Godfrey-Smith 2009, p. 42). L’idée est qu’en modifiant les proportions de certaines variantes génétiques dans les populations, la sélection naturelle rend plus probable – agissant donc positivement – l’apparition de nouvelles variantes à partir du matériel déjà existant (2009, p. 43). Le problème de cet argument est, d’une part, que la dérive génétique, où aucune force sélective – UC – n’est censée agir, peut aussi produire de la nouveauté dans une population. Il n’est donc pas évident que ce soit la présence de forces sélectives qui fassent la différence. D’autre part il faudrait préciser si l’on est en train d’inclure ou non la lutte pour la vie dans la sélection naturelle. En effet certains auteurs soutiennent que la sélection naturelle ne constitue un facteur causal évolutif que si elle assume la lutte pour la vie (Darwin 1869; Lennox et Wilson 1994). Car si le facteur causal de lutte pour la vie est absent il semble que l’évolution d’une population donnée puisse être réduite à une propriété des métabolismes organiques des individus (PC). Or la lutte pour la vie ne semble être, derechef, qu’un ensemble de limites à la croissance proportionnelle de certains traits. C’est ici qu’intervient la deuxième conception de la sélection naturelle comme facteur causal, car ces limites sont tout de même imposées de façon causale par quelque action directe de l’environnement sur les membres individuels d’une population (Lennox et Wilson 1994, p. 78). Le problème est que si l’évolution peut être expliquée comme le résultat d’un ensemble de forces agissant sur des individus, ce processus relève plus de PC que de UC. De ce fait Ariew soutient que, ou bien la sélection naturelle constitue une explication authentiquement causale, mais dans ce cas elle est réductible à des PCs, ou bien elle constitue une explication d’un autre type, mais dans ce cas elle n’est pas causale (Ariew 2003, p. 560).

3) *Que faire de $D_{p/u}$?*

Malgré les problèmes qui viennent d’être évoqués, il n’est pas sûr que la pertinence de $D_{p/u}$ soit entièrement remise en question. On peut supposer que le rôle de $D_{p/u}$ n’est pas tant d’identifier différents types de causes que de séparer différents types de démarches explicatives, à l’instar d’autres tentatives similaires comme les célèbres quatre questions

de Niko Tinbergen (Tinbergen 1963). Par la suite voici les options qui semblent se présenter.

a) Eliminer $D_{p/u}$:

$D_{p/u}$ pourrait être rejeté non pas à cause de son manque de pouvoir explicatif mais parce qu'elle représente un regroupement sous-optimal des différents types d'explication disponibles pour la compréhension d'un phénomène donné. C'est l'idée, par exemple, de Dewsbury qui soutient que le regroupement proposé par Mayr non seulement est orienté vers l'établissement de hiérarchies illégitimes entre types d'explication, mais aussi qu'il représente de façon inadéquate les rapports entre ceux-ci, rapports dans lesquels devrait s'exprimer un continuum plutôt qu'une rupture dichotomique (Dewsbury 1992, p. 98). Il propose de partir des quatre questions de Tinbergen et de les regrouper en trois, à savoir : a) les questions de genèse, où tous les intervalles temporels sont pris en considération, soit phylogénétique, ontogénétique et culturel ; b) les questions de contrôle qui ressemblent aux PC identifiées par Mayr ; c) les questions de fonction où on trouve les conséquences pour l'organisme, pour l'environnement et pour la reproduction différentielle (1992, p. 99). Alcock et Sherman se sont opposés à cette alternative en soutenant, entre autre, que placer sous la même catégorie explicative les causes développementales et évolutives incite les chercheurs à voir une concurrence entre celles-ci alors que c'était justement l'intention de Mayr d'éviter une telle situation (Alcock and Sherman 1994, p. 61).

Une autre proposition qui revient aussi à un éliminativisme eu égard à $D_{p/u}$ est celle du réductionisme de Rosenberg. Son idée consiste à dire, *contra* Mayr, que l'aspect historique de l'évolution n'est pas une barrière pour l'application de la biologie moléculaire. Celle-ci peut très bien prendre en charge, à travers l'étude des processus moléculaires de morphogenèse, l'histoire évolutive de certains traits et remplir les lacunes laissées par la biologie évolutive. Cette dernière peut fournir des explications provisoires à travers, notamment, des étiofonctions, qui doivent être vérifiées par une analyse plus fondamentale. Selon Rosenberg $D_{p/u}$ n'a de sens qu'en tant que les UC – en essence fonctionnelles – constituent les explanandums pour lesquels les PC – en dernière instance causales – fournissent des explanans (Rosenberg 1985,

p. 160). Ceci semble conserver une place pour $D_{p/u}$ mais quelques lignes plus loin Rosenberg ajoute :

“[la biologie moléculaire] approfondit et complète [les explications biologiques fonctionnelles], lorsqu’elle ne les supprime pas”(1985, p. 161).

L’auteur montre d’une part comment la biologie moléculaire peut mettre en évidence les mécanismes évolutifs en marche pendant la morphogenèse par comparaison de certains traits entre espèces, et d’autre part comment un principe nomologique de sélection naturelle peut apparaître au niveau de simples molécules en tant qu’une propriété chimique de la matière (ou PC) (Rosenberg 2008, p. 189-194). Or ceci reste encore détaché de certaines propriétés de l’évolution dues à la sélection naturelle; par exemple on ne voit pas comment différents traits se dispersent dans une population donnée à travers le temps. La démarche réductionniste semble donc loin de pouvoir fournir tous les explanans à ce niveau d’analyse.

b) Conserver $D_{p/u}$:

Le niveau d’analyse que la démarche réductionniste ne semble pas pouvoir atteindre est le niveau populationnel. Ariew remarque que Mayr donne une définition ambiguë des UC où sont réunis les niveaux d’analyse individuels et populationnels (Ariew 2003, p. 554). Or c’est précisément cette synthèse qui permet à des auteurs comme Rosenberg d’établir une approche réductionniste synchronique. Pourtant la *fitness* au niveau populationnel est conçue comme la moyenne du succès reproductif de l’ensemble d’individus d’une population donnée partageant un certain trait – c’est un concept statistique et non pas dynamique (2003, p. 562). En tant que concept statistique il n’identifie pas des causes ni n’aspire à le faire. La biologie moléculaire ne peut pas accéder à ce niveau car les détails individuels de la vie de chaque organisme diffèrent trop entre eux et elle perd de vue les points communs que certains de leurs traits ont entre eux ; en revanche

“les explications évolutives identifient ces similitudes en termes de propriétés statistiques d’une population en évolution” (2003, p.561).

Cette conception populationnelle de $D_{p/u}$ a donc l’avantage, à différence de celle de Mayr, de ne pas être exposée au réductionnisme (2003, p. 560).

En outre, comme le remarquent Marchionni et Vromen lorsqu'ils analysent l'usage de la Théorie des Jeux en biologie évolutive, certains processus évolutifs peuvent être compris sans faire appel à des histoires adaptatives : la dynamique des équilibres suffit. Ceci rend la perspective populationnelle invulnérable aux célèbres critiques de Gould et Lewontin contre le programme adaptationniste (Marchionni and Vromen 2009; voir aussi Amundson 2001, p. 316). En réformant ainsi $D_{p/u}$ comme une distinction entre explications au niveau populationnel et individuel, Ariew peut soutenir que $D_{p/u}$ est une distinction en principe et non pas simplement en pratique. Alcock et Sherman soutiennent la même idée contre Dewsbury et sa proposition de traiter $D_{p/u}$ comme un continuum. Ils défendent $D_{p/u}$ en insistant sur le fait que la tendance à hiérarchiser provient non pas de la distinction elle-même mais de facteurs subjectifs appartenant aux biologistes, et sur le fait que la distinction joue un rôle indispensable dans la séparation nette de domaines d'étude biologique en des disciplines complémentaires qui autrement seraient concurrentes (Alcock and Sherman 1994, p. 59). Mais $D_{p/u}$ réussit-elle vraiment à rendre la biologie des PC et celle des UC complémentaires sans friction ? Est-il interdit de viser une synthèse ?

c) Intégrer :

Le projet d'intégration des PC et UC n'est pas nouveau. En effet, comme le remarque Amundson, celui-ci existait déjà au moins depuis la parution de *L'origine des espèces*, où l'on attendait de la biologie du développement qu'elle "joue un rôle crucial dans la compréhension de l'évolution" (Amundson 2001, p. 310). Mais à partir de la synthèse moderne la biologie évolutive s'est dotée d'outils conceptuels et méthodiques efficaces qui l'ont radicalement séparée d'un point de vue pratique et théorique de la biologie développementale. $D_{p/u}$ matérialise ceci. Dans la pratique actuelle la biologie évolutive traite le développement comme une "boîte noire", et John Maynard Smith est souvent cité comme cas paradigmatique car tout en reconnaissant l'importance radicale de la biologie développementale et du besoin de progrès dans cette discipline, il affirme qu'il est soulageant de savoir qu' "on peut progresser dans la compréhension de l'évolution des adaptations sans comprendre comment les structures en question se développent"

(Smith 1982, p. 6). Le courant de l'“évo-dévo” s'oppose à cette vision. L'un des arguments avancés, qu'Amundson nomme “argument de complétude causale” (Amundson 2001, p. 313), consiste à mettre l'accent sur le rôle des contraintes que le développement impose à l'évolution. Mais l'évolutionniste peut toujours reconnaître l'existence de ces contraintes sans s'intéresser aux raisons de celle-ci. De ce point de vue l'intégration semble difficile. Amundson montre donc un cas où explications développementales et évolutives deviennent commensurables. On observe une homoplasie parmi les Plethodontidae qui consiste en la perte d'un doigt. Le biologiste développemental Wake propose comme explication l'union de deux facteurs, à savoir la miniaturisation générale du corps, et le rapport entre la taille du bourgeon de l'extrémité et la quantité de cellules présentes dans celui-ci. Le nombre de doigts dépend du nombre de cellules présentes dans le bourgeon. Or lorsque celui-ci diminue de taille, le nombre de cellules diminue aussi. Les biologistes évolutifs Reeve et Sherman s'opposent à cette explication soutenant que Wake n'a pas démontré que la conservation d'un doigt, en plus de la miniaturisation, entraînait une *fitness* inférieure à la miniaturisation plus la perte du doigt. De ce fait il n'a pas vraiment expliqué ce phénomène évolutif (2001, p. 326). On voit très bien dans cette dispute que la question peut être résolue empiriquement et donc que les explications sont en concurrence et doivent dialoguer pour trouver l'explication adéquate. En effet il suffit, selon Amundson, de prouver que la contrainte développementale interdit à tout moment la présence à la fois d'un bourgeon plus petit et d'un doigt de plus (2001, p. 328). Les deux variations en compétition seraient donc non pas celles mentionnées par Reeve et Sherman mais la miniaturisation plus un doigt de moins contre le doigt de plus sans la miniaturisation.

Ce cas où les deux disciplines entrent en contact avec friction s'ajoute à celui déjà mentionné de la biologie moléculaire où le rythme des mutations des protéines et les calculs de proximité phylogénétique semblent contredire les résultats de la biologie évolutive. Dans ce cas aussi le dialogue entre les deux disciplines est inévitable car elles visent un même phénomène. Il ne s'agit donc pas d'une confusion entre deux niveaux d'analyse qu'on pourrait exorciser en invoquant $D_{p/u}$, et la

question est, en fin de comptes, empirique, ce qui implique l'impossibilité de subsumer une explication à l'autre. Ces deux cas présentent donc des conditions favorables à l'intégration des disciplines comme le propose le courant d'évo-dévo.

Conclusion

Nous avons vu comment $D_{p/u}$ est apparue afin de résoudre des problèmes liés à l'explication de phénomènes biologiques ponctuels d'ornithologie. Mais très vite, à cause de facteurs externes à la démarche scientifique, la distinction s'est chargée de connotations avec une tendance à la hiérarchisation. Cet état de choses masquait un débat théorique sous-jacent qui devait forcément avoir lieu entre deux disciplines scientifiques peut-être trop distantes pour appartenir à une même science. Dans ce débat il fallait déterminer, par exemple, si $D_{p/u}$ était une distinction entre types de causes ou entre types d'explications afin de progresser vers l'identification des éléments qui sont vraiment partagés de chaque côté de la ligne de démarcation. Celle-ci semble se trouver, finalement, entre le niveau individuel et le niveau populationnel (c'est-à-dire sur l'axe synchronique). La question s'est donc posée de savoir dans quelle mesure l'aspiration à une intégration des analyses à ces deux niveaux est raisonnable. Quelques cas où une commune mesure a été trouvée semblent indiquer qu'une telle intégration est possible. Pourtant le rapport entre analyses causales individuelles et analyses statistiques populationnelles demeure difficile à saisir. Il se peut que ces deux démarches explicatives soient tellement distinctes sur le plan théorique et méthodologique qu'elles demeurent irréconciliables.

Bibliographie

- Alcock, J., & Sherman, P. (1994) - The Utility of the Proximate-Ultimate Dichotomy in Ethology (*Ethology*, vol.96(1), p58-62)
- Amundson, R. (2001) - Adaptation, Development, and the Quest for Common Ground (in S. H. Orzack & E. Sober (Eds.), *Adaptation and Optimality*, New York, Cambridge University Press, p303-334)
- Ariew, A. (2003) - Ernst Mayr's "Ultimate/Proximate" Distinction Reconsidered and Reconstructed (*Biology and Philosophy*, vol.18(4))

- Beatty, J. (1990) - Evolutionary Anti-Reductionism: Historical Reflections (*Biology and Philosophy*, vol.5(2), p199-210)
- Beatty, J. (1994) - The Proximate/Ulimate Distinction in the Multiple Careers of Ernst Mayr (*Biology and Philosophy*, vl.9(3), p333-356)
- Brandon, R. N. (1981) - Biological teleology: Questions and explanations (*Studies in History and Philosophy of Science Part A*, vol.12(2), p91-105)
- Cummins, R. C. (1975) - Functional Analysis (*Journal of Philosophy*, vol.72(November), p741-64)
- Darwin, C. (1869) - *On the Origin of Species by Means of Natural Selection: Or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (D. Appleton)
- Dewsbury, D. A. (1992) - Essay on Contemporary Issues in Ethology: On the Problems Studied in Ethology, Comparative Psychology, and Animal Behavior (*Ethology*, vol.92(2), p89-107)
- Dewsbury, D. A. (1999) - The proximate and the ultimate: past, present, and future (*Behavioural Processes*, vol.46(3), p189-199)
- Dietrich, M. R. (1998) - Paradox and persuasion: negotiating the place of molecular evolution within evolutionary biology (*Journal of the History of Biology*, vol.31(1), p85-111)
- Francis, R. C. (1990) - Causes, Proximate and Ultimate (*Biology and Philosophy*, vol.5(4), p401-415)
- Gayon, J. (2006) - Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction? Perspective philosophique (*Comptes rendus - Palevol*, vol.5(3-4), p479-487)
- Godfrey-Smith, P. (2009) - *Darwinian Populations and Natural Selection* (OUP Oxford)
- Gould, S. J., & Lewontin, R. C. (1979) - The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme (*Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, vol.205(1161), p581-598)
- Lennox, J. G., & Wilson, B. E. (1994) - Natural selection and the struggle for existence (*Studies in history and philosophy of science*, vol.25(1), p65-80)
- Lewis, D. (1973) - Causation (*Journal of Philosophy*, vol.70(17), p556-567)
- Marchionni, C., & Vromen, J. (2009) - The Ultimate/Proximate Distinction in Recent Accounts of Human Cooperation (*Tijdschrift voor Filosofie*, vol.71(1), p87-117)
- Mayr, E. (1961) - Cause and Effect in Biology Kinds of causes, predictability,

- and teleology are viewed by a practicing biologist (*Science*, vol.134(3489), p1501–1506)
- Mayr, E. (1993) - Proximate and Ultimate Causations (*Biology and Philosophy*, vol.8(1), p93–94)
- Millikan, R. G. (1984) - *Language, Thought, and Other Biological Categories: New Foundation for Realism* (MIT Press)
- Neander, K. (1991) - The Teleological Notion of “Function” (*Australasian Journal of Philosophy*, 69(4), p454–468)
- Rosenberg, A. (1985) - *The Structure of Biological Science* (Cambridge University Press)
- Rosenberg, A. (2008) - *Darwinian Reductionism: Or, How to Stop Worrying and Love Molecular Biology* (University of Chicago Press)
- Smith, J. M. (1982) - *Evolution and the Theory of Games* (Cambridge University Press)
- Tinbergen, N. (1963) - On aims and methods of ethology (*Zeitschrift für Tierpsychologie*, vol.20(4), 410–433)
- Wouters, A. (1995) - Viability Explanation (*Biology and Philosophy*, vol.10(4), 435–457)