

# ESPECE

## Résumé

Le concept d'espèce est l'un des plus importants des sciences de la vie, mais sa définition soulève de nombreuses difficultés. L'objectif de cette entrée est de les présenter en les situant dans un cadre théorique reliant philosophie des sciences et théorie de l'évolution. L'accent est mis sur les exigences de la définition d'un concept scientifique ainsi que sur la dimension philosophique particulièrement marquée pour ce concept. Les difficultés propres à l'acquisition de connaissances sur les espèces sont également prises comme thème central.

## Table des matières

- 1. Pourquoi le concept d'espèce est-il si difficile à définir ?**
- 2. Le débat scientifique sur les espèces dans sa dimension philosophique**
  - a. L'entreprise classificatoire de Linné**
  - b. La révolution darwinienne**
  - c. Les contributions de la Synthèse Moderne de l'Evolution à la question de savoir ce que sont les espèces**
  - d. Les positions en présence dans le grand débat de la fin du XX<sup>e</sup> siècle**
  - e. Analyse du débat sur le concept d'espèce**
  - f. Effets du « Problème de l'espèce » dans les sciences du vivant**
  - g. Conclusion partielle**
- 3. Espèces d'organismes et espèces naturelles**
  - a. La catégorie philosophique d'espèce naturelle**
  - b. Que sont les espèces naturelles ?**
- 4. Remarques finales**

Le concept d'espèce, entendu ici comme désignant les espèces d'organismes (animaux, plantes, champignons, bactéries ...), vivantes ou éteintes, suscite de nombreuses questions philosophiques et scientifiques. Dans les années 1990, ces questions ont été jugées si sérieuses qu'on leur a donné collectivement le nom de « Problème de l'espèce ». Le « Problème de l'espèce » a provoqué un débat intense aussi bien parmi les biologistes de l'évolution que parmi les philosophes des sciences. Ce débat a pris la forme d'une querelle entre une multitude de propositions concurrentes pour définir le

concept d'espèce. On a pu compter plusieurs dizaines de définitions (Hey, 2001), reposant sur des motivations hétérogènes, qui ont rendu l'ensemble de la discussion particulièrement confuse. Maintenant que ce débat s'est apaisé, on peut en tirer quelques leçons philosophiques qui ont été longtemps obscurcies par les difficultés théoriques et conceptuelles qui étaient à l'origine de la confusion.

Le « Problème de l'espèce » possède une caractéristique remarquable : c'est l'un de ceux qui mêle intimement aspects scientifiques et aspects philosophiques. Ainsi est-il couramment analysé comme comprenant une composante ontologique (que sont les espèces ? existent-elles vraiment ?) et une composante épistémologique (si les espèces existent, pouvons-nous les connaître ? et si oui, de quelle façon ?). En outre, il s'accompagne d'enjeux moraux et politiques de grande ampleur en raison du fait que la définition du concept d'espèce ne peut manquer d'affecter notre vision de l'espèce humaine, à la fois sujet et objet de l'enquête. Enfin, en raison des extinctions massives d'espèces végétales et animales qui ont lieu actuellement, le « Problème de l'espèce », malgré son caractère passablement abstrait, revêt une urgence dramatique : nous savons que la biodiversité s'érode, mais, si nous ne savons pas ce que sont les espèces ni comment les identifier, nous ne pouvons pas mesurer cette érosion ni y remédier.

Pour aborder les différents aspects du « Problème de l'espèce », c'est le fil directeur de la distinction entre concept théorique et concept observationnel qui sera suivi ici. Même si cette distinction classique en philosophie des sciences a été critiquée pour son incapacité à résoudre des problèmes fondamentaux en philosophie des sciences (Quine, 1951), elle reste féconde pour appréhender les difficultés soulevées par certains concepts scientifiques. Il en va ainsi pour le concept d'espèce : en effet, d'un côté on peut avoir l'impression que nous connaissons les espèces (les chiens, les pissenlits, les poules) parce que nous en côtoyons quelques-unes au quotidien, et dans ce cas il s'agit d'un concept observationnel, mais de l'autre, le concept d'espèce joue un rôle très important dans la théorie de l'évolution, qui structure l'ensemble de la biologie, et son sens doit donc être défini dans le cadre de cette théorie et alors, il s'agit d'un concept théorique. La raison principale pour laquelle le concept d'espèce fait figure de concept observationnel est que nous, membres de l'espèce humaine, avons co-évolué depuis nos origines avec de nombreuses autres espèces qui ont des effets vitaux sur notre devenir : ainsi entretenons-nous collectivement une certaine familiarité avec les espèces de nos environnements, familiarité bien documentée par les ethnologues (Berlin, 1973 ; Berlin, Breedlove et Raven, 1966 ; Atran, 1999 ; Atran, Estin, Coley et Medin, 1997). Cependant, la connaissance scientifique de ces environnements s'étant considérablement complexifiée au cours des XIX<sup>e</sup> et XX<sup>e</sup> siècles, le concept d'espèce est devenu un des concepts centraux de la théorie de l'évolution et sa définition doit s'insérer dans cet édifice théorique.

Comment concilier ces deux aspects du concept d'espèce ? Le chemin à parcourir pour répondre à cette question passera d'abord par une exploration approfondie des difficultés soulevées par la définition du concept d'espèce. Les raisons pour lesquelles le « Problème de l'espèce » est si difficile sont d'ordres multiples, allant de l'importance, dans la tradition philosophique occidentale, de la question de la classification, au nombre insuffisant de taxinomistes formés actuellement (les taxinomistes sont les scientifiques qui identifient et décrivent les espèces vivantes ou fossiles). Ensuite, nous passerons en revue les composantes du « Problème de l'espèce » tel qu'il s'est transformé depuis la révolution darwinienne jusqu'à aujourd'hui. Pour finir, nous aborderons le

renouveau philosophique actuel de la réflexion sur les « espèces naturelles » (*natural kinds*), en tant qu'il apporte un éclairage contemporain sur les relations entre science et philosophie dans la dimension de la métaphysique des sciences.

### 1. Pourquoi le concept d'espèce est-il si difficile à définir ?

Les modes de vie majoritairement urbains des sociétés actuelles nous ont fait oublier qu'en tant qu'humains, nous possédons une connaissance pré-scientifique vaste et approfondie de nos environnements naturels. Cette connaissance a été mise en lumière par les travaux ethnologiques cités en introduction. Ceux qui vivent au quotidien en contact étroit avec un environnement naturel, dont ils dépendent pour leur survie, possèdent de remarquables capacités à identifier des espèces ou des genres ; plus surprenant encore, ces identifications sont en harmonie avec les connaissances scientifiques contemporaines (Berlin, 1973 ; Atran, 1999 ; Khasbagan, 2008). La co-évolution entre les humains et les autres espèces de leurs différents environnements fournit donc un fondement naturel à la familiarité que nous entretenons avec ces autres espèces, familiarité cognitive, mais aussi pratique, puisque nous les utilisons depuis nos origines pour nous nourrir, nous protéger, nous soigner. Une telle familiarité est à son tour au fondement de solides connaissances qui portent non seulement sur les propriétés visibles des différents organismes, mais aussi leurs habitats, leur devenir au cours du temps et une vaste gamme de comportements. Ces connaissances ont largement favorisé les débuts et les développements pré-industriels de l'agriculture.

Revenons sur la capacité des humains non informés scientifiquement à regrouper les organismes de leurs environnements en des ensembles qui sont en accord au moins partiel avec ceux identifiés par les scientifiques actuels comme des espèces ou des genres, c'est-à-dire des groupes d'espèces apparentées. Une telle capacité peut être interprétée comme indiquant que certaines espèces (ou genres) peuvent être identifiées à partir de propriétés visuelles (ou plus rarement auditives) sans qu'il soit besoin de recourir pour cela à des connaissances théoriques. L'observation, certes affinée par la co-évolution, semble suffire. Le fait que les humains soient capables d'identifier certaines espèces à partir de la seule observation doit-il nous amener à conclure que le concept d'espèce est un concept observationnel, c'est-à-dire définissable à l'aide exclusive de propriétés observables ?

Pour répondre à cette question, commençons par donner un exemple de concept observationnel avéré, celui de température en thermodynamique classique. Remarquons à titre préliminaire que le caractère observationnel ou théorique d'un concept n'est pas assigné de façon absolue, mais relativement à une théorie, ici, la thermodynamique classique. Dans ce cadre, la température est ce qui est mesuré à l'aide d'un thermomètre construit de façon standardisée. Cela signifie que pour connaître la température d'un corps, il suffit de la mesurer de façon appropriée, sans qu'il soit besoin d'en appeler à des calculs incluant des concepts théoriques. Par contraste, un autre concept central de la même théorie, la thermodynamique classique, le concept d'entropie, est typiquement un concept théorique car il est défini par un rapport entre deux quantités, la chaleur et la température, dont l'une n'est pas mesurable.

Comment comparer le double exemple de la température et de l'entropie avec celui du concept d'espèce ? Une première différence saute aux yeux : on n'a jamais accès qu'à un petit nombre de membres d'une espèce, et parfois à un unique spécimen, et on doit par conséquent se fonder sur des observations partielles et lacunaires pour les classer dans une espèce, alors que la mesure de la température d'un corps donne un accès plein et entier à cette quantité. Donc, même si l'identification

des espèces se fait par des propriétés observationnelles, nos rapports respectifs au concept de température et au concept d'espèce sont différents. Nous avons accès de la même façon à des valeurs de température très éloignées, à savoir en regardant un thermomètre, mais nous nous reposons dans la pratique sur des propriétés très différentes pour identifier un loup et un membre de l'espèce de levure *Saccharomyces cerevisiae* (dans le cas des organismes unicellulaires, nous utiliserons volontiers des caractères moléculaires). Le concept d'espèce semble donc couvrir une gamme d'objets bien plus disparates que celui de température (du moins, lorsque l'on dispose d'un outil unique pour la mesurer), tellement disparates qu'il faut peut-être recourir aux théories pour être assuré que l'ensemble des loups forme bien un objet du même type (une espèce) que l'ensemble des spécimens de *Saccharomyces cerevisiae*. Une seconde différence pointe dans la direction opposée : si on peut identifier un loup comme appartenant à l'espèce des loups sans recourir à quelque théorie que ce soit, c'est que le concept d'espèce n'est pas de la même sorte que le concept d'entropie, puisqu'on n'a pas besoin de théories pour l'appliquer. Au total, le concept d'espèce est-il du même type que le concept de température, ou plutôt du même type que le concept d'entropie ?

La dernière remarque nous conduit vers un début de réponse : en effet, dans la vie quotidienne, nous nous passons fort bien de toute théorie pour comprendre et utiliser le concept d'espèce. Comme on le lit clairement dans ce merveilleux livre pour enfants qu'est *Petit Prince Pouf* d'Agnès Desarthe et Claude Ponti (L'École des loisirs, 2002), un chat se reconnaît facilement à ses quatre pattes, ses moustaches, ses oreilles pointues et sa longue queue, même quand, par extraordinaire, il aboie. En revanche, si un animal ressemblant à une chatte donne naissance à des chiots, on ne l'identifiera *pas* comme une chatte. Avant de suivre un cursus en biologie, nous possédons donc de nombreuses connaissances sur les espèces : nous savons que les membres d'une même espèce partagent de nombreuses propriétés observationnelles, mais qu'il peut y avoir des exceptions, et nous savons aussi que les chiens, même s'ils miaulent, ne font pas des chats. Comme nous le verrons plus tard, ces deux sources communes d'identification des espèces sont également au cœur des pratiques scientifiques d'identification. Cependant, c'est une chose de comprendre un concept et de savoir l'utiliser dans un nombre limité de cas, et une autre de le définir. Un des **réquisits** majeurs de la définition d'un concept est qu'elle doit en couvrir toutes les instances. Or la difficulté de la définition du concept d'espèce réside précisément dans cette exigence de généralité : elle doit s'appliquer à *toutes* les espèces d'organismes, ou au moins aux espèces d'organismes pluricellulaires (nous y reviendrons).

Envisagé dans sa double dimension scientifique et quotidienne, **le concept d'espèce est tiraillé entre notre appréhension non scientifique de nombreuses espèces et l'exigence pour sa définition de s'appliquer à toutes les espèces vivantes et fossiles, même celles qui ne nous sont pas familières.**

Cette difficulté est redoublée par une autre, qui est commune à tous les concepts classificatoires. Une espèce est un regroupement d'organismes à un certain *rang* dans la classification du vivant, au-dessous duquel on trouve les sous-espèces ou variétés, et au-dessus duquel on trouve les genres, familles, ordres, classes, embranchements, règnes, ... Le concept d'espèce renvoie à l'ensemble des groupes d'organismes de ce rang, et sa définition doit permettre de faire comprendre pourquoi les petits vers blancs *Caenorhabditis elegans* forment bien ensemble une espèce et non un genre ou une sous-espèce. C'est pour répondre à cette exigence que de nombreuses définitions ont été proposées, dont certaines renvoient à la possibilité de produire des descendants viables, d'autres à un destin évolutif commun, d'autres encore à des processus historiques de séparation entre lignées.

L'usage des concepts classificatoires est un thème philosophique ancien qui a profondément influencé l'histoire des idées dans le monde occidental. **On espère en effet que ces concepts nous permettent de « découper le monde selon ses articulations »**, d'après l'expression platonicienne, et les philosophes antiques ont rivalisé d'ingéniosité pour fournir des critères permettant d'atteindre ce but. Le terme même d'« espèce » est l'héritier de cet effort tout autant métaphysique que scientifique pour regrouper les composantes du monde selon leurs affinités naturelles ; une autre difficulté majeure de la définition du concept d'espèce *d'organismes* est qu'il subit l'influence de cette tradition. Pourquoi employer ici le mot « subir » ? Parce que la tradition antique cherche à classer des éléments *statiques* alors que depuis que la communauté des naturalistes a été convaincue par les arguments de Darwin, les espèces sont conçues comme naissant, se transformant et s'éteignant. Même si cette conception n'est plus objet de débat, il est difficile, dans les tâches classificatoires, de se détacher d'une tradition réflexive aussi longue sur la meilleure façon de regrouper les différents éléments du monde : il est difficile de réconcilier les habitudes classificatoires acquises en réfléchissant à des objets conçus comme statiques avec une théorie au sein de laquelle ils ont un commencement et une fin (voir à ce sujet Kupiec et Sonigo, 2000).

L'influence de la tradition métaphysique et épistémologique sur les classifications biologiques a été renforcée par l'évolution de la chimie tout au long du XIX<sup>e</sup> siècle, débouchant sur la classification périodique de Mendéléïev. Cette entreprise classificatoire des éléments chimiques prolonge en effet les principes mis en avant par les savants antiques : c'est à partir de leurs propriétés chimiques, électriques, puis électroniques, conçues comme immuables, que les corps sont regroupés en espèces chimiques. Dans ce domaine, l'effort pour découper le monde selon ses articulations naturelles a été couronné d'un succès éclatant, proposant, semble-t-il, un modèle à suivre dans les autres disciplines scientifiques. Non pour ce qui concerne les organismes, cependant, en raison du caractère transitoire (sur le temps long) des groupes qu'ils forment. **La classification biologique est donc tiraillée entre un modèle classificatoire ancien et influent, renforcé par le succès de la classification chimique, et les conséquences des principes de la théorie de l'évolution.** La difficulté proprement conceptuelle consistant à inventer des principes de classification pour des groupes instables sur le temps long est si grande qu'elle se fait encore sentir aujourd'hui.

Mentionnons pour finir une autre source de difficulté : nous n'avons aujourd'hui encore qu'un accès partiel et lacunaire aux données qui pourraient nous permettre de construire une connaissance raisonnablement complète des espèces d'organismes. Si certaines espèces nous sont familières avant toute entreprise de connaissance scientifique, leur écrasante majorité nous reste inconnue encore aujourd'hui. Les estimations du nombre d'espèces vivant actuellement sur Terre vont de 2 millions à mille milliards (Mora *et al.*, 2011). En outre, un grand nombre d'espèces aujourd'hui éteintes n'ont pas laissé de traces. Pour ce qui concerne les espèces qui nous sont contemporaines, nombreuses sont celles auxquelles nous n'avons pas accès parce que leurs organismes sont trop petits ou leur durée de vie trop courte. Malgré l'essor de nos outils de connaissance du monde vivant microscopique depuis le XVII<sup>e</sup> siècle, qui s'est considérablement accéléré durant la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle, la part de *terra incognita* reste grande. Une telle situation de pauvreté des données fait de la taxinomie, la science de la classification des organismes, une discipline qui rappelle certaines enquêtes policières : il s'agit, à partir de faibles indices difficilement accessibles, de reconstituer pas moins que l'ensemble de l'histoire de la vie sur Terre.

## 2. Le débat scientifique sur les espèces dans sa dimension philosophique

Dans cette section seront présentées les solutions qu'ont proposées les biologistes pour résoudre les difficultés présentées ci-dessous. Comme ces solutions sont diverses et en désaccord les unes avec les autres, il y a débat, un débat structuré par des recours nombreux à des arguments philosophiques. Afin d'en rendre intelligibles les tenants et aboutissants, il convient tout d'abord de présenter la dimension historique de ce débat à partir de trois jalons : l'entreprise classificatoire de Linné au XVIII<sup>e</sup> siècle, la révolution darwinienne, puis la Synthèse Moderne de l'Evolution au milieu du XX<sup>e</sup> siècle. Les discussions sur la nature des espèces qui traversent la biologie à ces périodes sont nourries de références d'abord théologiques, puis épistémologiques, au sens où la question de savoir comment nous pouvons connaître les espèces est considérée comme directrice. Une fois exposée la dimension historique du débat sur les espèces, nous aborderons l'état de ce débat dans les années 1980-1990, c'est-à-dire au moment où il est le plus touffu et virulent, et prend le nom de « Problème de l'espèce ». Pour finir, nous présenterons les effets de ce débat sur l'ensemble des sciences de la vie.

### **a. L'entreprise classificatoire de Linné**

Si le monde vivant fait l'objet d'efforts de connaissance systématique dans de nombreuses traditions de par le monde, l'entreprise de connaissance qui a transformé, en Occident, la connaissance des espèces a été celle de Linné. Cherchant à réaliser un programme dont les motivations étaient tout autant scientifiques que théologiques, puisqu'il s'agissait de célébrer la gloire de Dieu en mettant au jour les richesses de sa création, Linné a proposé un ensemble de principes de classification dont le destin est remarquable. En effet, alors que lui-même, ainsi que ses contemporains, considéraient le monde vivant comme stable depuis sa création, les principes qu'il a mis en place ont été en partie conservés malgré la transformation radicale qu'a subie notre conception du monde vivant avec Darwin. Une telle destinée est inhabituelle dans l'histoire des sciences : **les successeurs darwiniens de Linné ont rejeté absolument sa conception d'ensemble du monde vivant, mais ont conservé malgré cela les méthodes de classification qu'il a proposées, alors qu'elles étaient fondées sur sa conception d'ensemble.** Cette dissociation entre principes descriptifs du monde vivant et techniques de classification, si elle est constitutive des pratiques actuelles en biologie, est cependant objet de critiques de la part de certains, qui militent pour l'abandon des principes linnéens de classification par souci de cohérence (voir <https://www.ohio.edu/phylocode/>).

La conception générale du monde vivant défendue par Linné possède les trois attributs qui seront réduits à néant par Darwin : le créationnisme (selon lequel c'est Dieu qui a créé les espèces), le fixisme (selon lequel les espèces, une fois créées, ne se transforment pas), et l'essentialisme (selon lequel un organisme appartient à une espèce en vertu d'un ensemble de propriétés nécessaires et suffisantes). Ces attributs ont des origines diverses : une origine théologique, dont Darwin aura à cœur de se débarrasser au nom d'une conception de la science comme radicalement séparée de la théologie, mais aussi une origine aristotélicienne, puisque la conception selon laquelle les espèces d'organismes, comme d'autres regroupements, possèdent des essences, est bien ancrée dans la tradition aristotélicienne. Pour Linné, c'est *parce que* les espèces sont stables et possèdent des essences que l'on peut les connaître et procéder à une classification des organismes. Les composantes métaphysiques de sa conception sont donc au fondement de son entreprise épistémologique, et ne peuvent en être séparées. Elles le seront cependant par la suite, ses principes de classification étant dissociés, à l'encontre de sa conception originale, de leur justification métaphysique. Ainsi, alors que

Linné propose une vision du monde vivant qui fonde les outils qu'il forge pour le connaître, ces outils seront par la suite arrachés à leurs fondations.

En quoi consistent les outils proposés par Linné et ses successeurs ? Il s'agit tout d'abord d'outils systématiques de *description*. Comme nous l'avons vu, notre connaissance des espèces est déterminée par deux caractéristiques : notre familiarité avec certaines espèces de nos environnements quotidiens d'une part, et la grande difficulté d'accès aux autres espèces d'autre part. Comme Linné s'était lancé dans une vaste entreprise de description systématique du monde vivant, il s'agissait non seulement de dépasser la première caractéristique, mais encore de trouver des moyens de pallier la seconde. Il s'agissait de construire un corpus de connaissances qui soit accessible à tous les naturalistes, de sorte que chacun puisse y contribuer à partir des mêmes standards. Ainsi les outils mis en place par Linné sont-ils avant tout des outils d'unification de la connaissance présente et future.

Donnons-en une présentation simplifiée à partir de l'exemple de la description d'une espèce nouvelle, inconnue jusqu'à ce jour. Le naturaliste qui rencontre un organisme dont il pense qu'il n'est pas encore connu de ses pairs a d'abord le devoir de s'assurer qu'il ne se trompe pas en parcourant, en bibliothèque, les revues et les monographies de systématique qui consignent le travail de ses collègues. On voit ici que depuis Linné, la connaissance des espèces est conçue comme une entreprise encyclopédique et universaliste qui dépend pour son existence même d'institutions internationales garantissant la circulation et le partage des connaissances. Le naturaliste, une fois qu'il a vérifié que l'organisme qu'il a sous les yeux n'a jamais été décrit auparavant, s'engage dans cette description : afin qu'elle puisse être utilisée par ses collègues, il est nécessaire qu'elle s'organise selon des critères communs à tous les naturalistes. Ainsi doit-il dresser une liste de caractères qui s'accordent avec ceux que la communauté a identifiés comme importants pour la classification de ce groupe d'organismes. En effet, même si notre naturaliste pense que l'organisme qu'il a sous les yeux appartient à une espèce qui n'a jamais été décrite, il sait le plus souvent le placer dans un groupe de rang supérieur à celui de l'espèce : il connaît peut-être son genre ou sa famille. Notons d'ailleurs que cette hiérarchie classificatoire a été proposée par Linné lui-même et fait partie de son édifice. **Il est important de remarquer ici que la liste des caractères jugés pertinents pour un groupe donné évolue au cours du temps. Par exemple, aujourd'hui, les caractères moléculaires (génétiques) tiennent une place importante, en plus des caractères morphologiques, comportementaux et écologiques qui sont utilisés depuis Linné.**

Notre naturaliste, après avoir examiné et mesuré son organisme, après en avoir éventuellement prélevé un échantillon pour séquencer tout ou partie de son ADN s'il s'agit d'un naturaliste d'aujourd'hui, en publie une description détaillée et standardisée qui est ensuite portée à la connaissance de l'ensemble de la communauté. Deux issues sont alors possibles. Soit l'espèce est vraiment nouvelle (au sens où personne ne l'avait décrite auparavant), et elle augmente alors le corpus des espèces décrites, soit elle avait déjà été décrite à l'insu de notre naturaliste. Dans ce cas, il faut procéder à une *révision taxinomique*. Il est important d'insister sur cette opération, qui est fondamentale dans la constitution de la connaissance taxinomique. Une révision taxinomique consiste à faire savoir à l'ensemble de la communauté des naturalistes que leur corpus de connaissances est erroné et à le corriger. Ainsi, pour poursuivre notre exemple, un autre naturaliste montrera que l'espèce supposément nouvelle avait déjà été décrite, de sorte que le nombre d'espèces connues sera diminué d'une unité après la révision. Les naturalistes ne se tromperont donc plus en croyant en

l'existence de deux espèces proches ; l'effet de la révision sera de corriger la croyance qu'ils avaient formée en lisant le travail de notre naturaliste initial.

Les révisions taxinomiques peuvent prendre une autre forme que celle qui vient d'être évoquée. Au lieu de réunir deux espèces décrites à partir d'arguments visant à montrer qu'elles n'en font qu'une, elles peuvent également consister à montrer qu'une même espèce décrite réunit de fait deux espèces. L'exemple des vers de terre présenté à la fin de cette entrée permettra d'illustrer ce cas.

La pratique de la révision taxinomique révèle une caractéristique fondamentale de la connaissance scientifique des espèces telle qu'opérationnalisée par Linné : les naturalistes, lorsqu'ils décrivent une espèce nouvelle, procèdent à l'énoncé d'une *hypothèse* et non à la description d'un fait. Comme cela été souligné, « espèce nouvelle » signifie « espèce qui n'a pas été encore décrite ». En décrivant une espèce nouvelle en ce sens, le naturaliste fait à vrai dire deux hypothèses, d'une part qu'en effet personne n'a décrit cette espèce auparavant, et d'autre part que les caractères qu'il décrit sont bien ceux d'une espèce, et non d'une variété ou d'un genre. L'existence même des révisions taxinomiques, qui constituent une part importante du travail taxinomique, indique que ces hypothèses, comme toutes les hypothèses scientifiques, sont faillibles et susceptibles d'être critiquées. **On voit donc ici que le travail taxinomique n'aboutit pas, contrairement à nombre d'idées reçues, aussi bien à l'extérieur de la biologie qu'en son sein, à une description immuable du monde vivant. Il aboutit au contraire à un réseau d'hypothèses dont le destin est d'être révisées, corrigées, affinées.**

Après avoir mis en lumière la structure hypothétique de la connaissance taxinomique, il convient d'insister sur les conditions de possibilité de la révision taxinomique. Jusqu'à présent, nous avons souligné l'importance d'institutions permettant le partage de la connaissance taxinomique sous forme de revues et de monographies spécialisées. Mais l'accès aux descriptions publiées ne suffit pas à assurer la possibilité du développement de la connaissance taxinomique. Une condition fondamentale est en outre de garantir l'accès à l'organisme lui-même qui a été décrit. Il porte le nom de « spécimen holotype » et sert de référence matérielle pour la description de l'espèce entière. Il doit à ce titre être conservé dans de bonnes conditions dans des collections accessibles aux chercheurs. Pourquoi est-il important que ces derniers puissent avoir accès à l'holotype ? Pour pouvoir eux-mêmes procéder aux examens qui rendent possible la description de l'espèce. On peut saisir l'importance d'une telle référence matérielle unique (de fait, en plus de l'holotype, il peut exister des « paratypes », c'est-à-dire d'autres spécimens de la même espèce, également conservés dans des collections, qui servent de références secondaires pour les chercheurs) si l'on se souvient que les critères utilisés dans les descriptions d'espèces évoluent au fur et à mesure que les connaissances se transforment. Ainsi, on peut aujourd'hui utiliser des caractères qui n'étaient pas accessibles auparavant, comme les caractères moléculaires, qui sont susceptibles de réfuter certaines hypothèses émises dans le passé. Or, si le spécimen qui a conduit à la première description n'est plus accessible, on ne peut pas savoir si les examens auxquels on procède concernent bien la même espèce. Les spécimens conservés dans les collections jouent donc un rôle fondamental dans l'entreprise de connaissance initiée par Linné ; ce sont eux qui garantissent le lien entre les corpus de connaissances publiés et les organismes dans leur matérialité.

Pour résumer, on voit ici que les outils de connaissance promus par Linné constituent depuis la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle un système opérationnel et dont l'efficacité est aujourd'hui encore admise par la communauté des systématiciens. Portant un regard philosophique rétrospectif sur ce que Linné et ses



successeurs ont mis en place, on peut comprendre comment il a été possible de détacher les outils de la connaissance taxinomique des fondements créationnistes, fixistes et essentialistes chers à Linné : c'est précisément en vertu de leur caractère *opérationnel* qu'on a pu continuer de les utiliser après avoir abandonné leurs fondements. Que signifie « opérationnel » ici ? Ce terme est associé aux opérations de mesure dont l'utilité scientifique ne dépend pas de prises de parti relatives à la signification des concepts correspondants. Il se trouve que certains concepts physiques ont fait l'objet de longs débats relatifs à leur signification, alors que les moyens de *mesurer* les quantités associées étaient disponibles depuis longtemps. Cela a été le cas du concept de température (Chang, 2004). On observe dans l'exemple de la température une dissociation entre *utilisation* et recherche de la meilleure *définition* du concept, ce qui relève de l'utilisation étant appelé « opérationnel ». Certains scientifiques préoccupés par les questions méthodologiques (Bridgman, 1927 ; Stevens, 1935 ; pour une présentation et une discussion de leur position, voir Chang 2009, Gillies, 1972 et Hardcastle, 1995), qui ont remarqué qu'une telle dissociation était possible, ont défendu la thèse selon laquelle, finalement, la définition d'un concept scientifique peut se réduire aux règles de son utilisation, et en particulier aux conditions régissant la mesure de la quantité correspondante. Cette thèse est appelée « opérationnalisme ». On pourrait avoir l'impression que les règles de la taxinomie linnéenne « opérationnalisent » en ce sens le concept d'espèce : serait une espèce, dans ce cas, un groupe identifié et décrit en suivant les règles de la taxinomie linnéenne. Cela reviendrait cependant à négliger complètement les multiples liens qui existent, dans la biologie de l'évolution, entre le concept d'espèce et d'autres concepts fondamentaux. Ces liens font l'objet des sections 2.2 et 2.3.

## b. La révolution darwinienne

La théorie darwinienne de l'évolution implique que les espèces ne possèdent plus les attributs que Linné met au fondement de sa propre approche : dans le cadre strictement scientifique défendu par Darwin, il n'est plus question de considérer purement et simplement que les espèces ont été créées par Dieu ; on leur donne une dimension historique, impliquant qu'elles naissent, se transforment et s'éteignent ; et enfin, Darwin refuse de concevoir l'appartenance à une espèce comme régie par la possession d'un ensemble de propriétés nécessaires et suffisantes. A partir de quels principes dérive-t-on ces conséquences pour les espèces ?

Sans entrer dans le détail historique de la théorie proposée par Darwin lui-même, présentons d'emblée les principes de la théorie de l'évolution telle qu'elle est aujourd'hui mobilisée par les biologistes. Elle **s'articule** autour des principes suivants : tout organisme est le descendant d'un ou deux organismes, ses parents, et leur ressemble bien que quelques différences puissent apparaître d'une génération à l'autre (c'est le principe de descendance commune avec modification) ; les modifications qui peuvent apparaître chez les descendants sont aléatoires au sens où elles ne sont pas causées par l'environnement des parents (principe du caractère aléatoire des mutations) ; durant leur existence, les organismes sont soumis à deux mécanismes de tri, dont l'un est partiellement aléatoire (c'est la sélection naturelle) et l'autre complètement aléatoire (c'est la dérive génétique). Ainsi chaque organisme a-t-il une probabilité strictement inférieure à 1 de se reproduire ; cette probabilité est déterminée à la fois par les caractéristiques de son espèce, incluant la façon dont ses membres interagissent en général avec leur environnement, et par des événements indépendants de ces caractéristiques. Par exemple, le nombre de descendants produits par une reine abeille peut être sévèrement affecté par l'éventualité d'un incendie détruisant l'arbre qui porte son nid, même si par

ailleurs cet arbre offre des conditions particulièrement propices à la reproduction. Ainsi le nombre de descendants que produisent les organismes ne peut-il pas être déterminé en vertu de leurs seules caractéristiques et des caractéristiques stables de leur environnement, mais dépend d'événements *contingents*, c'est-à-dire qui ne sont pas déterminés par les interactions généralement observées entre eux et leur environnement.

Le principe de descendance commune avec modification est celui qui s'oppose à la thèse créationniste, puisqu'il inscrit la naissance des espèces dans l'histoire de la vie, sans qu'il soit nécessaire de faire appel à un acte créateur qui en rompe le cours naturel. Il s'oppose également au fixisme, puisqu'il ouvre la possibilité que les descendants diffèrent, aussi subtilement soit-il, de leurs parents. Les principes du caractère aléatoire des mutations, de la sélection naturelle et de la dérive génétique visent à expliquer comment la transformation s'opère sur le temps long. Remarquons au passage que, même si le principe de descendance commune avec modification s'oppose à la fois au créationnisme et au fixisme, cela ne signifie pas que ces deux thèses soient nécessairement liées. Par exemple, Lamarck défendait la première mais pas la seconde, en tant que promoteur d'une approche transformiste. Si le principe de sélection naturelle, conçu par Darwin sur le modèle de la sélection artificielle, permet d'attribuer aux propriétés des organismes, responsables de leurs adaptations, une part de leur succès reproductif, la théorie de l'évolution sous sa forme actuelle met également l'accent sur le rôle des événements vis-à-vis desquels les adaptations sont indifférentes, insistant ainsi sur le fait que l'histoire de vie des individus, et donc ce qu'il advient des espèces, dépend de nombreux facteurs contingents.

Afin de clore cette section sur les propositions de Darwin, tournons-nous vers celles qui concernent l'existence des espèces, qui continuent de susciter nombre d'interrogations. Dans *L'origine des espèces*, Darwin semble défendre deux thèses contradictoires à propos de la réalité des espèces. **D'une part, il affirme que puisque les naturalistes ne parviennent pas à s'entendre sur la bonne façon d'identifier les espèces, c'est sans doute qu'elles ne correspondent à rien dans la réalité, mais sont seulement des constructions commodes pour la classification** (c'est le chapitre II de *L'Origine des espèces* qui est consacré aux espèces ; Darwin y dit en particulier que « I look at the term species, as one arbitrarily given for the sake of convenience to a set of individuals closely resembling each other, and that it does not essentially differ from the term variety, which is given to less distinct and more fluctuating forms. The term variety, again, in comparison with mere individual differences, is also applied arbitrarily, and for mere convenience sake»). **D'autre part, le titre de son ouvrage présuppose l'existence des espèces.** Qu'en est-il ? Que Darwin pense-t-il vraiment des espèces ? Rappelons qu'au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, le débat sur la nature des espèces est déjà lancé. Les naturalistes, qu'ils soient ou non transformistes, n'attribuent pas tous aux mêmes caractères la capacité à associer un organisme à un nom d'espèces. Nombreux sont ceux qui, comme Buffon (1749), considèrent que l'interfécondité garantit l'appartenance à une même espèce, mais est-elle nécessaire ? Quelle place attribuer à la ressemblance ? On peut faire l'hypothèse selon laquelle c'est le fameux graphique représentant la structure arborescente de l'histoire de la vie, seul schéma de *L'Origine des espèces*, qui permet de répondre à ces questions : **les espèces sont des entités historiques transitoires, dont certaines peuvent être facilement différenciées les unes des autres à un moment donné** (correspondant aux lignes horizontales sur le schéma).

La théorie de Darwin n'a pas fait l'objet d'un accord immédiat au sein des biologistes. Si les

naturalistes ont été assez rapidement convaincus, d'autres communautés ont fait preuve de réticences dont certaines étaient d'origine religieuse. C'est seulement après le travail considérable d'unification effectué par les promoteurs de la Synthèse Moderne de l'Evolution que la théorie de l'évolution est devenue le cadre uniformément accepté qui structure l'ensemble des sciences du vivant. Les conséquences de ce travail sur la compréhension du concept d'espèce sont présentées dans la section suivante.

### **c. Les contributions de la Synthèse Moderne de l'Evolution à la question de savoir ce que sont les espèces**

La Synthèse Moderne de l'Evolution consiste tout d'abord en un effort pour montrer la compatibilité et la complémentarité entre la théorie de Darwin et d'autres domaines des sciences du vivant (son histoire a été racontée en détail par l'un des ses principaux acteurs : Mayr, 1982 ; voir aussi Mayr et Provine, dir., 1990). Certains de ces domaines existaient déjà depuis longtemps, comme la biologie comparée, la paléontologie et la systématique, mais d'autres sont apparus au début du XX<sup>e</sup> siècle, comme la génétique, qui s'est ensuite développée en dialogue et en harmonie avec la théorie de l'évolution. La biologie du développement, de son côté, est restée à l'écart de la Synthèse Moderne.

En premier lieu, les évolutionnistes des années 1930 se sont attachés à faire valoir que la discipline nouvelle de la génétique, qui s'était constituée durant les premières décennies du XX<sup>e</sup> siècle, était non seulement parfaitement compatible avec la théorie de Darwin, mais qu'elle l'enrichissait considérablement en l'associant à une théorie de l'hérédité qui manquait à Darwin. En outre, elle permet de proposer des modèles testables. S'est ainsi développée la génétique des populations, qui est aujourd'hui la branche mathématisée la plus ancienne de la théorie de l'évolution. Elle étudie la façon dont les distributions géniques varient dans le temps au sein de populations d'une même espèce, ou d'un petit nombre d'espèces différentes. Plus tard, dans les années 1950-1960, la génétique a pris le tournant moléculaire qui lui a donné la figure que nous lui connaissons aujourd'hui, ce qui a encore enrichi la théorie de l'évolution, qui s'applique désormais aux lignées de gènes autant qu'aux lignées d'organismes.

Au cours des années 1930 et 1940, la théorie de l'évolution ne s'est pas seulement dotée d'une théorie de l'hérédité, mais a également étendu son domaine vers le passé et dans l'espace : elle s'est en effet constituée comme cadre théorique unifiant de la paléontologie et de la biologie comparée. Plus tard, à l'occasion de la traduction en anglais du livre fondateur de Willi Hennig *Fondements d'une théorie de la systématique phylogénétique* (*Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, 1950, traduit en 1962 sous le titre *Phylogenetic Systematics* en 1966), c'est la science de la classification qui s'est à son tour insérée dans le cadre théorique évolutionniste.

Au total, c'est presque la totalité des domaines de la biologie qui ont trouvé dans la théorie de l'évolution un puissant cadre unificateur, presque, car la biologie du développement a suivi un chemin indépendant durant l'essentiel du XX<sup>e</sup> siècle, et l'écologie fonctionnelle reste toujours à l'extérieur de ce cadre. Quelles conséquences ce profond remodelage théorique a-t-il eu sur le concept d'espèce ? Les acteurs de la Synthèse Moderne, conscients du caractère central de ce concept dans l'immense édifice théorique qu'ils étaient en train de bâtir, ont activement cherché à le définir de façon satisfaisante de sorte à résoudre les problèmes rencontrés par Darwin dans ses débats avec ses prédécesseurs. Mais leurs efforts n'ont pas été couronnés de succès : plutôt que de trouver une

solution à cette question conceptuelle, ils en ont fait ressortir toute la difficulté car ils n'étaient pas d'accord entre eux sur les raisons pour lesquelles les espèces sont importantes dans l'évolution. Leurs différentes propositions préfigurent le débat de la fin du XX<sup>e</sup> siècle.

Qu'est-ce qui structure les différences entre les acteurs de la Synthèse Moderne à propos du concept d'espèce, et quels ont été leurs apports relativement à l'état du débat du temps de Darwin ? Ce qui est apparu clairement avec l'intégration dans la théorie de l'évolution d'une théorie de l'hérédité (la génétique), c'est que l'espèce est le lieu par excellence des processus évolutifs. On peut le voir aussi bien dans la position de Mayr que dans celle de Hennig. Dans le cas des organismes à reproduction sexuée, c'est au sein d'une même espèce que s'effectuent les recombinaisons entre gènes. L'espèce, ou plus précisément les populations qui la composent, apparaît donc comme le creuset de la diversification, elle-même façonnée par la suite par la sélection naturelle. Pour les organismes sexués, les frontières entre espèces semblent donc déterminantes, puisque les processus évolutifs, tels qu'ils sont reflétés dans les transformations des fréquences géniques au cours du temps, sont différents à l'intérieur d'une même espèce et à l'extérieur, c'est du moins la position développée par Mayr, selon qui l'interfécondité, à savoir la capacité des organismes sexués à produire des descendants par échanges de gènes, est précisément ce qui définit une espèce. Ainsi, pour Mayr, le concept d'espèce ne s'applique qu'aux organismes sexués. Une autre conséquence de la thèse selon laquelle les espèces sont définies par l'interfécondité est que l'espèce, selon Mayr, est le seul groupe taxinomique qui possède une véritable identité évolutive. Au-dessous du rang de l'espèce, les variétés peuvent être identifiées par les processus de sélection mais ne constituent pas des barrières à l'échange génétique : deux membres de deux variétés différentes peuvent se reproduire ensemble. Au-dessus du rang de l'espèce, on regroupe des organismes qui ne peuvent se reproduire ensemble, c'est-à-dire que les groupes ainsi constitués englobent d'autres groupes au sein desquels ont lieu des processus évolutifs différents. **Pour ces raisons, le rang de l'espèce est le seul qui soit bien fondé du point de vue évolutif.** Du côté des études phylogénétiques, Hennig a conçu l'unification entre la systématique et la théorie de l'évolution de sorte que dans la représentation arborescente de la classification, qui reflète l'histoire de la vie sur Terre, les rameaux représentent, justement, des espèces, qui apparaissent donc, selon Hennig comme selon Mayr, comme des unités fondamentales de la dimension historique de la vie<sup>[1]</sup>. On notera cependant que Mayr et Hennig ne s'entendent pas sur ce qui fait une espèce : **l'interfécondité pour l'un, le fait d'être un rameau de l'arbre de la vie pour l'autre.** Ainsi, le consensus qui prévaut au sein des fondateurs de la Synthèse Moderne sur l'importance des espèces dans l'évolution ne s'accompagne pas d'un semblable accord sur la définition du concept. Au contraire, le différend théorique se creuse encore par rapport à ce qu'il était à l'époque de Darwin. Nous approfondirons, à titre d'exemples, les deux positions déjà évoquées, qui sont les plus éloignées : celle de Mayr définissant une espèce à un instant donné, et celle de Hennig faisant ressortir la dimension historique des espèces. Cela nous permettra de comprendre l'articulation entre le « Problème de l'espèce » et les principes de la théorie de l'évolution.

Commençons par présenter la position de Mayr, qui a joué un rôle important dans la clarification des présupposés de la théorie de l'évolution (voir en particulier Mayr, 1970). Il est en particulier célèbre pour avoir brocardé ce qu'il appelle la « pensée typologique », qui s'oppose à la « pensée populationnelle » et qui ne s'intéresse aux espèces qu'en tant que leurs membres instancieraient des « types », c'est-à-dire des ensembles distinctifs de propriétés. Pour lui, concevoir les espèces de cette

façon, c'est-à-dire par l'intermédiaire de propriétés instanciées par leurs membres, c'est retomber dans l'essentialisme pourtant mis à bas par Darwin. **Mayr insiste sur le fait que les espèces, et surtout les populations en leur sein, ne doivent pas être considérées comme des entités statiques mais comme des entités en devenir.** C'est au sein des populations qu'apparaissent les différences entre descendants, qui seront soumises à la sélection naturelle. En prônant une représentation populationnelle du vivant, Mayr souligne le potentiel de transformation des populations et définit le lieu de cette transformation comme étant l'espèce. Une espèce d'organismes à reproduction sexuée est délimitée par les « barrières » que forme l'impossibilité pour ses membres de se reproduire avec des membres d'autres espèces puisque pour Mayr, c'est la capacité de reproduction qui définit une espèce. Cette définition est nommée « Concept Biologique d'Espèce », une appellation malheureuse et trompeuse, d'une part parce que les autres « concepts » d'espèce désignent tout aussi bien des entités biologiques, et d'autre part parce que l'appellation « concept » renvoie à une définition, alors qu'**il est plus judicieux, comme nous le verrons, de considérer qu'il s'agit d'un critère d'identification de certaines espèces.**

Attardons-nous un instant sur les caractéristiques de cette définition. Mayr refuse absolument de faire du concept d'espèce un concept purement et simplement classificatoire. Au contraire, il a pour but que sa définition reflète le rôle que jouent les espèces dans les processus évolutifs. Selon lui, le mélange des gènes au sein d'une population constitue un processus particulièrement important, en tant que lieu de la diversification des organismes. C'est pour cette raison qu'il considère les « barrières à la reproduction » comme devant délimiter les espèces. Comme cela a été maintes fois souligné (voir en particulier l'ouvrage collectif dirigé par Claridge, Dawah et Wilson, 1997), il s'agit d'une définition *synchronique* du concept d'espèce : elle n'est applicable qu'à un moment donné, puisqu'il n'y aurait pas de sens à se demander si deux organismes vivant à plusieurs milliers d'années d'écart peuvent se reproduire. En outre, elle ne s'applique qu'aux organismes à reproduction sexuée et laisse de côté les organismes à reproduction asexuée.

A l'opposé de la définition proposée par Mayr, on trouve celle défendue par Hennig dans le cadre de sa systématique phylogénétique. Bien que Hennig soit un systématicien, la définition qu'il propose n'a rien de « typologique » au sens de Mayr. **Comme Mayr, Hennig adopte la conception populationnelle qui est au cœur de la théorie de l'évolution.** Cependant, le but de son travail est d'unifier la systématique et la théorie de l'évolution, comme d'autres ont unifié la génétique, la paléontologie, et la théorie de l'évolution. C'est la raison pour laquelle la définition du concept d'espèce qu'il propose cherche à représenter la dimension temporelle des espèces, en tant qu'entités *diachroniques*. Comme il cherche à rendre rigoureuse et opérationnelle la représentation arborescente de l'histoire de la vie qui figure dans le schéma de *L'Origine des espèces*, il propose que les espèces soient conçues comme des rameaux de l'arbre de la vie : un rameau est l'ensemble des organismes qui vivent entre deux divergences entre branches (deux spéciations, ou apparitions de nouvelles espèces), ou entre une spéciation et une extinction (le moment où tous les membres d'une espèce sont morts). Cette définition prendra par la suite le nom de « Concept Phylogénétique d'Espèce ».

On voit que la définition de Hennig possède des caractéristiques fort différentes de celle de Mayr. Tout d'abord, elle s'applique aussi bien aux organismes à reproduction sexuée qu'aux organismes à reproduction asexuée. **Elle ne cherche pas à représenter le rôle de l'espèce dans les processus de l'évolution, mais représente au contraire les résultats de ces processus, à savoir la structure divergente de l'arbre de la vie.** On devine aisément, au vu des choix opposés qui sont faits par Mayr et Hennig

pour définir le concept d'espèce, qu'un consensus sur ce thème sera difficile à atteindre. A vrai dire, pendant les décennies suivantes, d'autres choix théoriques seront encore mis au jour, ce qui contribuera à dessiner une carte complexe des options théoriques au sujet de la place des espèces dans l'évolution.

#### d. Les positions en présence dans le grand débat de la fin du XX<sup>e</sup> siècle

Parmi la vingtaine de définitions du concept d'espèce identifiées au début des années 2000, certaines sont des variantes des propositions de Mayr et de Hennig, mais il en existe de nombreuses autres sortes. Cette cacophonie est représentative de la confusion conceptuelle qui régnait à ce moment. Dans cette section, les divergences théoriques seront ramenées aux quatre principales options en présence. Nous les présenterons de sorte à faire ressortir les lignes du débat (de nombreux ouvrages et articles ont été consacrés au « Problème de l'espèce », voir par exemple : Otte et Endler, dir., 1989; Ereshefsky, dir.; 1992 ; Kimbel et Martin, dir., 1993 ; Claridge, Dawah et Wilson, dir., 1997 ; Mayden, 1997 ; Howard et Berlocher, dir., 1998 ; Wilson, dir. 1999 ; Wheeler et Meier, dir., 2000 ; Hey, 2001a, b ; Mallet, 2001 ; Wu, 2001 ; Noor, 2002 ; Stamos, 2007 ; Kitcher, 1984).

Commençons par une option caractérisée par son refus de l'approche commune à Mayr et à Hennig, qui cherchent tous deux à donner une définition du concept d'espèce qui le situe d'emblée au cœur de la théorie de l'évolution. Selon l'approche *phénéticiste*, le concept d'espèce ne doit pas être un concept théorique (voir Sokal, 1973 ; Mallet, 1995 ; 2001 ; Coyne et Orr, 2004). En référence à la distinction présentée plus haut, nous pouvons dire que les phénéticistes envisagent le concept d'espèce comme un concept strictement observationnel. Selon eux, il est en effet préférable de s'abstenir de tout engagement théorique vis-à-vis du concept d'espèce et s'en tenir aux observations. Ils considèrent que c'est la meilleure façon de sortir de la confusion conceptuelle produite par la prolifération des définitions. Ainsi cherchent-ils à s'en tenir à des listes de critères d'identification des espèces. Critères non seulement morphologiques et physiologiques, mais aussi moléculaires. Afin de les rendre aussi précis que possible, les phénéticistes ont tenté de les quantifier. Plus précisément, ils ont proposé des outils permettant de quantifier les comparaisons entre propriétés morphologiques ou moléculaires des organismes de sorte à mesurer si tel spécimen *A* ressemble davantage au spécimen *B* qu'au spécimen *C* ou en est plus proche génétiquement. Ces grilles de comparaison sont volontairement élaborées sans aucune référence à aucun élément non-observationnel que ce soit. Par exemple, si l'on connaît l'histoire phylogénétique des familles des spécimens considérés, on ne doit pas en tenir compte pour quantifier les comparaisons entre caractères, car une telle connaissance n'est pas strictement a-théorique. La motivation de la position phénéticiste est la suivante : puisque le dissensus théorique règne quant à la définition du concept d'espèce, il est plus judicieux de se passer de tout apport théorique pour le définir. On voit ici que les phénéticistes sont attentifs à l'argument de la charge théorique, selon lequel si, dans un énoncé, le sens d'un concept repose sur une hypothèse ou une théorie que l'on veut tester en utilisant cet énoncé, alors apparaît un risque de circularité. C'est d'une telle circularité que les phénéticistes veulent se prémunir en recourant exclusivement à des propriétés mesurables, ou du moins observables. Ainsi prônent-ils une forme de neutralité théorique pour définir le concept d'espèce, en complète opposition avec ceux, comme Mayr et Hennig, qui veulent au contraire inscrire la définition dans le cadre de la théorie de l'évolution.

La caractéristique la plus séduisante de l'option phénéticiste est peut-être cette volonté de trancher le débat théorique en se passant de toute théorie. Reste à savoir si cela est possible. Un argument général

leur a été opposé, selon lequel il est tout simplement impossible de chercher à quantifier des comparaisons entre propriétés de façon absolument a-théorique. En effet, le choix des critères de comparaison n'est jamais neutre théoriquement, mais repose toujours sur des préférences théoriques. On le voit concrètement lorsque l'on tente de comparer les caractères de deux spécimens : une comparaison aveugle, caractère par caractère, a toute les chances de déboucher sur un résultat aberrant. Tout taxinomiste sait, en raison de la familiarité qu'il entretient avec le groupe dont il est spécialiste, que certains caractères sont plus fiables que d'autres pour déterminer l'appartenance à une espèce (par exemple, parce qu'ils sont moins variables, ou parce que l'on connaît bien dans quelle mesure ils sont variables, ou encore parce qu'on a des connaissances sur l'histoire du groupe en question). Ainsi est-il vain d'espérer établir des comparaisons entre ensembles de caractères qui soient complètement neutres vis-à-vis des théories disponibles, puisque les critères mêmes de la comparaison ne peuvent être justifiés que par des considérations théoriques. On retrouve ici une forme de l'argument présenté par Nelson Goodman contre l'utilisation de la notion de ressemblance en métaphysique : pour déterminer si deux situations se ressemblent, on se fonde toujours sur un critère qui dépasse la comparaison en question (Goodman, 1968).

Les trois autres grandes options sur la définition du concept d'espèce en font un concept théorique central au sein de la biologie de l'évolution. Selon la première, le « Concept Biologique d'Espèce » rencontré ci-dessus, l'appartenance à une même espèce est définie par la capacité à engendrer des descendants féconds, il s'agit de l'option proposée par Mayr. Selon la deuxième, appelée « Concept Ecologique d'Espèce », ce sont surtout ses relations avec son environnement qui définissent une espèce. Enfin, pour la troisième, le « Concept Phylogénétique d'Espèce » inspiré de Hennig, une espèce est un rameau de l'arbre de la vie (Hennig, 1966 ; Mayden, 1997 ; Simpson, 1951, 1961). Selon cette dernière approche, une espèce qui donne naissance à une nouvelle branche du réseau cesse d'être l'espèce qu'elle était avant cet événement et devient une nouvelle espèce. Elle implique également que l'anagenèse (la transformation des caractères des membres d'une même lignée au cours du temps) n'est pas reconnue comme un processus de formation d'une nouvelle espèce. Comme on va le voir, chacune de ces options prône un lien théorique différent entre le concept d'espèce et la théorie de l'évolution, et possède, en outre, son lot propre d'aspects contre-intuitifs.

Commençons par le « Concept Biologique d'Espèce ». Cette appellation est motivée par l'hypothèse selon laquelle les relations entre organismes (relations « biologiques ») à un moment donné sont un moteur important de l'évolution. Comme on l'a vu, cette définition fait ressortir les espèces comme les creusets de la diversité (et, par suite, de l'évolution) : c'est parce que, au sein des espèces à reproduction sexuée, ont lieu des recombinaisons entre génomes que peut s'établir une diversité propre à favoriser à la fois le maintien de la population et son adaptation à un environnement changeant. En mettant l'accent sur les populations, c'est-à-dire sur les groupes d'organismes d'une même espèce, Mayr et les promoteurs du « Concept Biologique d'Espèce » identifient la *dynamique des échanges de gènes* comme un facteur déterminant de l'évolution. C'est la raison pour laquelle ils choisissent de définir le concept d'espèce de façon synchronique, comme des ensembles d'organismes interféconds à un moment donné. En effet, pour eux, c'est la possibilité d'échanger des gènes qui délimite les ensembles d'organismes qui peuvent compter comme des unités d'évolution. Ce sont les « barrières à la reproduction » qui empêchent les échanges génétiques et structurent la diversité interspécifique, c'est-à-dire qu'elles sont à l'origine des divergences phylogénétiques (pu encore de la formation de rameaux dans l'arbre de la vie).

Les critiques les plus importantes qui ont été portées contre le « Concept Biologique d'Espèce » sont d'une part que cette définition ne peut être appliquée que de façon synchronique et d'autre part qu'elle exclut les organismes à reproduction asexuée (Donoghue, 1985 ; Eldredge et Cracraft, 1980 ; Ghiselin, 1974 ; Sokal et Crovello, 1970). La première critique a d'autant plus de poids que l'on prend plus au sérieux la dimension historique des espèces, caractéristique majeure de la conception post-darwinienne du vivant. Si les espèces évoluent, n'est-ce pas un défaut grave que cette dimension temporelle n'apparaisse pas dans la définition du concept d'espèce ? La réponse à cette critique est que l'interfécondité est précisément conçue par Mayr comme la condition même de l'évolution, comprise comme modification dans les flux de gènes. Ceux qui veulent définir autrement le concept d'espèce, tout en maintenant le rôle des espèces dans l'évolution, doivent donc avoir des arguments pour minorer l'importance de l'interfécondité dans le processus de l'évolution, c'est-à-dire pour avancer que d'autres facteurs sont au moins aussi importants. Nous en verrons des exemples par la suite.

La seconde critique fait encore l'objet de vifs débats. On ne peut s'en emparer que si l'on prend conscience de l'existence d'une question préliminaire, qui conditionne également la discussion des autres définitions du concept d'espèce. Cette question préliminaire est la suivante : veut-on que le concept d'espèce s'applique à l'ensemble des organismes, ou bien considère-t-on qu'il n'a de sens que pour *certain*s organismes, par exemple ceux qui se reproduisent de façon sexuée, ou ceux qui forment des lignées divergentes ? Elle est au centre du grand débat actuel sur la meilleure façon de considérer la place des micro-organismes dans l'ensemble du vivant. Selon les choix théoriques que l'on défend, on admettra ou non qu'ils se divisent en espèces. Le débat sur la place des micro-organismes est encore plus ouvert que celui sur la définition du concept d'espèce. On retiendra pour le moment que si l'on pense que le concept d'espèce doit s'appliquer universellement à l'ensemble du vivant, alors on ne se satisfera pas du « Concept Biologique d'Espèce ».

Passons à présent au « Concept Ecologique d'Espèce », qui définit l'appartenance à une même espèce par un « destin évolutif commun » (Wiley, 1981 ; Van Valen, 1976). Cela signifie que l'environnement agit de façon comparable sur les membres d'une même espèce, de sorte que la sélection et la dérive aient des effets comparables sur les populations qu'ils forment. Cette option théorique met l'accent sur l'unité d'une espèce en tant qu'elle interagit avec son environnement. Ce ne sont donc pas les flux de gènes qui sont ici privilégiés pour définir les espèces, mais les interactions des organismes avec leur environnement. On voit que la définition du concept d'espèce sert ici encore à véhiculer une conception particulière des processus jugés importants pour l'évolution : celle-ci ne nie pas l'importance des flux de gènes ni de ce qui les bloque, mais considère que les interactions avec l'environnement ont plus de poids.

La critique majeure que l'on peut porter contre cette définition est qu'elle est particulièrement difficile à appliquer. On peut en effet partager la thèse qu'elle véhicule sur l'importance des interactions entre une population et son environnement dans les processus évolutifs et néanmoins considérer qu'il est fort difficile d'identifier dans la nature les propriétés distinctives d'un « destin évolutif commun ». Le « Concept Ecologique d'Espèce » peine à devenir opérationnel, c'est-à-dire utilisable dans la pratique, malgré son fondement théorique (voir Mayden, 1997).

Enfin, le « Concept Phylogénétique d'Espèce » rend explicite la dimension historique des espèces et en fait leur propriété la plus importante. Dans ce cadre, les espèces sont faciles à représenter



théoriquement comme des rameaux du réseau généalogique des organismes, qui figure l'ensemble des organismes passés et présents ainsi que leurs relations de descendance. Une telle représentation est une idéalisation, car on n'a jamais accès, dans la pratique, à des informations aussi détaillées sur les relations généalogiques entre organismes. Elle a cependant l'avantage de donner une image absolument claire des espèces comme des lignées au sein desquelles les organismes entretiennent des relations réticulées, alors que les espèces entretiennent entre elles des relations de divergence phylogénétique, ce qui signifie que deux organismes d'espèces différentes ne peuvent avoir de descendants féconds. On voit que cette définition reste muette sur les causes des divergences entre lignées aussi bien que sur les causes du maintien de relations réticulées au sein d'une lignée mais fait des espèces les meilleurs indices du processus évolutif dans son entière complexité, qui comprend non seulement les flux de gènes, mais encore les effets de l'apparition d'une barrière à la reproduction, ou encore tout événement contingent (au sens de : qui n'a pas pour cause un processus évolutif) qui a des effets sur l'intégrité d'une lignée.

La caractéristique qui vient d'être mentionnée, à savoir que les espèces, selon le « Concept Phylogénétique d'Espèce », sont avant tout les *effets* de différents processus évolutifs, a parfois été considérée comme un défaut. Elle a en effet pour conséquence de ne renvoyer à aucun processus évolutif particulier dans la définition du concept d'espèce. Ainsi voit-on clairement que, contrairement au « Concept Biologique d'Espèce » et au « Concept Ecologique d'Espèce », qui incluent des processus évolutifs dans la définition du concept d'espèce, le « Concept Phylogénétique d'Espèce » est le fruit du choix théorique selon lequel la diversité des processus pertinents est telle qu'il serait réducteur de n'en mentionner que certains dans la définition du concept d'espèce. Au sein de ce cadre théorique, on considère que ce n'est pas la tâche de la définition du concept d'espèce de mentionner les processus qui donnent naissance aux espèces ; au contraire, c'est une tâche empirique à part entière que de déterminer, dans chaque cas, quels mécanismes ont été à l'origine d'un événement de spéciation. Insister sur le caractère *empirique* de cette tâche, c'est refuser de présupposer que les spéciations sont majoritairement causées par la survenue de barrières à la reproduction, mais au contraire se tenir prêt à découvrir d'autres causes. Par conséquent, un avantage majeur du « Concept Phylogénétique d'Espèce » est de clarifier les rapports entre le concept d'espèce et celui de spéciation au sein de la théorie de l'évolution. Une fois les espèces définies comme des rameaux du réseau généalogique des organismes, l'enquête empirique sur les mécanismes causant les divergences peut s'ouvrir. Cette définition du concept d'espèce la rend libre de tout présupposé sur l'importance respective des différents mécanismes (Samadi et Barberousse, 2006, 2009, 2010). Cela permet en particulier de ne pas supposer que la spéciation allopatrique (qui fait suite à la constitution d'une barrière à la reproduction entre deux populations) est le mécanisme par défaut, comme on en a longtemps fait l'hypothèse, et de garder l'esprit ouvert vis-à-vis d'autres mécanismes.

Avant de clore cette section consacrée au « Problème de l'espèce » tel qu'il a été discuté des années 1980 aux années 2000, il convient de mentionner une autre position, qui ne se situe pas exactement sur le même plan que celles qui viennent d'être présentées. Il s'agit de la position défendue par Ghiselin (1974), puis Hull (1978), selon laquelle les espèces ne doivent pas être considérées comme des classes d'organismes mais comme des individus. La principale motivation en faveur de cette position est que les espèces, contrairement aux classes, naissent et s'éteignent (voir Reydon, 2003, 2008 pour une discussion éclairante sur cette motivation). On peut saluer dans la thèse de Hull et Ghiselin une contribution majeure relevant de la philosophie de la biologie. Ils proposent en effet une

transformation fondamentale de la façon dont nous devons concevoir l'ontologie des objets des sciences de la vie, en étendant la notion d'individu afin de l'appliquer à ce qui est traditionnellement considéré comme des classes. Cette proposition a le grand avantage de donner une conception claire de la cohésion des espèces. **Malgré l'attrait intellectuel qu'elle peut susciter, elle reste cependant à l'écart du débat en raison des incertitudes qui entourent le concept d'individu.** La position de Ghiselin et Hull manque pour l'instant de fondement théorique car elle suppose de s'appuyer sur un édifice à la fois biologique et métaphysique qui clarifie la notion d'individualité ; or un tel édifice n'est pas encore disponible.

Dans cette section ont été passées en revue les quatre positions principales qui ont structuré le « Problème de l'espèce » à la fin du XX<sup>e</sup> siècle. Les avantages et les inconvénients de ces propositions théoriques ont été résumés ; on a également insisté sur les motivations théoriques de leurs défenseurs. Il est important de signaler que ce sont les positions *monistes* qui ont été présentées, à savoir celles qui considèrent que le concept d'espèce doit être défini de façon unique. Une position *pluraliste* est également possible, selon laquelle le concept d'espèce ne peut être défini de façon univoque, mais admet plusieurs définitions selon l'endroit où l'on se trouve dans l'arbre de la vie (Dupré, 2001).

#### e. Analyse du débat sur le concept d'espèce

A la fin des années 1980 est apparu, dans le débat relatif à la définition du concept d'espèce, un point de vue qui a progressivement été considéré comme indiquant une issue possible. Il s'agit du point de vue de Kevin De Queiroz (1998), selon lequel **il est utile de distinguer entre deux questions qui ont été confondues jusqu'alors. La première question est : que sont les espèces ? La seconde est : comment les reconnaît-on sur le terrain ?** A la première question, on doit répondre en proposant une définition en bonne et due forme du concept d'espèce, applicable en droit à toutes les espèces d'organismes, passées et présentes. A la seconde, on doit répondre en faisant la liste des *critères d'identification* que l'on peut utiliser en pratique pour décrire et délimiter les espèces. La distinction proposée par De Queiroz est bien connue chez les philosophes, puisque c'est celle entre la dimension ontologique et la dimension épistémologique des concepts. De Queiroz insiste sur la nécessité qu'il y a à tenir ces dimensions séparées pour ce qui est du concept d'espèce.

La proposition de De Queiroz ne s'arrête pas à la distinction entre définition en bonne et due forme et liste de critères d'identification. Elle se développe en une ré-interprétation des différentes contributions qui ont été avancées jusqu'alors, visant à dépasser les oppositions radicales. Ainsi la proposition phénéticiste est-elle ré-interprétée comme contenant non pas une définition *stricto sensu* du concept d'espèce, mais comme un ensemble de critères d'identification particulièrement élaborés, fondés sur la ressemblance entre caractères. De même, le « Concept Biologique d'Espèce » ne doit pas être interprété comme une proposition de définition, mais comme l'explicitation de la façon dont l'étude des flux de gènes peut contribuer à l'identification et à la délimitation des espèces sur le terrain. Il en va de même pour le « Concept Ecologique » et le « Concept Phylogénétique », qui rendent explicites les critères d'identification des espèces respectivement liés aux interactions avec l'environnement et à la présence de certaines propriétés phylogénétiques des lignées, comme la monophylie (le fait d'être la ligne la plus inclusive provenant d'un unique ancêtre commun).

Si aucune des propositions mentionnées dans la section 2.4 ne sont de véritables définitions du concept d'espèce, qu'est-ce qui peut compter, selon De Queiroz, comme une telle définition ? Il

avance la thèse suivante : une bonne définition du concept d'espèce doit permettre de comprendre pourquoi, et dans quelles limites, les critères d'identification couramment utilisés sont efficaces. Cette thèse impose une contrainte forte à la définition du concept d'espèce qui doit inclure, en les ré-interprétant, des propositions qui ont été conçues comme antagonistes. Selon De Queiroz, la seule façon d'obtenir une définition du concept d'espèce qui satisfasse cette contrainte est de prendre comme point de départ la représentation idéalisée du réseau généalogique des organismes qui a été mentionnée ci-dessus parce qu'elle fournit une image théorique particulièrement claire des espèces comme des entre-nœuds du réseau généalogique. Parce que cette représentation permet d'appréhender les effets des processus évolutifs, dans toute leur diversité, elle n'en privilégie aucun : c'est ce qui permet à une définition du concept d'espèce fondée sur cette représentation idéalisée d'être compatible avec l'utilisation de multiples critères d'identification des espèces, puisque ceux-ci font le plus souvent appel à l'un ou l'autre des processus évolutifs qui donnent lieu aux spéciations.

La proposition de Kevin De Queiroz, de par sa lucidité théorique, a convaincu de nombreux participants au débat sur le concept d'espèce. Elle ne fait cependant pas l'objet d'un parfait consensus en raison de son caractère passablement abstrait, et aussi parce que certains continuent de défendre les approches qui sous-tendent le « Concept Biologique d'Espèce » ou le « Concept Ecologique d'Espèce ». La controverse du « Problème de l'espèce » n'est donc pas close, même si on peut considérer que le point de vue de De Queiroz constitue une véritable avancée.

#### **f. Effets du « Problème de l'espèce » dans les sciences du vivant**

Comme cela a été signalé, le « Problème de l'espèce » a non seulement une dimension théorique marquée en ce qu'il structure la réflexion des biologistes sur le sens de la théorie de l'évolution, mais également une dimension philosophique héritée de l'histoire des idées des millénaires passés en ce qu'il porte sur des objets dont le statut est à l'origine de riches débats philosophiques. Il ne faudrait cependant pas en tirer la conclusion selon laquelle il n'affecterait que les théoriciens de l'évolution, les taxinomistes et les philosophes de la biologie. Bien au contraire, il a eu, et continue d'avoir des effets sur l'ensemble des sciences du vivant, voire au-delà. Seront d'abord explorés dans cette section les effets généraux du « Problème de l'espèce » sur la connaissance de la biodiversité et les programmes de conservation. Un second groupe d'effets est relatif à l'étude des organismes unicellulaires et à la façon dont on doit comprendre les échanges de gènes au sein de leurs lignées.

Apparu à la fin des années 1980, le mot « biodiversité » a connu un succès immédiat au sein de la communauté des biologistes. Il désigne la diversité du vivant à toutes les échelles spatiales et temporelles pertinentes, des molécules aux écosystèmes, de la journée aux périodes géologiques. Les espèces sont l'une des manifestations de la biodiversité, une des moins difficiles à appréhender, même s'il est erroné de réduire la biodiversité à la diversité des espèces. Le décompte des espèces est cependant l'une des mesures de la biodiversité qui est couramment utilisée, sans exclusive, dans le domaine de la biologie de la conservation. En effet, avant de lancer des programmes de conservation de la biodiversité, il est nécessaire de la mesurer. Mais qu'est-ce qui doit faire l'objet d'une telle mesure ? Certaines approches écologiques privilégient la mesure de quantités qui s'échangent et se transforment au cours des cycles biologiques, comme la masse et l'énergie ; cependant, puisque les espèces apparaissent comme des éléments de connaissance familiers et accessibles, elles sont souvent prises comme unités de décompte. Cela peut conduire à des résultats satisfaisants, mais seulement à condition que la définition du concept d'espèce soit claire ! Les difficultés surgissent lorsque l'on

prend conscience que selon la définition adoptée, le décompte de la biodiversité peut varier considérablement. Ainsi voit-on que le « Problème de l'espèce » s'accompagne de problèmes *pratiques* particulièrement délicats.

Comme on vient de le voir avec l'exemple de la biologie de la conservation, la connaissance de la biodiversité, ou au moins sa mesure, passe souvent par la connaissance des espèces. L'urgence de cette exigence a conduit les taxinomistes à chercher des moyens d'*opérationnaliser* la connaissance des espèces, c'est-à-dire d'identifier, au moins provisoirement, les espèces en présence sur un territoire donné de telle façon que le « Problème de l'espèce » soit mis de côté et cesse donc d'être un obstacle à la constitution de connaissances. C'est dans ce but qu'ils ont développé le projet de *Barcoding of Life*, un vaste programme international de biotechnologie fondé sur des données massives ayant pour but de faciliter l'identification des espèces sur le terrain (Hebert *et al.*, 2003). Afin de réaliser ce but, on a commencé par repérer un gène unique, le CO1, dont la séquence pourrait servir de clé d'identification spécifique. Cela signifie que la connaissance de la séquence de ce gène permet d'attribuer un nom d'espèce au spécimen qui a servi pour le prélèvement, à condition que cette séquence soit répertoriée dans une base de données accessible. Ainsi le projet de *Barcoding of Life* consiste-t-il d'abord en l'élaboration collective d'une base de données internationale associant une séquence du gène CO1 à chaque espèce connue, de sorte à rendre possibles les comparaisons entre séquences inconnues et séquences connues.

Avant de présenter plus en détail l'entreprise du *Barcoding of Life*, il peut être utile de revenir sur la notion de caractère moléculaire, qui a déjà été évoquée à plusieurs reprises. Avant la fin du XX<sup>e</sup> siècle, l'identification des espèces s'appuyait exclusivement sur des caractères morphologiques et comportementaux, mais l'essor des techniques permettant de découvrir la séquence de certains gènes rend aujourd'hui possible d'utiliser aussi des caractères moléculaires. Le fait que l'accès aux caractères moléculaires soit moins immédiat que l'observation pure et simple des caractères morphologiques, car il nécessite de passer par une phase d'expérimentation, aujourd'hui fortement standardisée, ne doit pas laisser penser qu'ils sont plus théoriques (au sens de : « non directement observables », « dont l'interprétation dépend de l'acceptation préalable d'une théorie ») que les caractères morphologiques. Les techniques de séquençage se sont simplifiées et sont devenues suffisamment fiables pour que l'on puisse considérer qu'il s'agit bien de propriétés observables et non théoriques. Cependant, une fois résolue la question de savoir si les caractères moléculaires sont des propriétés observables, on peut se demander s'ils sont des caractères comme les autres relativement à leur capacité à nous renseigner sur l'appartenance spécifique des organismes qui les portent. A partir du moment où les gènes sont transmis matériellement des parents aux descendants, ils semblent être des indicateurs bien plus fiables du lien généalogique que les caractères phénotypiques. En sont-ils cependant des indicateurs *absolument* fiables ? Sont-ils différents *par nature* des autres caractères, qui ne sont pas transmis matériellement lors des épisodes de reproduction, mais construits au cours du développement des organismes ? Il pourrait sembler que les caractères moléculaires surpassent tous les autres et permettent de retracer sans équivoque les relations généalogiques. Ce n'est cependant pas le cas, puisque, si la donnée des caractères moléculaires permet de retracer de façon fiable des généalogies de gènes, celles-ci ne sont pas superposables aux généalogies des organismes correspondants. Les caractères moléculaires sont donc bien des caractères comme les autres : ils fournissent des *indices* sur les relations généalogiques entre organismes, qu'il faut encore interpréter par la suite. Ainsi sont-ils d'utiles instruments permettant de

formuler des hypothèses, mais ils ne permettent de les prouver de façon absolue.

L'entreprise d'opérationnalisation de l'identification d'espèces sur le terrain grâce au *Barcoding* est en cours et a déjà rencontré un certain nombre de succès. Certes, on n'en est pas encore au point où un biologiste de terrain pourrait séquencer sur place un peu de matériel génétique prélevé sur un spécimen local, envoyer le résultat à la base de données et comparer la séquence aux séquences connues. Cependant, la constitution de la base de données elle-même constitue un nouvel outil international facile d'utilisation qui a déjà commencé à transformer les pratiques des taxinomistes et des autres biologistes en quête d'identifications d'espèces. Cela ne signifie pas que l'utilisation de cette base de données autorise quiconque à nier la pertinence ni l'importance du travail des taxinomistes ou à considérer qu'il peut être remplacé par une technique automatique d'identification. En effet, la constitution de la base de données elle-même repose sur ce travail lent et patient des taxinomistes. Cependant, le projet de *Barcoding* autorise une accélération appréciable des tâches d'identification et d'inventaire d'espèces en permettant aux biologistes de terrain de proposer rapidement des hypothèses initiales d'identification, qui devront être soutenues par un travail taxinomique plus conséquent par la suite.

Afin d'approfondir les enjeux épistémologiques et méthodologiques du projet de *Barcoding*, il est important de souligner que l'infrastructure d'ensemble ne consiste pas seulement en des facilités de séquençage associés à une vaste base de données génétiques. Cette infrastructure est nécessairement adossée, en outre, aux collections d'histoire naturelle qui contiennent les spécimens types. En effet, pour que la base de données du *Barcode* puisse jouer son rôle épistémologique, il est absolument obligatoire que les séquences génétiques soient associées par le lien le plus sûr aux spécimens sur lesquels elles ont été prélevées. Sans un tel lien, la base de données ne saurait être utilisée comme un instrument de connaissance. Un exemple permettra d'illustrer cette condition. Les vers de terre, d'abord décrits au sein d'une unique espèce, ont ensuite fait l'objet d'une révision taxinomique au début du XIX<sup>e</sup> siècle, quand Savigny a identifié deux espèces. Par la suite, une nouvelle révision a eu lieu, unifiant les deux groupes décrits par Savigny. Or l'utilisation du *Barcode* a montré récemment que les deux espèces identifiées par Savigny sont bien présentes dans les données génétiques, ce qui a conduit à une nouvelle révision (James et al., 2010). Les données moléculaires ont en effet permis de montrer une divergence phylogénétique entre les deux groupes, qui a été jugée suffisamment importante pour que l'on puisse considérer que les deux lignées se sont définitivement séparées de sorte que les populations n'échangeront plus de gènes dans le futur. L'évaluation de la distance phylogénétique, rendue possible par la richesse de la base de données ainsi que par le développement des techniques d'analyse phylogénétique, fait l'objet d'une codification systématique fondée sur l'état des connaissances relatives aux différents groupes d'organismes. Cependant, l'inférence qui conduit du constat d'une distance phylogénétique importante entre deux lignées à la conclusion selon laquelle il s'agit de deux espèces différentes n'a rien d'automatique. Elle est de nature hypothétique, comme toutes les identifications d'espèces. Celles-ci sont simplement facilitées par le recours aux outils du *Barcode*. Voici maintenant le cœur de l'affaire : les vers de terre sont souvent utilisés comme des animaux modèles servant à de nombreuses expériences. Dans une bonne partie d'entre elles, on n'a conservé que l'information génétique partielle nécessaire sur le moment, sans conserver le matériel génétique lui-même. Cela a pour conséquence désastreuse qu'on ne sait pas sur quelle espèce ont eu lieu les expériences ! Leurs résultats doivent donc être considérés comme caduques. Si les équipes avaient en revanche conservé des éléments matériels, les résultats auraient pu être facilement associés

à l'une ou l'autre espèce. On voit avec cet exemple que malgré la puissance des bases de données génétiques comme instruments de connaissance, si le lien avec le specimen type n'est pas garanti, elles perdent tout pouvoir épistémique. En outre, on ne saurait trop insister sur le caractère instrumental du *Barcode* : son utilisation ne résout pas le « Problème de l'espèce », mais facilite l'expression d'hypothèses d'espèces parce qu'elle permet un accès facile à des données plus riches qui servent de prémisses aux inférences taxinomiques.

Passons maintenant aux effets du « Problème de l'espèce » sur la connaissance des organismes unicellulaires, et en particulier des bactéries. Disons d'emblée qu'il s'agit de la majeure partie de la biodiversité, mais aussi de la plus mal connue. Un fait est cependant bien établi : que les organismes unicellulaires se reproduisent surtout de façon clonale, c'est-à-dire sans échange de gènes. Certes, il existe des cas documentés de reproduction sexuée obligatoire, ainsi que de cas de reproduction clonale majoritaire, avec quelques épisodes de reproduction sexuée. En outre, on sait également que, s'il n'y a que rarement des échanges de gènes lors de la reproduction, les échanges de gènes par simple contact, dits échanges « horizontaux », sont très fréquents. L'histoire des gènes des bactéries, qui est récemment devenue accessible à l'enquête phylogénétique, ne peut donc permettre de retracer l'histoire généalogique de ces organismes. Ces caractéristiques des organismes unicellulaires interdisent d'utiliser à leur propos le « Concept Biologique d'Espèce », sauf à établir antérieurement que les cas rares d'échanges de gènes lors de la reproduction 1) se produisent dans tous les groupes et 2) suffisent à assurer des flux de gènes du même type que ceux qui président à la généalogie des organismes à reproduction exclusivement sexuée. Elles rendent également difficile l'application du « Concept Phylogénétique d'Espèce », car dans les cas où il n'y a que de la reproduction clonale, il faudrait considérer que chaque lignée clonale forme une espèce à part entière.

Les difficultés qui viennent d'être présentées débouchent sur les questions fondamentales suivantes : le concept d'espèce s'applique-t-il aux organismes unicellulaires ? Les espèces n'existent-elles que parmi les organismes pluricellulaires, ce qui reviendrait à supposer l'existence de mécanismes d'évolution fort différents chez les uns et chez les autres ? L'étude de l'apparition de la reproduction sexuée au cours de l'évolution indique que la sélection naturelle s'exerce différemment sur les populations à reproduction sexuée et sur les autres ; cependant, on peut se demander si cette différence constitue un argument suffisant pour nier l'existence d'espèces d'organismes unicellulaires. Il s'agit là d'un problème ouvert. S'il n'y a pas d'espèces au sein des unicellulaires, cela signifie-t-il que les espèces sont des unités d'évolution d'importance moindre que ce que l'on envisageait ? Certains considèrent ainsi que « l'arbre » de la vie se présente plutôt, du côté des unicellulaires, comme un buisson touffu au sein duquel n'émergeraient pas de branches bien distinctes (O'Malley and Koonin, 2011 ; O'Malley, Martin et Dupré, 2010 ; Baptiste et al., 2009 ; Doolittle et Baptiste, 2007). Ce seraient ainsi les relations réticulées, plutôt que la divergence entre branches, qui structureraient les rapports entre groupes d'organismes. En l'absence de consensus à ce propos, ces questions il s'agit là de questions ouvertes.

### **g. Conclusion partielle**

Au terme de cette partie consacrée au « Problème de l'espèce », il est apparu que les biologistes font face à des difficultés aussi bien scientifiques que philosophiques lorsqu'ils s'interrogent sur le sens du concept d'espèce. A ce titre, le concept d'espèce est représentatif de nombreux concepts scientifiques dont le sens est difficilement réductible à un usage majoritaire dans la communauté

scientifique concernée ou à un ensemble de procédures scientifiques. Confrontés aux épineux problèmes *pratiques* que soulève l'utilisation du concept d'espèce dans l'effort de connaissance de la biodiversité, les biologistes tentent actuellement de mobiliser la bio-informatique et la maîtrise nouvelle des données massives pour rendre plus opérationnelles que par le passé les pratiques d'identification et de délimitation d'espèces. Cette entreprise en cours ne consiste en rien en une solution théorique au « Problème de l'espèce », mais elle contribue à l'amélioration de la connaissance de la biodiversité.

### **3. Espèces d'organismes et espèces naturelles**

Si l'exposé des questions philosophiques soulevées par les espèces s'est pour l'instant restreint à ce qui est désigné en anglais par le mot *species*, il est important d'ajouter que le mot « espèce » a d'autres usages philosophiques, lorsqu'il traduit le mot *kind*. C'est à leur présentation et discussion qu'est consacrée cette troisième partie, qui se donne pour objet la notion d'« espèce naturelle » (*natural kind* en anglais), dans ses rapports avec les espèces d'organismes. Une entrée future de l'*Encyclopédie philosophique* présentera de façon plus complète les débats philosophiques sur les espèces naturelles en elles-mêmes. L'usage anglais fait bien ressortir la différence conceptuelle entre *species* et *natural kinds* ; il serait cependant illusoire de considérer que les questions relatives aux espèces naturelles n'ont aucun lien avec celles concernant les espèces d'organismes. Bien au contraire, la question majeure abordée dans cette partie sera celle de savoir si, et en quel sens, les espèces biologiques peuvent être considérées comme des espèces naturelles.

La première section sera consacrée de façon succincte à la question de savoir ce qu'est une espèce naturelle dans la tradition philosophique et pourquoi certains considèrent que ce concept est nécessaire pour comprendre à la fois le monde et la connaissance scientifique qui le prend pour objet. Dans la seconde section seront présentées et discutées les différentes conceptions des espèces naturelles, ainsi que la question de savoir si les espèces d'organismes peuvent être considérées comme des espèces naturelles.

#### **a. La catégorie philosophique d'espèce naturelle**

Présentées brièvement, les espèces naturelles sont ce qui résulte de l'opération de « découpage » du monde selon ses jointures, pour reprendre la métaphore platonicienne. Il s'agit donc de regroupements ayant un fondement naturel. Définir ainsi les espèces naturelles ne présume pas de la possibilité pour les humains de les connaître ; c'est là l'origine d'un débat philosophique millénaire. Il est structuré par les questions suivantes : si l'on suppose l'existence des espèces naturelles, quels moyens a-t-on de les découvrir ? Quels indices permettent de savoir qu'on a bien découvert une espèce naturelle, et non un artefact des classifications humaines ? Plus particulièrement, comment peut-on s'assurer que les catégories scientifiques en vigueur à une époque correspondent à des espèces naturelles ?

Dans le contexte de cette entrée, on se concentrera sur le renouveau de la discussion philosophique sur les espèces naturelles aux XX<sup>e</sup> et XXI<sup>e</sup> siècles, qui s'est produit à l'occasion de l'apparition de rapports nouveaux entre philosophie des sciences et métaphysique. Dans la discussion contemporaine, il est fréquent de s'en rapporter à John Stuart Mill comme celui qui a su proposer un éclairage sur les espèces naturelles en accord avec les sciences de son temps (Mill, 1843). Mill est en effet l'un des premiers philosophes à avoir tenté de produire une théorie de la connaissance scientifique au moment même où les sciences modernes commençaient à s'institutionnaliser et à faire fructifier leurs

applications. Dans ce cadre, il fait l'hypothèse de l'existence d'espèces naturelles, que la recherche scientifique a pour but de découvrir. Selon lui, le développement scientifique qui prend son essor dans le courant du XVIII<sup>e</sup> siècle et qui est caractérisé par une variété accrue d'objets d'enquête a déjà mis au jour des regroupements qui semblent suffisamment stables pour correspondre à des espèces naturelles. La raison principale pour laquelle Mill fait le pari de l'existence d'espèces naturelles est qu'il considère que c'est seulement de cette façon que l'on peut expliquer que les catégorisations scientifiques rencontrent un certain succès inductif et prédictif. Si les catégories scientifiques ne correspondaient pas, au moins dans une certaine mesure, à des groupes ayant un fondement naturel, c'est-à-dire si elles n'étaient que des effets de nos façons de penser, alors il serait difficile de comprendre qu'elles permettent aux scientifiques d'énoncer des lois et des prédictions valides. Pour Mill, une large part du travail scientifique est inductif : il s'agit d'établir des généralisations qui permettent ensuite de prédire de nouveaux phénomènes. Il maintient que si les généralisations établies par les scientifiques étaient fondées sur des catégories arbitraires, elles ne possèderaient pas la fécondité dont il fait pourtant le constat en bon observateur de la science de son temps.

Il va sans dire que les arguments de Mill en faveur de l'existence d'espèces naturelles ne sont pas décisifs. Au début du XX<sup>e</sup> siècle, des philosophes des sciences se réclamant pourtant d'un empirisme également revendiqué par Mill ont rejeté la notion d'espèce naturelle comme relevant de la métaphysique et non d'une saine analyse de l'activité scientifique. Supposer l'existence d'espèces naturelles, connaissables qui plus est par l'esprit humain, est en effet un pari métaphysique inacceptable pour les membres du Cercle de Vienne, qui se refusent à utiliser des notions de ce type dans leur discours philosophique. Ils invoquent l'impossibilité de démontrer l'existence des espèces naturelles par les moyens des sciences ou par ceux de la logique comme argument principal en faveur de l'élimination des espèces naturelles de la boîte à outils philosophiques. Les idées de Mill ont pourtant connu un regain d'intérêt à partir des années 1970, dans le double contexte du développement de la position réaliste en philosophie des sciences et de l'avènement de la théorie causale de la référence en philosophie du langage.

Commençons par rappeler brièvement qu'après les succès rencontrés par le positivisme logique en matière d'analyse des énoncés scientifiques, de nombreux philosophes, dont certains anciens membres du Cercle de Vienne, ont progressivement abandonné la forme extrême d'empirisme prônée jusqu'alors en philosophie des sciences (voir Carnap, 1966). A partir des années 1950, c'est plutôt la position appelée « réalisme scientifique » qui a connu un développement important, et est devenue dominante (pour une introduction à la philosophie des sciences post-positivisme logique, voir Zammito, 2004). Selon cette position, les énoncés des théories scientifiques les mieux confirmées à une époque donnée doivent être interprétés comme littéralement vrais, c'est-à-dire que l'on doit supposer l'existence des entités et des structures auxquelles ils font référence. Ainsi, si une théorie contient le terme « électron » et affirme que les électrons ont telles et telles propriétés, et que d'autre part cette théorie est bien confirmée, alors on doit supposer qu'il existe des électrons dans le monde. Une telle position philosophique soulève nombre de problèmes, dont ceux de savoir comment déterminer si une théorie scientifique est bien confirmée, et comment interpréter les approximations et idéalizations qu'elle contient. Même si elle est devenue dominante en philosophie des sciences, elle fait l'objet d'un vif débat, alimenté en particulier par les critiques de Bas van Fraassen (1980, 1985, 2008). Pour ce qui nous concerne dans cette partie, la question à examiner est de savoir s'il est



possible d'être réaliste au sujet des espèces naturelles comme on peut l'être au sujet des électrons, alors qu'aucune théorie scientifique ne contient l'expression « espèce naturelle ». Pour poser correctement la question de savoir si on doit considérer qu'il existe des espèces naturelles, il faut d'abord commencer par analyser le discours scientifique et y déceler si certains de ses termes peuvent être conçus comme des termes d'espèce naturelle, c'est-à-dire comme faisant référence à des ensembles d'objets indépendants des classifications humaines. C'est une tâche que plusieurs philosophes des sciences ont récemment entreprise.

La position réaliste vis-à-vis des espèces naturelles s'appuie aujourd'hui non seulement sur l'essor du réalisme scientifique, mais aussi sur le développement des théories causales de la référence en philosophie du langage. Ces approches, proposées par Hilary Putnam (1975) et Saul Kripke (1980), ont renouvelé la compréhension des noms communs comme « eau » ou « or ». Jusqu'alors, on considérait généralement que la signification de ces termes était donnée par la description de leurs référents, c'est-à-dire, par exemple, par l'ensemble des propriétés partagées par tous les échantillons d'eau : liquidité à température ambiante, transparence, neutralité au goût, capacité de se solidifier à 0° C et à bouillir à 100°C, etc. Kripke et Putnam ont proposé d'analyser au contraire la signification des noms communs sur le modèle de celle des noms propres. Le rapport entre un nom propre et la personne à laquelle il réfère est déterminé par un événement de *baptême* qui fait connaître à la communauté linguistique pertinente comment s'appelle le nouveau membre de cette communauté. De même, suggèrent Kripke et Putnam, la signification des noms communs peut-elle être conçue sur le modèle d'un baptême idéalisé, c'est-à-dire d'un événement d'association explicite entre le mot « eau » et la désignation d'un échantillon d'eau. On appellera ainsi « eau » tous les échantillons semblables à l'échantillon original. La caractéristique majeure de cette proposition théorique sur la signification des noms communs est l'association revendiquée entre un mot et les éléments du monde que la communauté linguistique pertinente identifie et désigne grâce à ce mot. Dans cette approche, c'est bien l'existence de l'eau dans le monde qui *cause* l'emploi d'un mot, « eau » en français, pour faire référence aux échantillons d'eau avec lesquels les membres de la communauté linguistique sont en contact. C'est la raison pour laquelle on parle de théorie *causale* de la référence.

Comme Kripke et Putnam eux-mêmes y insistent, la théorie causale de la référence suppose l'existence d'espèces naturelles dans le monde, dont certaines sont facilement identifiables par l'esprit humain. Le cadre général des théories causales de la référence a donc constitué un tremplin important pour le renouveau de la réflexion sur les espèces naturelles dans d'autres domaines de la philosophie, et en particulier la philosophie des sciences. Cependant, si le développement du réalisme scientifique et des théories causales de la référence a formé un terrain propice au renouveau de l'intérêt pour la notion d'espèce naturelle, il s'est rapidement avéré qu'il était nécessaire de prolonger la réflexion de Mill afin de rendre compatibles l'analyse philosophique des espèces naturelles et le développement des sciences au XX<sup>e</sup> siècle. C'est la raison pour laquelle plusieurs philosophes se sont lancés dans un débat sur la nature des espèces naturelles. Après l'avoir présenté brièvement, nous reviendrons sur les tenants et aboutissants de l'exigence qui vient d'être énoncée de rendre compatibles l'analyse philosophique et le développement scientifique.

## **b. Que sont les espèces naturelles ?**

Comme cela vient d'être rappelé, les théories causales de la référence de Kripke et Putnam reposent sur l'hypothèse de l'existence d'espèces naturelles dans le monde, qui forment les référents de

certains noms communs. Kripke et Putnam, pour leur part, proposent une conception des espèces naturelles dans laquelle c'est la *composition microscopique* de l'eau, par exemple, qui explique les ressemblances entre les divers échantillons d'eau que l'on peut observer sur Terre, c'est-à-dire les propriétés macroscopiques de l'eau comme sa liquidité, sa transparence, sa capacité à geler au-dessous de 0°C, etc. Ainsi Putnam et Kripke affirment-ils que ce qui est commun aux différents membres d'une espèce naturelle, c'est leur structure microscopique sous-jacente. Par exemple, c'est parce que l'or possède le numéro atomique 79 (une propriété microscopique qui décrit la structure interne de tous les échantillons d'or) qu'il est le plus souvent jaune, malléable, très résistant aux différents acides, qu'il possède telle masse volumique, etc. Pour Putnam et Kripke, c'est donc l'existence de propriétés microscopiques stables qui explique que tous les échantillons d'or partagent leurs propriétés macroscopiques. Ces propriétés microscopiques constituent selon eux *l'essence* de l'or. Ainsi proposent-ils une théorie essentialiste des espèces naturelles, au sein de laquelle l'essence est comprise comme une structure microscopique.

Avant de présenter d'autres approches des espèces naturelles, revenons sur ce qui est attendu d'un bon concept d'espèce naturelle. Dans le contexte philosophique postérieur aux théories causales de la référence de Kripke et Putnam, on cherche avant tout à faire en sorte que le concept d'espèce naturelle que l'on défend soit capable de rendre compte des capacités épistémiques des catégories que l'on pense correspondre à des espèces naturelles, c'est-à-dire leur capacité à figurer dans des prédictions et des explications robustes. On attend donc que l'analyse proposée du concept d'espèce naturelle explique pourquoi et dans quelle mesure les catégories dont on pense quelles correspondent à des espèces naturelles contribuent au développement des connaissances scientifiques. L'analyse micro-structuraliste des espèces naturelles réalise ce but en expliquant par les propriétés microscopiques de l'eau, par exemple, pourquoi on peut établir certaines généralisations sur les échantillons d'eau, dans quelle mesure elles sont valides, quels rapports elles entretiennent avec d'autres généralisations (par exemple, la composition microscopique de l'eau permet de comprendre pourquoi l'eau est moins dense que le plomb fondu mais plus dense que l'huile), etc.

L'approche essentialiste et micro-structuraliste de Putnam et Kripke n'est pas la seule approche possible des espèces naturelles, malgré sa capacité à rendre raison de façon satisfaisante des caractéristiques de certaines espèces naturelles comme l'or ou l'eau, en tout cas, d'en rendre compte d'une façon entièrement compatible avec les connaissances scientifiques élaborées au cours du XX<sup>e</sup> siècle. Elle a été critiquée comme incapable de rendre compte d'autres catégories pourtant candidates au titre d'espèce naturelle, comme les espèces d'organismes ou d'autres catégories biologiques (pensons par exemple aux écosystèmes). En effet, à partir du moment où on prend au sérieux l'évolution des espèces, l'option micro-structuraliste devient impraticable car elle est par nature fixiste. En outre, étant donné que les relations entre génotypes et phénotypes sont loin d'être univoques, au sens où un même gène peut produire différentes protéines selon le contexte, il n'est pas scientifiquement admissible de définir une espèce par un génotype, même si, comme nous l'avons vu, il est possible d'utiliser certains caractères génétiques d'un organisme pour découvrir à quelle espèce il appartient. Cette double relation entre espèces et gènes, malgré sa complexité, ne fait pas débat du point de vue scientifique. Il n'est donc pas possible de considérer que la définition des espèces naturelles qui fait des propriétés microscopiques celles qui expliquent ce que les membres de l'espèce ont en commun s'applique aux espèces d'organismes (Okasha, 2002 ; Matten, 2009).

Face à la critique de la conception micro-structuraliste des espèces naturelles qui vient d'être présentée, plusieurs attitudes philosophiques sont possibles : soit on abandonne la notion d'espèce naturelle comme une vieille notion philosophique caduque car incompatible avec les connaissances scientifiques actuelles, soit on la restreint aux objets physico-chimiques, soit on propose une autre définition du concept d'espèce naturelle. La première option peut être motivée soit par une critique générale du réalisme scientifique, soit par une critique ciblée sur la notion d'espèce naturelle, comprise comme une notion philosophique absente de la boîte à outils conceptuels des scientifiques. La deuxième semble peu satisfaisante car les espèces d'organismes apparaissent comme des espèces naturelles paradigmatiques ; elle est donc fortement contre-intuitive, ce qui n'est pas satisfaisant pour une position philosophique qui a pour but de rendre raison de nos pratiques cognitives au quotidien. La troisième option a été pratiquée en particulier par Richard Boyd, par ailleurs défenseur du réalisme scientifique (1983), qui a proposé une nouvelle définition des espèces naturelles selon laquelle ce qui est commun à l'ensemble des membres d'une espèce naturelle n'est pas un ensemble de propriétés microscopiques mais un *cluster* de propriétés homéostatiques qui assurent la forme particulière de cohérence spatio-temporelle propre à chaque espèce naturelle. La conception défendue par Boyd est appelée HPC pour *Homeostatic Property Cluster* (Boyd, 1991, 1999).

Comme on l'a vu, c'est parce que l'approche micro-structuraliste des espèces naturelles ne peut être appliquée aux espèces d'organismes que certains philosophes ont entrepris de proposer d'autres définitions de la catégorie « espèce naturelle ». D'autres propositions que celle de Boyd peuvent être mentionnées, comme celle qui postule l'existence d'*essences historiques* capables d'expliquer la cohérence propre des espèces d'organismes (McGinn, 1976 ; Kornblith, 1993 ; Millikan, 1996 ; LaPorte, 2004). La simple mention de ces conceptions alternatives des espèces naturelles permet de prendre conscience de l'existence d'un problème philosophique important suscité par la pluralité actuelle d'approches des espèces naturelles : doit-on les considérer comme exclusives ou comme compatibles ? N'y a-t-il qu'une seule sorte d'espèces naturelles, et si oui, quelle est-elle, ou bien doit-on envisager qu'il y en ait plusieurs ? En résumé, doit-on être moniste ou pluraliste vis-à-vis des espèces naturelles ? Le débat est actuellement en cours (Ereshefsky et Reydon, 2015 ; Chakravartty, 2007 ; Bird, 2009; 2010 ; Khalidi, 1998 ; Slater, 2014 ; Magnus, 2014).

Les paragraphes qui précèdent ont montré qu'une partie des discussions actuelles sur les espèces naturelles se situent dans un espace philosophique au sein duquel la compatibilité avec les connaissances scientifiques disponibles est un critère important pour départager les positions en présence. Cette caractéristique est propre à une branche de la métaphysique dont l'essor est récent et qui est parfois appelée « métaphysique naturalisée » ou « métaphysique des sciences » (voir le numéro 3 de la revue *Lato Sensu*, 2016). Il s'agit d'une province de la métaphysique qui soumet son discours à la contrainte de compatibilité avec l'état actuel des sciences, ou de « continuité » avec les sciences. Une telle contrainte soulève elle-même plusieurs questions, dont celle de savoir comment déterminer ce qui compte comme l'état actuel des sciences dans les contextes ouverts, comme celui de la difficile conciliation entre mécanique quantique et théorie de la relativité générale. Une autre question importante qui est posée par la revendication de la métaphysique naturalisée comme domaine philosophique légitime est celle de savoir ce qui reste de proprement métaphysique lorsque l'on situe le discours métaphysique dans la continuité du discours scientifique. Enfin, on peut se demander ce que signifie exactement le terme « naturalisé » dans ce contexte. En général, il désigne des tentatives pour proposer des solutions philosophiques qui n'outrepassent pas les hypothèses ni le vocabulaire

des sciences de la nature. Ainsi parle-t-on du programme de « naturalisation de l'intentionnalité » pour désigner les recherches visant à découvrir les fondements biologiques sous-jacentes aux pratiques linguistiques et mentales impliquant des significations. Cependant, soumettre la métaphysique à une telle exigence, n'est-ce pas la supprimer purement et simplement ? Ici encore, le débat est ouvert.

Pour terminer la discussion des rapports entre espèces naturelles et espèces d'organismes, on peut encore mentionner la position provocatrice de Michael Devitt (2008) qui prône un renouveau de l'essentialisme en matière d'analyse du concept d'espèce d'organismes. Se fondant sur l'approche des espèces naturelles qu'il considère être la meilleure, à savoir l'approche micro-structuraliste défendue par Kripke et Putnam, il tire argument de cette supériorité philosophique pour proposer une définition des espèces d'organismes par les gènes. Ainsi en vient-il à défendre une définition essentialiste des espèces d'organismes, qui affirme que c'est le génome qui détermine à lui seul les caractéristiques observables ainsi que les comportements des organismes espèce par espèce. Une telle conception est provocatrice parce qu'elle va à l'encontre de l'injonction d'Ernst Mayr d'abandonner définitivement toute « pensée typologique » et essentialiste en biologie, sous peine de contrevenir au fait de l'évolution. Avec la proposition de Devitt, on a un exemple d'attitude philosophique diamétralement opposée à celle de la métaphysique naturalisée, puisqu'il affirme fonder la définition d'un concept scientifique, celui d'espèce d'organismes, sur une proposition métaphysique. Elle oblige les philosophes impliqués dans ces débats à rendre explicites leurs présupposés ainsi que leur rapport à l'état actuel des connaissances scientifiques, aussi difficile soit-il à définir.

#### **4. Remarques finales**

Le concept d'espèce offre un magnifique exemple de la façon dont des débats de différents ordres peuvent s'éclairer les uns les autres : débats scientifiques sur les espèces d'organismes et leur rôle dans l'évolution, débats de philosophie des sciences sur la nature du concept d'espèce, débats de métaphysique sur les espèces naturelles. Il permet donc de proposer un état des lieux des rapports entre ces différentes disciplines qui révèle la richesse de leur confrontation.

#### **Références**

- Atran, S. 1999. « Itzaj Maya folkbiological taxonomy: cognitive universals and cultural particulars », in Medin, D. et Atran, S. (dir.) *Folkbiology*, Cambridge : MIT Press, 119–203
- Atran S., Estin, P., Coley, J., et Medin, D. 1997. « Generic species and basic levels: essence and appearance in folk biology », *Journal of Ethnobiology* », 17, 17–43
- Baptiste, E., O'Malley, M. A., Beiko, R. G., et al. 2009. « Prokaryotic evolution and the tree of life are two different things », *Biology Direct*, 4(34). Article accompagné de trois commentaires de W.F Doolittle, N. Galtier et J. M. Logsdon
- Begossi, A., Clauzet, M., Figueiredo, J. L. et al. 2008. « Are biological species and higher-ranking categories real? Fish folk taxonomy on Brazil's atlantic forest coast and in the Amazon », *Current Anthrology*, 492, 291–306.
- Berlin, B. 1973. « Folk systematics in relation to biological classification and nomenclature », *Annual*

*Review of Ecology and Systematics*, 4, 259–271

Berlin, B. 1992. *Ethnobiological Classification: Principles of Categorization of Plants and Animals in Traditional Societies*, Princeton : Princeton University Press

Berlin, B., Breedlove, D. E., et Raven, P. 1973. « General principles of classification and nomenclature in folk biology », *American Anthropologist*, 75, 214–242

Bird, A. 2009. « Are Natural Kinds Reducible? », in Hieke, A. et Leitgeb, H. (dir.) *Reduction and Elimination in Philosophy and the Sciences*, Frankfurt : Ontos, 127–36

Bird, A. 2010. « Discovering the Essences of Natural Kinds », in Beebe, H. et Sabbarton-Leary, N. (dir.) *The Semantics and Metaphysics of Natural Kinds*, Abingdon : Routledge, 125–36

Boyd, R. N. 1983, « On the Current Status of the Issue of Scientific Realism », *Erkenntnis*, 19, 45–90

Boyd, R. N. 1991. « Realism, Anti-Foundationalism and the Enthusiasm for Natural Kinds », *Philosophical Studies*, 61, 127–148

Boyd, R. N. 1999. « Homeostasis, Species, and Higher Taxa », in Wilson, R. (dir.), *Species: New Interdisciplinary Essays*, Cambridge, Massachusetts : MIT Press, 141–186

Brandon, R. N. et Burian, R. M. (dir.). 1984. *Genes, Organisms, Populations: Controversies Over the Units of Selection*, Cambridge, MA : MIT Press/Bradford

Bridgman, P. W. 1927. *The Logic of Modern Physics*, New York : Macmillan

Buffon, G. L. 1749. *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du cabinet du Roy*. Tome Second

Carnap, R. 1966. *Philosophical Foundations of Physics*, M. Gardner (dir.), New York : Basic Books

Chakravartty, A. 2007. *A Metaphysics for Scientific Realism: Knowing the Unobservable*, Cambridge : Cambridge University Press

Chang, H. 2004. *Inventing Temperature. Measurement and Scientific Progress*, Oxford : Oxford University Press

Chang, H. 2009 « Operationalism », *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Fall 2009 Edition), Zalta, E. N. (dir.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/fall2009/entries/operationalism/>>

Claridge, M. F., Dawah, H. A. et Wilson, M. R., (dir.). 1997. *Species: the units of biodiversity*, London : Chapman & Hall

Coyne, J.A. et Orr, A. H. 2004. *Speciation*, Sunderland, MA : Sinauer.

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

De Queiroz K. 1998. « The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations », in Howard, D. J. et Berlocher, S.H. (dir.) *Endless forms species and speciation*, Oxford : Oxford University Press, 57–75

- Devitt, M. 2008. « Resurrecting Biological Essentialism », *Philosophy of Science*, 75, 344–382
- Donoghue, M. J. 1985. « A Critique of the Biological Species Concept and Recommendations for a Phylogenetic Alternative », *The Bryologist*, 88(3) 172-181
- Doolittle, W F. et Baptiste, E. 2007. « Pattern pluralism and the Tree of Life hypothesis », *PNAS*, 104(7), 2043–2049
- Dupré, J. 2001 « In Defense of Classification », *Studies in the History and Philosophy of Biology and the Biomedical Sciences*, 32, 203–219
- Eldredge, N. et Cracraft, J. 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology*, New York : Columbia University Press
- Ereshefsky, M. (dir.). 1992. *The units of evolution essays on the nature of species*. Cambridge, MA : MIT Press
- Ereshefsky, M. et Reydon, T .A. C. 2015. « Scientific kinds », *Philosophical Studies*, 172, 969-986
- Gillies, D. A. 1972. « Operationalism », *Synthese*, 25, 1–24
- Ghiselin, M. 1974. « A Radical Solution to the Species Problem », *Systematic Zoology*, 23, 536–544
- Godfrey-Smith, P. 2009. *Darwinian Populations and Natural Selection*, New York : Oxford University Press
- Goodman, N. 1968. *Languages of Art: An Approach to a Theory of Symbols*, Indianapolis : The Bobbs-Merrill Company
- Hardcastle, G. L. 1995. « S. S. Stevens and the Origins of Operationism », *Philosophy of Science*, 62, 404–424
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L., et deWaard, J.R. 2003. « Biological identifications through DNA barcodes », *Proceedings of the Royal Society*, 270, 313-321
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*, Urbana, IL : University of Illinois Press
- Hey, J. 2001a. « The mind of the species problem », *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 326–329
- Hey, J. 2001b. *Genes, categories, and species: the evolutionary causes of the species problem*, New York, NY : Oxford University Press
- Howard, D. J. et Berlocher, S. H. (dir). 1998. *Endless forms species and speciation*, Oxford : Oxford University Press
- Hull, D. 1978, « A Matter of Individuality », *Philosophy of Science*, 45, 335–360
- Jablonski, D. 2008. « Species Selection: Theory and Data », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 501–524
- James, S.W., Porco, D., Decaëns, T., Richard, B., Rougerie, R., et al. 2010. « DNA Barcoding Reveals Cryptic Diversity in *Lumbricus terrestris* L., 1758 (Clitellata): Resurrection of *L. herculeus* (Savigny, 1826) », *PLoS ONE* 5(12), e15629
- Khalidi, M. A. 1998. « Natural Kinds and Crosscutting Categories », *Journal of Philosophy*, 95, 33–

- Khasbagan, S. 2008. « Indigenous knowledge for plant species diversity: a case study of wild plants' folk names used by the Mongolians in Ejina desert area, Inner Mongolia, P. R. China », *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 4(2). doi:10.1186/1746-4269-4-2.
- Kimbel, W.H. et Martin, L.B. (dir). 1993. *Species, species concepts, and primate evolution*, New York, NY : Plenum Press
- Kitcher, P. 1984. « Species », *Philosophy of Science*, 51, 308–333
- Kornblith, H. 1993. *Inductive Inference and Its Natural Ground*, Cambridge, Massachusetts : MIT Press
- Kripke, S. 1980. *Naming and necessity*, Harvard University Press
- Kupiec, J.-J. et Sonigo, P. 2000. *Ni Dieu ni gène, pour une autre théorie de l'hérédité*, Paris : Seuil, coll. Science ouverte
- LaPorte, J. 2004. *Natural Kinds and Conceptual Change*, Cambridge : Cambridge University Press
- Lloyd, E. 2017. « Units and Levels of Selection », *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2017 Edition), Zalta, E. N. (dir.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/sum2017/entries/selection-units/>>.
- Lloyd, E. et Gould, S. J. 1993. « Species Selection on Variability », *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 90(2), 595–599
- Magnus P. D. 2014. « NK≠HPC », *Philosophical Quarterly*, 64(256): 471–477
- Mallet, J. 1995. « A species definition for the modern synthesis », *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 294–299
- Mallet J. 2001. « Species, concepts of », in Levin, S. A. (dir.) *Encyclopedia of biodiversity*, Vol. 5, New York : Academic Press, 427–440
- Matthen, M. 2009. « Chicken, Eggs, and Speciation », *Noûs*, 43, 94–115
- Mayden, R.L. 1997. « A hierarchy of species: the denouement of the saga of the species problem », in Claridge, M. F., Dawah, H. A. et Wilson, M.R. (dir.) *Species: the units of biodiversity*, London : Chapman & Hall, 381–424
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species, and Evolution*, Cambridge : Belknap Press of Harvard University Press
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*, Cambridge, Mass., and London : Belknap Press of Harvard University Press
- Mayr, E. et Provine, W. B. (dir.). 1980. *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*, Harvard University Press
- McGinn, C. 1976. « On the Necessity of Origin », *Journal of Philosophy*, 73, 127–135
- Mill, J. S. 1843. *A System of Logic Ratiocinative and Inductive: Being a connected view of the Principles of Evidence and the Methods of Scientific Investigation*, repr. in *The Collected Works of*

- John Stuart Mill*, Volumes 7 (Books I-III), 8 (Books IV-VI), Robson, J M. (dir.), London and Toronto : Routledge and University of Toronto Press, 1973, 1974
- Millikan, R. G. 1996. « On Swampkinds », *Mind & Language*, 11(1), 103-117
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S, Simpson, A. G. B. et Worm, B. 2011. « How many species are there on earth and in the ocean? », *PLOS-Biology*, 9(8), e1001127
- Noor, M. A. F. 2002. « Is the biological species concept showing its age? », *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 153–154
- O'Malley, M. A. et Koonin, E. V. 2011. « How stands the Tree of Life a century and a half after The Origin? », *Biology Direct*, 6(32)
- O'Malley, M. A., Martin, W. et Dupré, J. 2010. « The Tree of Life: Introduction to an evolutionary debate », *Biology and Philosophy*, 25, 441-453
- Okasha, S. 2002. « Darwinian Metaphysics: Species and the Question of Essentialism », *Synthese*, 131, 191–213
- Okasha, S. 2006. *Evolution and the Levels of Selection*, New York : Oxford University Press
- Otte, D. et Endler, J. A. (dir.). 1989. *Speciation and its consequences*, Sunderland, MA : Sinauer.
- Putnam, H. 1975. « The meaning of “meaning” », *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, 7,131-193
- Quine, W. van O. 1951. « Two Dogmas of Empiricism », *Philosophical Review*, 60, 20–43; repri. in *From a Logical Point of View*, pp. 20–46. Traduction française : « Les deux dogmes de l'empirisme », *In De Vienne à Cambridge*, Pierre Jacob (dir.), Gallimard, 1980.
- Reydon, T. 2003. « Species Are Individuals Or Are They? », *Philosophy of Science*, 70, 49–56
- Reydon, T. A. C. 2008. « Species in three and four dimensions », *Synthese*, 164, 161-184
- Samadi, S. et Barberousse, A. 2006. « The Tree, the Network and the Species », *The Biological Journal of the Linnean Society*, 89 (3), 509-522
- Samadi, S. et Barberousse, A. 2009. « Species: Towards new, well-grounded practices. A response to Velasco », *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 217-222
- Samadi, S. et Barberousse, A. 2010. « Species from Darwin onwards », *Integrative Zoology*, 5, 187-197.
- Simpson, G.G. 1951. « The species concept », *Evolution*, 5, 285– 298
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. New York, NY : Columbia University Press
- Slater, M. 2015. « Natural Kindness », *British Journal for the Philosophy of Science*, 66(2), 375–411
- Sokal, R. R. 1973. « The Species Problem Reconsidered », 22(4),360–374
- Sokal, R. R. et Crovello, T. J. 1970. « The Biological Species Concept: A Critical Evaluation », *The American Naturalist*, 104(936),127-153
- Stamos, D. 2007. *Darwin and the nature of species*, Albany, NY : SUNY Press



- Stevens, S. S. 1935. « The operational definition of psychological concepts », *Psychological Review*, 42, 517-527
- van Fraassen, B. 1980. *The Scientific Image*, Oxford : Oxford University Press
- van Fraassen, B. 1985. *Laws and Symmetry*, Oxford : Oxford University Press
- van Fraassen, B. 2008. *Scientific Representation. Paradoxes of Perspective*, Oxford : Oxford University Press
- Van Valen L. 1976. « Ecological species, multispecies, and oaks », *Taxon* 25, 233–239.
- Vrba, E. 1984. « What is Species Selection? », *Systematic Zoology*, 33(3), 318–328
- Vrba, E. 1989. « Levels of Selection and Sorting with Special Reference to the Species Level », *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 6, 111–68
- Wheeler, Q. D. et Meier, R. (dir.). 2000. *Species concepts and phylogenetic theory*. New York, NY : Columbia University Press
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of the phylogenetic systematics*. New York, NY : Wiley and Sons
- Wilson, R. A. (dir.). 1999. *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge, MA : MIT Press
- Wu, C.-I. 2001. « The genic view of the process of speciation », *Journal of Evolutionary Biology* 14, 851–865
- Zammito, J. H. 2004. *A Nice Derangement of Epistemes: Post-Positivism in the Study of Science from Quine to Latour*, Chicago University Press

1. Il est important de signaler ici que la question de savoir ce que sont les unités de l'évolution peut être divisée en plusieurs questions distinctes. Ici, nous voyons comment l'interrogation sur la nature des espèces conduit certains à voir dans les espèces des entités particulièrement importantes dans le processus de l'évolution. Mais un autre débat, qui pourrait faire l'objet d'une entrée indépendante, a porté sur la nature des unités de *sélection* (voir Brandon et Burian, dir., 1984 ; Vrba, 1985, 1989 ; Godfrey-Smith, 2009 ; Jablonski, 2008 ; Lloyd et Gould, 1993 ; Okasha, 2006 ; Lloyd, 2017): doit-on considérer que la sélection naturelle agit sur les gènes, sur les organismes, sur des groupes d'organismes, voire sur des espèces tout entières ? La question se pose donc de savoir si les espèces peuvent être des unités pour le processus de sélection, c'est-à-dire si la sélection peut affecter de la même façon des ensembles de populations d'une même espèce. ↑

**Anouk Barberousse**

Université Paris-Sorbonne

Anouk.Barberousse@paris-sorbonne.fr

### **Comment citer cet article?**

Barberousse, A. (2017), « Espèce », version académique, dans M. Kristanek (dir.), *l'Encyclopédie*

*philosophique*, URL: <http://encyclo-philos.fr/especes-a/>