

Définir l'espèce biologique

Un défi aux confins de la science et de la philosophie

Nicolas Quenouille

Philmaster (ENS, EHESS, Paris, France)

Le concept d'espèce (*species*) est d'un usage extrêmement fréquent en sciences ; on s'intéresse, notamment, à l'évolution des espèces, aux espèces « clé de voûte » comme vous venez de l'entendre, aux relations entre les espèces, notamment dans les cas de symbiose ou les rapports de prédation, ou encore à l'extinction ou aux menaces qui pèsent sur les espèces. Pourtant, il n'y a pas aujourd'hui de consensus scientifique quant à la signification de ce concept. John Wilkins dénombre ainsi au moins vingt-six définitions concurrentes de l'espèce (Wilkins, 2011), selon qu'on la considère au prisme de la morphologie, de l'interfécondité, de l'histoire évolutionnaire, ou de quelque autre angle possible.

Ce flou conceptuel n'est pas nouveau. Il régnait déjà au temps de Darwin, qui se refuse à expliciter une définition de l'espèce car, écrit-il : « Aucune de ces définitions n'a complètement satisfait tous les naturalistes, et cependant chacun d'eux sait vaguement ce qu'il veut dire quand il parle d'une espèce. » (Cité dans : Samadi et Barberousse, 2009a) Il est d'usage de nommer cette difficulté le « problème de l'espèce » (*“the species problem”*). Comme bien des concepts scientifiques, l'espèce mène une vie respectable dans le discours ordinaire, et depuis fort longtemps : avant même que la biologie ou la philosophie ne s'en saisissent, les femmes et les hommes reconnaissaient déjà des lions et des érables dans leurs environnements. Un concept intuitif et pré-scientifique d'espèce semble ainsi faire partie du bagage cognitif des êtres humains, vague idée qui sert de point de départ à une conceptualisation plus précise au sein des théories scientifiques. La science s'accommode mal, toutefois, des concepts imprécis.

L'enjeu d'une définition rigoureuse de l'espèce n'est pas mince : clarifier nos concepts nous permet toujours, d'une façon ou d'une autre, de mieux les manipuler. Outre cet intérêt heuristique, on peut imaginer que le flou conceptuel actuel joue en faveur de celles et ceux qui cherchent à minimiser les impacts anthropologiques sur l'environnement : faute de savoir ce qu'est l'espèce, peuvent-ils nous objecter, il semble bien difficile de compter les espèces. Que peut valoir, dès lors, un énoncé qui prétendrait par exemple que l'activité humaine serait responsable de la disparition de tel ou tel nombre d'entre elles ?

L'objet de mon intervention sera donc de cerner davantage ce concept d'espèce. À quoi le terme « espèce » fait-il référence dans les théories qui le mobilisent ou dans le langage ordinaire ? Qu'est-ce qui évolue, par exemple, lorsqu'on prétend que les espèces évoluent ? Étant donné l'ensemble des organismes, *pourquoi* et *comment* les regrouper en espèces ?

Définir l'espèce semble vain en dehors des connaissances de la biologie. Toutefois, la biologie seule paraît impuissante à livrer une méthode adéquate pour définir ses propres concepts – cette tâche, me semble-t-il, ne peut être remplie que par la philosophie. Comme le soutient Carnap, « on peut parfaitement procéder à une recherche logique sur les constructions conceptuelles, les hypothèses et les théories de la biologie ; cela appartient à la logique de la science » (Carnap, 2004, 196).

1 Un champ de bataille ?

Ce qui frappe d'emblée, lorsqu'on se met en quête d'informations sur l'espèce biologique, c'est le foisonnement de définitions proposées. Prises individuellement, ces définitions nous semblent plutôt naturelles, bien que prises ensembles elles ne coïncident pas forcément. L'omniprésence du concept d'espèce en sciences explique que divers spécialistes se soient attelés à sa définition et, en chaque cas, ils et elles semblent avoir pris leur discipline comme point de départ. Pour le paléontologue, qui ne peut observer que des fossiles, la ressemblance morphologique ou génétique a tout d'un critère essentiel. Pour le zoologue, qui s'intéresse à des espèces vivantes, l'interfécondité paraît plus importante – après tout, pourra-t-il faire remarquer au paléontologue, les chiens

appartiennent à la même espèce mais se ressemblent parfois très peu. Quand le logicien se décide à intervenir, il va peut-être mobiliser un arbre généalogique du vivant et chercher à le diviser en classes – cet arbre existe en droit, certes, mais comment l’observer en fait ? On se retrouve alors avec une pluralité de définitions qui semblent toutes saisir quelque chose de l’espèce, mais dont l’incompatibilité tend à montrer qu’elles ne saisissent jamais l’espèce elle-même.

Pour simplifier le propos, on peut distinguer quatre approches principales de l’espèce :

1. Le concept morphologique : l’espèce est un ensemble d’organismes *semblables*.
2. Le concept biologique : l’espèce est un ensemble d’organismes *interféconds*.
3. Le concept internodal : l’espèce est un ensemble d’organismes *compris entre deux divergences irréversibles de l’arbre généalogique*.
4. Le concept écologique : l’espèce est un ensemble d’organismes *adaptés à une même niche écologique* (i.e. un certain ensemble de ressources).

Pour intuitives qu’elles semblent être, ces approches s’avèrent incompatibles : il peut exister des individus interféconds qui se ressemblent fort peu, des organismes très semblables et qui, pourtant, ne se reproduisent pas en fait, des individus qui peuvent se reproduire sans pourtant appartenir à la même communauté de descendance, et des individus semblables qui ont des effets très différents sur leur environnement. Cette incompatibilité s’exprime cependant surtout aux marges des groupes : bien souvent, les individus d’une même espèce se ressemblent, sont interféconds, ont le même impact sur leur environnement et appartiennent à une communauté de descendance.

En pratique, donc, ces concepts sont relativement opérationnels pour déterminer les espèces ; sauf dans certains cas marginaux, ils produisent tous à peu près des espèces analogues, et certains concepts s’adaptent bien mieux à certaines disciplines que d’autres. La question de la bonne définition n’est donc pas tant pratique que théorique : rigoureusement, l’incompatibilité des définitions démontre logiquement qu’elles sont toutes fausses, à l’exception d’une seule, éventuellement.

Un pas important a été franchi vers l’éclaircissement de notre concept

lorsqu'on a reconnu que le problème de l'espèce recouvrait en réalité deux problèmes définitoires différents : celui de la pertinence théorique et celui de l'opérationnalité (Samadi et Barberousse, 2009a, 160-161). On doit à de Queiroz d'avoir été le premier à souligner que la large superposition des différentes approches devait conduire à penser que toutes cherchaient à caractériser un même genre d'entité (de Queiroz, 1998). Les conflits de définitions n'apparaissant qu'aux marges des groupes spécifique, de Queiroz note à raison qu'une large part des différences entre les approches peut être résolue si l'on considère que le processus de spéciation est étendu dans le temps (de Queiroz, 1998, 57).

Pour rendre compte de la convergence des différents concepts d'espèce, de Queiroz défend l'hypothèse qu'ils ont tous en commun de définir l'espèce comme « un segment de lignage évolutif au niveau de la population » (de Queiroz, 1998, 60). Cette affirmation repose sur deux arguments :

1. Une autre façon de définir l'espèce serait contraire à la théorie de l'évolution, telle que l'expose Darwin en 1859 (*argument théorique*),
2. Toutes les définitions proposées font, explicitement ou implicitement, référence à des lignages de populations (*argument factuel*).

Le premier argument sera analysé plus profondément dans la suite de ma présentation. Le dernier argument repose quant à lui sur une revue systématique des différentes définitions proposées (de Queiroz, 1998, 62-63). Si le concept internodal conduit par définition à faire des espèces des segments de lignage, il en va de même de tout concept qui définit l'espèce comme une population (c'est-à-dire tous nos autres concepts), puisqu'une population est un segment de lignage. Ce qui fait la différence entre les diverses approches, ce n'est donc pas le matériau de base, à savoir les segments de lignage, mais les critères de démarcation qui permettent de tracer la frontière entre les différents segments de lignage afin qu'ils forment des espèces.

L'apparente insolubilité du problème de l'espèce masque donc, finalement, un consensus plus fondamental sur la nature d'une espèce. Le désaccord règne moins sur ce qui fait l'espèce, que sur ses bordures. Durant l'événement de spéciation, c'est-à-dire par exemple lorsqu'une nouvelle espèce apparaît en se détachant d'une espèce existante, une zone grise se fait jour, durant laquelle

l'espèce nouvelle existera déjà selon certains critères, mais pas encore selon d'autres. Peut-être que les individus de la nouvelle espèce se reproduiront déjà seulement entre eux, mais qu'ils ressembleront encore énormément à leurs analogues de l'espèce-mère, avant que des différences morphologiques plus importantes ne se fassent jour. *La spéciation n'est pas un événement instantané*. Cela explique qu'en dépit d'un fond commun, il existe de nombreuses caractérisations de l'espèce.

Nous tenons donc une esquisse de définition conceptuelle de l'espèce, mais je ne me suis pas encore interrogé sur sa vérité ou son adéquation. Une chose est, en effet, de considérer que tous les concepts d'espèce peuvent se réduire à un seul concept ; une autre est de s'interroger sur l'intérêt de ce concept lui-même. La définition en termes de segments de lignage est-elle une *bonne* définition ? Et que peut vouloir dire « *bonne* » dans ce cas ?

2 Expliquer l'espèce : questions de méthode

Comme on l'a vu, Darwin soutient que chacune et chacun « sait vaguement ce qu'il veut dire quand il parle d'une espèce », si bien que le problème de l'espèce semble consister à apporter une définition adéquate à une idée intuitive. Il existe quelque chose qui se manifeste dans la nature, et que l'on appelle l'espèce, même si personne n'a encore réussi à distinguer clairement ce que l'on désigne par « espèce » lorsqu'on emploie ce terme. L'existence de l'espèce précède sa conceptualisation rigoureuse, ce qui permet précisément que la définition pose problème, car elle peut manquer cette chose vague qu'elle est chargée de définir. Il faut donc *expliquer* l'espèce, au sens que Carnap donne au mot « expliquer » :

La tâche de l'*explication* consiste à transformer un concept donné plus ou moins inexact en un concept exact ou, plutôt, à remplacer le premier par le second. Nous appelons le concept donné (ou le terme utilisé pour lui) l'*explicandum*, et le concept exact proposé pour prendre sa place (ou le terme proposé pour lui) l'*explicatum*. L'explicandum peut appartenir au langage ordinaire ou à une étape précédente du développement du langage scientifique. L'explicatum doit être donné par des règles d'usage explicites, par exemple, par une définition qui l'incorpore à un système bien construit de concepts scientifiques, logico-mathématiques ou empiriques. (Carnap,

1962, 3)

La question reste entière de savoir à quelles conditions l'explicatum est adéquat. Guidés par une ontologie naïve, on pourrait penser que l'explicatum est plus adéquat quand il saisit mieux le réel. Les êtres humains ont longtemps parlé de l'eau sans en avoir une définition précise. C'était « ce liquide là qu'on a toujours appelé eau », terme vague issu du langage ordinaire. Si l'on pressait les utilisateurs de ce mot d'en fournir une caractérisation plus rigoureuse, c'est-à-dire de l'*expliquer*, certains l'auraient probablement défini à partir de la transparence et de l'absence d'odeur ; d'autres à partir de qualités gustatives ou sanitaires ; d'autres encore à partir de la liquidité. Pour ces derniers, l'eau sous forme de glace ou de vapeur n'était plus l'eau. Dès lors qu'on approfondit notre connaissance de l'eau, notamment en exhumant sa composition atomique, ces caractérisations ont soudain paru vagues, sinon erronées, puisque la glace et la vapeur s'avérèrent faites des mêmes molécules. Une nouvelle définition prétendument « *plus juste* » les a donc remplacées : l'eau est composée de molécules H₂O.

Cette explication a toutefois le défaut de la circularité : si le dernier concept d'eau est plus vrai que les précédents, parce qu'il s'adapte mieux à une réalité extra-linguistique, comment savons-nous que cette réalité extra-linguistique est l'eau à laquelle le concept doit s'appliquer ? On ne juge de l'inadéquation des définitions précédentes qu'à l'aune de notre définition contemporaine – c'est précisément parce que l'on considère que l'eau est H₂O que l'on rejette les caractérisations précédentes comme impropres. Chercher, donc, à définir l'espèce en en donnant une caractérisation qui saisirait l'idée intuitive d'espèce reviendrait à mettre la charrue avant les bœufs : nous saurions alors que *x* est une espèce, et nous déterminerions quels énoncés cela implique – mais en vertu de quoi saurions-nous que *x* est une espèce, puisque c'est précisément ce que l'on cherche à définir ? Un explicatum ne saurait donc être adéquat parce qu'il décrirait mieux une réalité que l'explicandum manque, ou ne saisit qu'imparfaitement. L'adéquation d'un concept ne peut se juger à sa conformité avec le réel. Carnap est conscient de cette limitation, lui qui précise que :

... si une solution au problème de l'explication est proposée, nous ne

pouvons décider de façon exacte si elle est juste ou fausse. [...] La question devrait plutôt être de savoir si la solution est satisfaisante, si elle est plus satisfaisante qu'une autre, etc. (Carnap, 1962, 4)

Il propose donc de juger des explications selon quatre critères :

1. L'explicatum doit être *similaire* à *l'explicandum* de telle sorte que, dans la plupart des cas où l'explicandum a été utilisé jusqu'alors, l'explicatum puisse être utilisé ; cependant, une similarité étroite n'est pas requise, et des différences importantes sont permises.

2. La caractérisation de l'explicatum, c'est-à-dire les règles de son usage (par exemple, sous forme d'une définition), doit être donnée sous forme *exacte*, de manière à intégrer l'explicatum à un système bien connecté de concepts scientifiques.

3. L'explicatum doit être un concept *fécond*, c'est-à-dire utile à la formulation de nombreuses assertions universelles (des lois empiriques dans le cas d'un concept non-logique, des théorèmes logiques dans le cas d'un concept logique).

4. L'explicatum doit être aussi simple que possible ; c'est-à-dire aussi simple que les réquisits plus importants (1), (2) et (3) le permettent. (Carnap, 1962, 7)

Les conditions (1) et (2) disent simplement qu'il faut que l'explicatum soit plus précis que l'explicandum, c'est-à-dire qu'il doit être relié au reste de la théorie scientifique, tout en expliquant les mêmes choses. L'explication de l'espèce doit donc être faite dans les termes de la biologie, tout en rendant compte de la théorie darwinienne de l'évolution. Les critères (3) et (4) permettent de discriminer plus en avant différentes caractérisations possibles, et peuvent se résumer en disant qu'un concept est d'autant meilleur qu'il explique de choses à moindre frais. Le concept d'espèce est adéquatement défini si la caractérisation qu'on en donne fonctionne bien. Ce qui est adéquat, c'est ce qui marche – ou pour reprendre les mots de William James, « *le "vrai" se réduit à ce qui est opportun en matière de pensée* » (James, 2007, 242).

Le concept d'espèce est ainsi, comme tous les concepts de la connaissance, un *posit* au sens de Quine, c'est-à-dire une fiction explicative qui tire sa valeur de son instrumentalité :

Les objets physiques sont introduits conceptuellement [...] en tant qu'intermédiaires commodes – non qu'ils soient définis en termes d'expérience, simplement ce sont des entités postulées [*posits*] irréductibles,

comparables, épistémologiquement parlant, aux dieux d'Homère. [...] Si le mythe des objets physiques est épistémologiquement supérieur à la plupart des autres, c'est qu'il s'est révélé être un instrument plus efficace que les autres mythes, comme dispositif d'intégration d'une structure maniable dans le flux de l'expérience. (Quine, 2003, 79)

Introduire des concepts, comme les objets physique ou, dans le cas qui nous intéresse, l'espèce, revient donc toujours à « gonfler l'ontologie pour simplifier la théorie » (Quine, 2003, 79). À la limite, donc, n'importe quelle définition de l'espèce peut faire l'affaire – mais toutes n'auront pas, *dans le cadre de nos théories actuelles*, le même pouvoir instrumental, et c'est ce caractère instrumental, cette utilité pratique, qui déterminera quelle définition sera meilleure que l'autre.

[On pourrait aller plus loin encore, en affirmant qu'il est possible de rendre n'importe quelle définition de l'espèce aussi efficace qu'on veut. On sait en effet depuis les travaux de Duhem qu'une hypothèse ne se présente jamais seule au tribunal de l'expérience (Duhem, 2007, 262), conclusion que Quine généralise en affirmant que tout énoncé peut être rendu vrai, moyennant éventuellement des ajustements à d'autres endroits de la théorie (Quine, 2003). Il en tire que plusieurs manières concurrentes de décrire le monde, c'est-à-dire plusieurs « systèmes du monde empiriquement équivalents » (Quine, 2004), sont envisageables, qui soient tout aussi efficaces et économiques, mais qui rendent plus ou moins utile n'importe quelle définition d'espèce. Presque n'importe quelle définition de l'espèce est donc autorisée, pour peu qu'on réforme assez radicalement le reste de la théorie biologique. Il suit de tout cela qu'une caractérisation de l'espèce n'a de sens qu'au sein d'une théorie donnée, à un instant de l'histoire des sciences, et qu'elle sera d'autant meilleure que son utilité, permise par la théorie, sera plus grande.]

3 L'exigence du dialogue

Nous en arrivons donc à cette évidence : la définition conceptuelle de l'espèce est contexte-dépendante. Elle ne peut se faire qu'au sein d'un système du monde, et avec « les moyens du bord ». Comme les faits, les concepts sont chargés de théorie, si bien qu'il est strictement impossible de définir l'espèce sans considérer l'état actuel de la science. Réciproquement, cependant, il faut

l'aide de l'analyse philosophique pour établir l'instrumentalité de tout concept et en déduire les critères d'adéquation d'une définition, à savoir la fécondité, la simplicité et l'opérationnalité. Définir correctement l'espèce exige donc un va-et-vient constant entre la critique philosophique, qui peut s'appeler alors « logique de la science », et la biologie – la première sans la seconde est impuissante ; mais la seconde sans la première ne sait pas ce qu'elle cherche.

Sur quel bateau sommes-nous donc embarqués ? Il serait probablement réducteur de considérer que toute la science, ou au moins toute la biologie, se déploie dans un seul cadre et selon une seule approche. Toutefois, lorsqu'elle s'intéresse aux organismes vivants, elle semble toujours se fonder sur une lecture du monde héritée de Darwin. Certes, « la » théorie de l'évolution est protéiforme, et a donné lieu à de nombreuses conceptualisations concurrentes, mais il ne faudrait pas que cette richesse nécessaire au développement de la science masque une manière commune de voir le monde. Samadi et Barberousse ont ainsi raison de proposer, avant toute définition de l'espèce, une « axiomatisation plutôt sommaire de la théorie [de l'évolution] clarifiant sa structure » (Samadi et Barberousse, 2006, 511). Selon elles, on peut résumer ainsi l'évolutionnisme :

1. L'évolution concerne des ensembles d'organismes,
2. La capacité fondamentale d'un organisme est la reproduction,
3. Les populations, organismes, cellules et gènes subissent deux types de forces :
 - (a) La *mutation* (aléatoire) des caractères, transmise à la descendance,
 - (b) Le tri des descendants selon deux mécanismes contexte-dépendants :
 - i. La *sélection naturelle* (certains organismes sont plus adaptés à leur environnement),
 - ii. La *dérive génétique* (la reproduction concerne un échantillon aléatoire).

Cette description sommaire semble bien s'accorder avec la théorie synthétique de l'évolution (*modern evolutionary synthesis*) ; mais du coup, elle est aussi sujette aux remises en cause que connaît cette synthèse depuis les dernières décennies du XXe siècle. Principalement, sa focalisation sur l'organisme semble fautive :

la sélection ne s'effectue sans doute pas seulement au niveau des organismes, mais aussi des groupes ou des parentèles, et peut-être même des gènes – c'est la fameuse théorie du gène égoïste, popularisée par Richard Dawkins (Dawkins, 2003). Le défi du XXI^e siècle, si l'on en croit Guillaume Lecointre, consiste à « [intégrer] le darwinisme aux échelles cellulaire, moléculaire et génétique » (Lecointre, 2009, 19). Mais si l'on suit Lecointre, c'est toujours de darwinisme qu'il s'agit – et il cite en fin d'article un propos de Mayr qui ne laisse guère de doute à ce propos : « Si l'on examine toutes les modifications effectuées dans les théories darwiniennes entre 1859 et 2004, on s'aperçoit qu'aucun de ces changements n'affecte la structure de base du paradigme darwinien. »

L'espèce est donc un groupe d'organismes qui évolue dans le cadre théorique défini ci-dessus. Ce cadre impose entre autres que chaque organisme appartienne à une espèce, car les organismes sont toujours impliqués dans des processus de sélection naturelle. Par ailleurs, puisque la transmission des caractères se fait à travers la reproduction (entendue au sens le plus large, c'est-à-dire sexuée ou non), il faut qu'une espèce soit historiquement continue, c'est-à-dire qu'il existe toujours une suite de liens tokogénétiques entre deux individus quelconques d'une même espèce. Il semble donc, en première approche, que la théorie nous invite à définir des espèces satisfaisant ces deux critères :

1. Exhaustivité : tout organisme appartient à une espèce.
2. Historicité : les espèces sont historiquement continues.

Un troisième critère est généralement ajouté à ceux-là, qui semble intuitif mais dont on verra qu'il constitue peut-être le nœud du problème :

3. *Exclusivité : aucun organisme n'appartient à plus d'une espèce.*

Le critère (2) conduit à valider la définition générale avancée par de Queiroz : les espèces sont bien, pour être compatibles avec la théorie de l'évolution, des segments de lignage. De (1) et (3), on peut déduire que les espèces sont également des classes d'équivalence au sein de l'ensemble des organismes. Définir l'espèce revient dès lors à expliciter une relation d'équivalence, dont le domaine d'application est l'ensemble du vivant, et qui conduise à y créer des classes d'équivalence continues.

4 Impasses et proposition

D'emblée, il semble que la relation d'interfécondité au fondement du concept biologique n'est pas satisfaisante, puisqu'elle n'est pas transitive : il existe des cas d'espèces « en anneau », c'est-à-dire composées de deux populations non-interfécondes connectées par une chaîne de populations interfécondes deux à deux. C'est le cas du pouillot verdâtre (*Phylloscopus trochiloides*), en Asie (Irwin *et al.*, 2005). Les concepts morphologique et écologique, quant à eux, permettent en droit des ruptures de l'historicité, car deux espèces pourraient se ressembler ou occuper la même niche en étant discontinues. On peut donc estimer, avec Kornet, que seul le concept internodal préserve les réquisits (1), (2) et (3) (Kornet, 1993, 407-413). Forte de ce constat, Kornet formalise le concept internodal en explicitant la relation d'équivalence qui induit les espèces en tant que classes d'équivalence (Kornet *et al.*, 1995; Kornet, 1993).

Le concept d'espèce internodale est un concept à part : non seulement il est le seul à s'accorder avec les réquisits (1), (2) et (3) ; mais encore, les espèces qu'il définit ne se superposent pas (même imparfaitement) avec les espèces définies par les autres concepts, parce qu'il délimite des groupes *plus fins*. Je représente sur la figure 1 l'espèce au sens biologique ou morphologique, entourée de rose, et les trois espèces internodales qui la composent.

Kornet reconnaît que les « espèces » internodales sont moins des espèces que des briques élémentaires d'espèces, qu'elle baptise du nom d'*internodons*, et elle est forcée de reconnaître que l'espèce doit être un assemblage d'internodons – Samadi et Barberousse en arrivent au même point (Samadi et Barberousse, 2009b; Kornet et McAllister, 2005). Mais s'il faut regrouper les internodons, il faut bien le faire suivant un critère précis, qui ne peut qu'être morphologique ou biologique (Kornet et McAllister, 2005, 107), et on est dès lors reconduit vers les concepts biologique ou morphologique précédemment éconduits.

Le problème se corse encore davantage lorsqu'on remarque qu'un événement de spéciation pourrait arriver au sein d'un internodon. Une population pourrait évoluer au fil du temps, de façon continue et sans générer d'autres espèces-filles, mais si bien que les individus contemporains ne pourraient plus se reproduire avec leurs lointains ancêtres, ou qu'ils ne leur ressembleraient plus guère – de

sorte qu'une espèce pourrait ne pas correspondre à une réunion d'internodons. Ce défaut paraît rédhibitoire, et nous conduit dans une impasse : le seul concept qu'on aurait pu juger acceptable ne parvient pas à rendre compte de l'espèce. L'espèce serait-elle comme l'éther ou le phlogistique, destinée à s'effacer devant les progrès de la science ? Ça serait oublier son usage à outrance ! Le problème est probablement bien plutôt du côté de notre analyse que du côté de l'espèce.

Au fond, l'erreur que partagent tous les concepts d'espèce est, comme le souligne de Queiroz, de tracer des frontières rigides entre les espèces. Dès lors que l'on inscrit dans le temps l'événement de spéciation, une zone grise se fait jour, durant laquelle les organismes ne sont plus tout à fait de l'espèce-mère, sans être encore tout à fait de la nouvelle espèce-fille. Les concepts évalués jusque là ont le défaut de trancher, un peu au hasard, au sein de cette zone grise, mais deux autres solutions demeurent envisageables : soit on considère les individus de cette zone grise comme des cas marginaux sans espèce ; soit on les considère comme des individus un peu spéciaux qui appartiennent à plus d'une espèce. Cette dernière solution me paraît préférable, car le critère (1) d'appartenance à au moins une espèce est fondé sur la théorie de l'évolution, alors que le critère (3) d'appartenance à une seule espèce ne semble pas l'être – quand nous l'avons introduit, c'était pour une raison intuitive plus que théorique. C'était une erreur.

Reste à savoir à partir de quand commence et se termine la « zone grise ». Trancher rigoureusement cette question n'est en réalité pas aussi compliqué que ce à quoi on s'attendrait. On peut en effet établir une liste de critères de l'espèce, en considérant tous les concepts proposés qui semblent pertinents (de Queiroz, 1998, Tab. 5.1, 64). Cette liste arrêtée, il suffirait de considérer que la zone grise commence dès lors qu'un critère est vérifié (par exemple, deux groupes qui ne sont plus interféconds), et se termine lorsque tous les critères le sont (c'est-à-dire lorsque les deux groupes ne sont plus interféconds, sont morphologiquement dissemblables, occupent des niches écologiques différentes, etc.). On pourrait dès

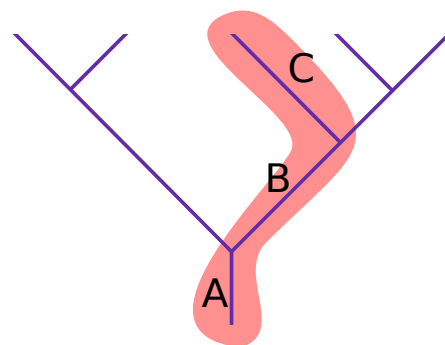


Fig. 1: Délimitation des espèces selon le concept internodal (segments bleus marqués de lettres) et selon les autres concepts (surbrillance rose).

lors dater le début du flou et sa fin, c'est-à-dire encadrer l'incertitude aux bords de l'espèce. Un tel concept d'espèce déplace le problème vers l'établissement de la liste des critères spécifiques à prendre en compte.

Conclusion

La profusion de définitions qu'on donne généralement de l'espèce ne doit pas masquer le large consensus au sujet des groupes que ces concepts définissent ; en général, les concepts d'espèce conduisent toujours à définir, peu ou prou, les mêmes espèces – sauf aux bords des groupes. On peut ainsi imaginer fondre ensemble la plupart des concepts avancés, en définissant un concept aux bords flous, et en encadrant ce flou.

Ma proposition est ainsi de considérer, au sein de l'arbre généalogique global du vivant, les espèces comme des segments de lignage, segments dont les extrémités se superposent, permettant à certains organismes d'être membres de plus d'une espèce. Ces zones de superposition constituent des « zones grises », et j'estime qu'elles peuvent être encadrées rigoureusement en dressant une liste des critères acceptables de l'espèce (interfécondité potentielle, degré de ressemblance, partage d'une niche écologique, par exemple) ; la zone grise commence alors avec l'invalidation d'un des critères de la liste, quel qu'il soit, et se termine avec l'invalidation de l'ensemble des critères. Une telle solution a l'avantage de concilier l'exigence de rigueur imposée par le discours scientifique, et le flou qui semble inhérent au concept d'espèce lui-même. Reste cependant à discriminer les critères à prendre en compte ; et surtout, à exhumer un critère à même de présider à cette discrimination – un critère des critères, en somme. [Mon intuition est que les critères acceptables sont ceux qui sont intrinsèques et atemporels. L'interfécondité potentielle, la ressemblance, la possession d'une niche écologique commune sont de ceux-là ; l'appartenance à un même internodon, l'interfécondité réelle, n'en sont pas.]

Remerciements

Je tiens à remercier Françoise Longy pour le temps qu'elle m'a consacré, notamment en relisant cette présentation, et pour les portes qu'elle m'a ouvertes.

Références

- CARNAP, R. (1962). *Logical Foundations of Probability*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 2e édition.
- CARNAP, R. (2004). La tâche de la logique de la science. In SANDRA, L. et WAGNER, P., éditeurs : *Philosophie des sciences : Théories, expériences et méthodes*. Vrin, Paris.
- DAWKINS, R. (2003). *Le gène égoïste*. Odile Jacob, Paris.
- de QUEIROZ, K. (1998). The General Lineage Concept of Species, Species Criteria, and the Process of Speciation. In HOWARD, D. J. et BERLOCHER, S. H., éditeurs : *Endless forms : species and speciation*, pages 57–75. Oxford University Press, New York.
- DUHEM, P. M. M. (2007). *La théorie physique : son objet, sa structure*. Vrin, Paris.
- IRWIN, D. E., BENSCH, S., IRWIN, J. H. et PRICE, T. D. (2005). Speciation by Distance in a Ring Species. *Science*, 307(5708):414–416.
- JAMES, W. (2007). *Le pragmatisme : un nouveau nom pour d'anciennes manières de penser*. Numéro 759 de Champs Classiques. Flammarion, Paris.
- KORNET, D. J. (1993). Permanent Splits as Speciation Events : A Formal Reconstruction of the Internodal Species Concept. *Journal of Theoretical Biology*, 164(4):407–435.
- KORNET, D. J. et McALLISTER, J. W. (2005). The Composite Species Concept : A Rigorous Basis for Cladistic Practice. In REYDON, T. A. et HEMERIK, L., éditeurs : *Current Themes in Theoretical Biology*, pages 95–127. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg.

- KORNET, D. J., METZ, J. A. J. et SCHELLINX, H. A. J. M. (1995). Internodons as equivalence classes in genealogical networks : building-blocks for a rigorous species concept. *Journal of Mathematical Biology*, 34(1):110–122.
- LECOINTRE, G. (2009). Après la théorie synthétique, quelle biologie ? *TDC*, 981: 16–19.
- QUINE, W. V. O. (2003). Deux dogmes de l'empirisme. In *Du point de vue logique : neuf essais logico-philosophiques*, pages 49–81. Vrin, Paris.
- QUINE, W. V. O. (2004). Sur les systèmes du monde empiriquement équivalents. In LAUGIER, S. et WAGNER, P., éditeurs : *Philosophie des sciences : Naturalismes et réalismes*, pages 114–138. Vrin, Paris.
- SAMADI, S. et BARBEROUSSE, A. (2006). The tree, the network, and the species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(3):509–521.
- SAMADI, S. et BARBEROUSSE, A. (2009a). Notion : Espèce. In HEAMS, T., HUNEMAN, P., LECOINTRE, G. et SILBERSTEIN, M., éditeurs : *Les mondes darwiniens : l'évolution de l'évolution*, Matériologiques, pages 155–174. Syllepse, Paris.
- SAMADI, S. et BARBEROUSSE, A. (2009b). Species : towards new, well-grounded practices. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(1):217–222.
- WILKINS, J. S. (2011). Philosophically Speaking, How Many Species Concepts Are There ? *Zootaxa*, 2765:58–60.